

**O. Hertwig**  
**Allgemeine Biologie**

**6. u. 7. Auflage**

**Bearbeitet von**  
**O. u. G. Hertwig**



**Jena, Gustav Fischer**

The D. H. Hill Library



North Carolina State

..H5C7

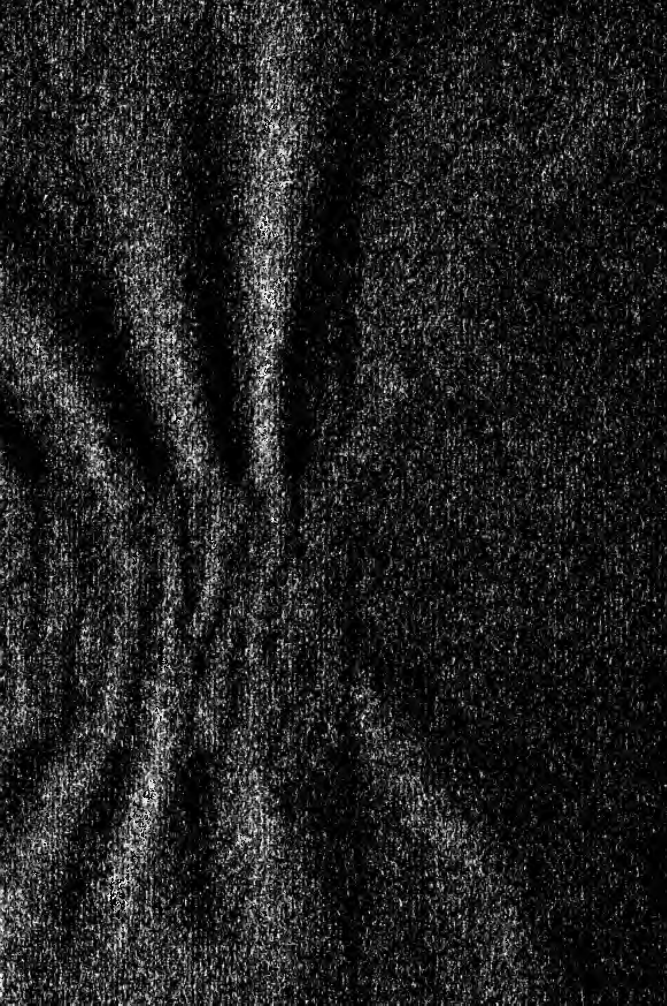
1955

1963

This book is due on the date indicated below and is subject to an overdue fine as posted at the Circulation Desk.

---

APR 13 1985



# ALLGEMEINE BIOLOGIE

VON

OSCAR HERTWIG

SECHSTE UND SIEBENTE VERBESSERTE UND ERWEITERTE AUFLAGE

BEARBEITET VON

OSCAR HERTWIG † UND GÜNTHER HERTWIG

O. PROFESSOR DER ANATOMIE  
BERLIN

A. O. PROFESSOR DER ANATOMIE  
ROSTOCK I. MECKL.

MIT 496 TEILS FARBIGEN ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1923

Copyright 1912  
by GUSTAV FISCHER, Publisher, Jena.

---

Printed in Germany.

Weimar. — Druck von R. Wagner Sohn.

## Vorwort zur sechsten und siebenten Auflage.

Als vor Jahresfrist der Verleger ganz unerwartet rasch nach Erscheinen der fünften Auflage mitteilte, daß eine Neuauflage der „Allgemeinen Biologie“ notwendig sei, war mein Vater mit der Fertigstellung seines neuen Buches: „Der Staat als Organismus“ beschäftigt, außerdem waren noch Neuauflagen vom „Werden der Organismen“ und von der „Abwehr des politischen, ethischen und sozialen Darwinismus“ im Druck. Infolge dieser Arbeitshäufung betraute mich mein Vater wiederum mit der Mitarbeit auch an dieser neuen Auflage.

Das trotz aller äußeren Schwierigkeiten in Deutschland wieder rege wissenschaftliche Leben, ferner das allmähliche Bekanntwerden der im Ausland, namentlich in Amerika in der Kriegs- und Nachkriegszeit erschienenen Literatur machte es notwendig, diesmal größere Abschnitte zu ändern oder ganz neu zu bearbeiten, um den neuen wissenschaftlichen Ergebnissen auf dem Gesamtgebiet der Biologie einigermaßen gerecht zu werden. Dabei haben wir es als besonders wünschenswert betrachtet, mehr wie bisher die physiologische Seite der Biologie zu berücksichtigen, da wir jede einseitige Stellungnahme zum Lebensproblem vermeiden wollten und uns von einem möglichst innigen Hand- in Hand-Arbeiten morphologischer und physiologischer Arbeitsmethoden eine besonders große Förderung biologischer Erkenntnis versprechen.

Im ersten Hauptteil übernahm mein Vater die Kapitel über die Lebens Eigenschaften der Zelle, die Kernteilung und die Befruchtung; ich dagegen die Kapitel über den Stoffwechsel (IV) der Zelle, über die Vererbung (X) und das früher X., jetzt XIII. Kapitel über die Wechselwirkungen von Plasma und Kern. Namentlich die von mir bearbeiteten Kapitel erfuhren eine weitgehende Umgestaltung; so wurde das Kapitel über den Zellstoffwechsel fast ganz neu geschrieben und dabei die wichtigsten Ergebnisse über die Zellatmung, die Zellpermeabilität und vitale Färbung berücksichtigt. Im Kapitel X sind die grundlegenden Vererbungsversuche von MORGAN an *Drosophila*, soweit es der Rahmen des Buches zuließ, besprochen worden. Eine erhebliche Ergänzung und Erweiterung hat schließlich das Kapitel XIII erfahren, das den neuen Titel: „Die Entfaltung der Erbanlagen und die Rolle des Kerns im Stoffwechsel der Zelle“ erhielt und eine Zusammenfassung der Ergebnisse des ersten Hauptteiles bringt. In den von meinem Vater bearbeiteten Kapiteln sind namentlich die neuen Arbeiten über die Befruchtung bei

Protisten aufgenommen, ferner die Sexualitätshypothese der Befruchtung kurz besprochen worden; ferner wurde die Analyse der Zelle in einen chemisch-physikalischen und einen morphologischen Teil getrennt zur Darstellung gebracht.

Leider erlaubte es der Gesundheitszustand meines Vaters nicht mehr, auch an der Umarbeitung des zweiten Hauptteiles noch selber mittätig zu sein. Hier waren namentlich die Kapitel XXV, XXVII und XXVIII unserer Meinung nach einer erheblichen Neugestaltung bedürftig, die mir infolgedessen anvertraut wurde. In Kapitel XXV habe ich unter erheblicher Kürzung der Polemik gegen die Theorie der organbildenden Substanzen versucht, den Entwicklungsprozeß auch nach der physiologisch-chemischen Seite zu analysieren und dabei die Kernidioplasmatheorie noch mehr in den Vordergrund der Betrachtung gestellt. Die Kapitel XXVII und XXVIII, die über das Problem der Vererbung handeln, erhielten in der Neuauflage andere Überschriften: Kapitel XXVII: Die Kontinuität des Lebensprozesses und die Kernidioplasmatheorie, und Kapitel XXVIII: Die Veränderungsfähigkeit des Idioplasma und die Vererbung neu erworbener Anlagen.

Von den mehrfach an anderen Stellen noch vorgenommenen Ergänzungen seien noch die Nachträge zum Sexualitätsproblem genannt, ohne daß aber hier prinzipielle Änderungen sich als notwendig erwiesen hätten.

Wenn trotz der Größe des neu bearbeiteten Tatsachenmaterials und der Aufnahme von 12 neuen Figuren der Umfang des Textes nur um 22 Seiten angewachsen ist, so war dies nur dadurch möglich, daß einmal für die neu bearbeiteten Kapitel eine möglichst knappe Ausdrucksform gewählt, andererseits wieder wie in der vorigen Auflage einige stärkere Kürzungen vorgenommen wurden. Dabei konnten einige rein hypothetisch gehaltene Abschnitte, so über die Entfaltung der Erbanlagen, durch Tatsachenmaterial ersetzt werden; andere, wie die WEISMANNSchen Konstruktionen wurden noch mehr gekürzt. Es ist das Verdienst von O. HERTWIG, ihre Unhaltbarkeit in den früheren Auflagen dieses Buches überzeugend und klar dargelegt zu haben, so daß sie z. T. nur noch ein historisches Interesse darbieten.

Mein Vater hat die Fertigstellung dieser Auflage nicht mehr erlebt. Am 25. Oktober hat ein rascher, plötzlicher Tod ihn von schweren körperlichen Leiden erlöst, nachdem er noch bis in die letzten Tage trotz seines schwer kranken Zustandes die Korrektur des Druckes selber erledigt hatte. So muß ich denn allein diese Neuauflage der Öffentlichkeit übergeben mit dem Wunsche, daß sie bei der jüngeren Forschergeneration das Andenken wachhalten möge an den Schöpfer dieses Werkes, der in ihm seine Theorie der Biogenese zum ersten Male aufgestellt und der Kernidioplasmatheorie die Begründung gegeben hat, die sie zur Grundlage der modernen Zeugungs- und Vererbungslehre gemacht hat.

Mir aber ist es ein tiefes Bedürfnis, meinem lieben Vater und Lehrer herzlichst dafür zu danken, daß ich dies Buch, das mir selber einst den Weg zur Biologie wies, nun dem Fortschritt der Wissenschaft entsprechend



weiter ausgestalten durfte, damit es auch in Zukunft der jüngeren Generation als Wegweiser biologischer Forschung dient. Möge es mir gelungen sein, diesem Ziel in den von mir bearbeiteten Kapiteln nach Möglichkeit nahezukommen und so das Vertrauen des Lehrers in seinen Schüler zu rechtfertigen.

Rostock, den 10. Dezember 1922.

**Günther Hertwig.**

### **Vorwort zur fünften Auflage.**

Um den Fortschritten, die seit Erscheinen der vierten Auflage (1912) auf dem Gebiete der allgemeinen Biologie erfolgt sind, Rechnung zu tragen und trotzdem den Umfang des Lehrbuches nicht noch weiter zu erhöhen, ist es notwendig geworden, an mehreren Stellen stärkere Kürzungen des Inhalts vorzunehmen. So wurde das XIX. Kapitel: „Besprechung der Keimplasmatheorie von WEISMANN“ und ebenso das XXXI. Kapitel: „Historische Bemerkungen über die Stellung der Biogenesistheorien zu anderen Entwicklungstheorien“ ganz gestrichen. Es konnte dies jetzt um so mehr geschehen, als das inzwischen neu erschienene Werk von OSCAR HERTWIG: „Das Werden der Organismen. Zur Widerlegung von DARWIN'S Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung“ (3. Aufl., 1922) eine zusammenhängende Darstellung der wichtigsten historischen Fragen der Entwicklungslehre bietet, so daß es leicht zur Ergänzung herangezogen werden kann. Außerdem wurde eine größere Zahl von Figuren, wenn sie sich an verschiedenen Stellen des Textes wiederholten, gestrichen und hierdurch wieder Raum zur Neuaufnahme einiger lehrreicher Abbildungen wie Fig. 248, 254, 264, 265, 266, 267, 306, 332, 446, 455, 471 gewonnen. Die hauptsächlichsten Veränderungen des Textes betreffen die Abschnitte über Bastardierung, über die sekundären Geschlechtscharaktere, über die Bestimmung des männlichen oder weiblichen Geschlechts, über Transplantation, über die Wirkung von Hormonen auf die Gestaltbildung usw.

Da der Verfasser der allgemeinen Biologie noch durch andere wissenschaftliche Arbeiten und durch erhöhte Lehrtätigkeit infolge der Einrichtung von Zwischensemestern sehr stark in Anspruch genommen war, ist er bei Veranstaltung der 5. Auflage durch seinen Sohn GÜNTHER HERTWIG, Privatdozent der Anatomie in Frankfurt a. M. unterstützt und entlastet worden. Von ihm rührt ausschließlich die Neubearbeitung des XXII. Kapitels der vierten Auflage: „Die Geschlechtsbestimmung und das Sexualitätsproblem“ her, welches aus diesem Anlaß eine neue Stellung im Zusammenhang des Ganzen als nunmehr XXVI. Kapitel erhalten hat.

So übergeben wir dem gemeinsam die fünfte Auflage der „Allgemeinen Biologie“ der Öffentlichkeit mit dem Wunsche, daß sie auch in der gegenwärtigen Zeit, die politisch und sozial stark verändert mit

schweren Aufgaben ringt, das Ihrige zur Pflege und zum Fortschritt biologischer Forschung beitragen und auch in weiteren Kreisen Interesse und Verständnis für sie erwecken möge. — Dem Herrn Verleger Dr. GUSTAV FISCHER sei noch unser herzlichster Dank für die rasche Drucklegung unter schwierigen Verhältnissen ausgesprochen.

Berlin-Grünwald und Frankfurt a. M., Januar 1920.

**Oscar Hertwig und Günther Hertwig.**

---

### **Vorwort zur zweiten Auflage.**

Nachdem seit einer Reihe von Jahren der erste Band vom Lehrbuch: „Die Zelle und die Gewebe“ vergriffen war, habe ich jetzt Zeit zur Veranstaltung einer zweiten Auflage gefunden. Dieselbe hat sehr eingreifende Veränderungen erfahren. Die beiden Bände der ersten Auflage waren in einem Zwischenraum von 6 Jahren erschienen, was manche Ungleichmäßigkeiten in der Darstellung mit sich gebracht hat. Diese mußten entfernt und die zwei zu verschiedenen Zeiten entstandenen Hauptteile zu einem mehr einheitlichen und zweckmäßiger gegliederten Ganzen zusammengearbeitet werden. Auch war den zahlreichen, in 12 Jahren gemachten Fortschritten auf dem Gebiete der Morphologie und Physiologie der Zelle in gebührender Weise gerecht zu werden; ich erinnere nur an die Vertiefung des Reduktionsproblems, an die Synapsis, an die Merogonie, an die künstliche Parthenogenese, an die Kernplasmarelation, an die Lehren der physiologischen Chemie von den Agglutininen, Hämolytinen, Präzipitinen, den sogenannten biologischen Reaktionen, und an die Experimente über Vererbung erworbener Eigenschaften.

So mußten in der zweiten Auflage viele neue Tatsachen und Lehren aufgenommen, ganze Abschnitte vollständig umgearbeitet, namentlich im zweiten Teil eine Umgruppierung und andere Disposition vieler Kapitel vorgenommen werden. Man wird daher die verbessernde Hand fast auf jeder Seite wahrnehmen, so daß in der zweiten Auflage ein wesentlich verändertes Buch vorliegt. Auch äußerlich kommt dies darin zum Ausdruck, daß die beiden Bände der ersten Auflage jetzt zu einem Band zusammengefaßt sind und die Anzahl der Textfiguren von 257 auf 371 gestiegen ist.

Ich fand es zweckmäßig, dem Lehrbuch in der zweiten Auflage zugleich auch einen neuen Titel zu geben und es „Allgemeine Biologie“ zu nennen. Als „Allgemeine Biologie“ bezeichne ich die Wissenschaft, welche von zusammenfassenden Gesichtspunkten aus die Morphologie und Physiologie der Zelle und die großen, hiermit zusammenhängenden Fragen des Lebens: den elementaren Aufbau und die Grundeigenschaften der lebenden Substanz, die Probleme der Zeugung, der Vererbung, der Entwicklung, des Wesens der Species oder der naturhistorischen Art usw. behandelt.

Daß in der Darstellung und Auswahl des Stoffes noch viele Lücken bestehen, und daß der Inhalt einer allgemeinen Biologie, wie er mir vorschwebt, noch in sehr ungleichmäßiger Weise behandelt worden ist, und noch mancher wichtigen Kapitel entbehrt, die hierher gehörten und zur Vervollständigung und Abrundung der Lehre vom Leben hätten aufgenommen werden müssen, bin ich mir wohl bewußt, doch ich mußte mir, und dies mag zur Entschuldigung dienen, eine Beschränkung in der Auswahl und Verarbeitung des so außerordentlich umfangreichen, überwältigenden Lehrmaterials auferlegen, wenn anders sich das Erscheinen der zweiten Auflage nicht noch um Jahre verzögern sollte.

Grunewald bei Berlin, Oktober 1905.

## Vorwort zur ersten Auflage des ersten Teiles.

„Jedes lebende Wesen muß als ein Mikrokosmos betrachtet werden, als ein kleines Universum, das aus einer Menge sich selbst fortpflanzender Organismen gebildet wird, welche unbegreiflich klein und so zahlreich sind, als die Sterne am Himmel.“

Darwin, Das Variieren der Tiere und Pflanzen.

Wer die zahlreichen Lehrbücher der Histologie überblickt, wird finden, daß in ihnen viele Fragen, die in der wissenschaftlichen Forschung sich eines lebhaften Interesses erfreuen, kaum berührt werden, und daß manche Wissensgebiete, die mit der Histologie auf das engste zusammenhängen, von der lehrbuchmäßigen Darstellung mehr oder minder ausgeschlossen sind. Der Leser erfährt, wie die Zelle und die aus ihr hervorgehenden Gewebe unter dem Mikroskop je nach den verschiedenen Präparationsmethoden aussehen, aber er erfährt sehr wenig von den Lebenseigenschaften der Zelle, von den wunderbaren Kräften, welche in dem kleinen Zellorganismus schlummern und sich dem Forscher in so mannigfacher Weise bald an diesem, bald an jenem Untersuchungsobjekt in den Phänomenen der Protoplasmabewegung, der Reizbarkeit, des Stoffwechsels und der Zeugung offenbaren. Wer sich in dieser Richtung augenblicklich eine dem Stand der Wissenschaft entsprechende Vorstellung von dem Wesen des Zellorganismus verschaffen will, muß die Fachliteratur studieren.

Die Ursache hierfür ist leicht zu entdecken; sie ist hauptsächlich in der Trennung eines früher einheitlichen Lehrfaches in die Fächer der menschlichen Anatomie und Physiologie zu suchen. Die Scheidung der Lehrgebiete hat sich bis auf die Zelle ausgedehnt, nur ist sie hier, wie mir scheint, weniger angebracht. Denn die Trennung, welche für das Studium des menschlichen Körpers in vieler Hinsicht eine Förderung und eine Notwendigkeit ist trotz vieler Nachteile, die sie naturgemäß auch mit sich bringt, ist für das Studium der Zelle nicht durchführbar und hat in Wirklichkeit nur dazu geführt, daß neben der Anatomie

die Physiologie der Zelle, zwar nicht als Wissenschaft, aber doch als Lehrgegenstand, stiefmütterlich behandelt worden ist, und daß Vieles von dem besten, was Forscherfleiß zutage gefördert hat, nicht in entsprechender Weise durch die Lehre weiter fruchtbar gemacht wird.

Mit dem vorliegenden Buch habe ich das gewohnte Geleise verlassen, und um dies äußerlich auch anzuzeigen, zu dem Haupttitel, „Die Zelle und die Gewebe“, noch den zweiten Titel „Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie“ hinzugefügt.

Wie von meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, kann ich auch von dieser Arbeit sagen, daß sie in enger Fühlung mit meiner akademischen Lehrtätigkeit entstanden ist. Der Inhalt des jetzt erscheinenden ersten Buches, in welchem ich ein zusammenfassendes Bild von dem Bau und dem Leben der Zelle zu entwerfen versuche, hat zum großen Teil auch den Gegenstand für zwei öffentliche Vorlesungen abgegeben, welche ich seit vier Jahren an der Berliner Universität unter dem Titel: „Die Zelle und ihr Leben“ und „Theorie der Zeugung und Vererbung“ gehalten habe.

Zu dem Antrieb, die oft mündlich von mir vorgetragenen Anschauungen auch im Druck einem weiteren Leserkreis mitzuteilen, gesellte sich als zweiter Antrieb noch der Wunsch, zugleich eine zusammenfassende Darstellung für eigene Untersuchungen zu finden, die teils in verschiedenen Zeitschriften zerstreut, teils in den mit meinem Bruder gemeinsam herausgegebenen sechs Heften, „Zur Morphologie und Physiologie der Zelle“ erschienen sind.

Endlich habe ich noch ein drittes Moment hervorzuheben, welches mich bei der Abfassung geleitet hat. Die Grundzüge der „allgemeinen Anatomie und Physiologie“ bilden eine Ergänzung und ein Seitenstück zu meinem „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere“. In demselben habe ich die Gesetze darzustellen versucht, welche die tierische Formbildung beherrschen, die Gesetze, nach denen sich das Zellmaterial, welches durch fortgesetzte Teilung aus der befruchteten Eizelle entsteht, durch ungleichmäßiges Wachstum, durch komplizierte Faltenbildung und Einstülpung in Keimblätter und schließlich in die einzelnen Organe sondert.

Neben der Massenverteilung und Anordnung des Zellmaterials oder neben der morphologischen Differenzierung spielt sich nun aber im Entwicklungsleben noch eine zweite Reihe von Prozessen ab, welche man als die histologische Differenzierung zusammenfassen kann. Durch sie wird das schon morphologisch gesonderte Zellmaterial überhaupt erst in den Stand gesetzt, die verschiedenen Arbeitsleistungen zu verrichten, in welche sich der Lebensprozeß des fertig entwickelten Gesamtorganismus zerlegen läßt.

Im „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte“ konnte auf die zweite, mehr physiologische Seite des Entwicklungsprozesses aus Zweckmäßigkeitsgründen nicht näher eingegangen werden. Insofern bildet die Anatomie und Physiologie der Zelle und der Gewebe, wie ich oben sagte, eine notwendige Ergänzung und ein Seitenstück zu ihm. Dies wird

dem Leser schon im dem ersten, hier vorliegenden Teil des Lehrbuches, welcher allein die Zelle zum Gegenstand hat, bemerkbar werden. Denn nicht nur findet sich in VII. (jetzt XI.) Kapitel eine ausführliche Darstellung der Anatomie und Physiologie der Zeugung, welche in letzter Instanz, wie des Näheren ausgeführt ist, „ein reines Zellenphänomen“ ist; sondern es handelt auch noch am Schlusse das XI. (jetzt XII.) Kapitel, betitelt „Die Zelle als Anlage eines Organismus“, ausführlich von den älteren und neueren Vererbungstheorien.

Noch mehr aber wird der zweite Teil des Buches, welcher die Lehre von den Geweben umfaßt und etwa den gleichen Umfang wie der erste Teil erreichen wird, eine Ergänzung zur „Entwicklungsgeschichte“ bilden. Denn es wird in ihm neben der Beschreibung der Gewebe ein besonderes Gewicht auf ihre Entstehung oder Histogenese und auf die physiologischen Ursachen der Gewebebildung gelegt werden; damit wird auch die zweite Seite des Entwicklungsprozesses, die histologische Differenzierung, ihre Darstellung finden.

Wissenschaftliche Gesichtspunkte sind es in erster Linie gewesen, welche mich bei der Darstellung, die ich, soweit es möglich ist, zu einer gemeinverständlichen zu machen bemüht war, überall geleitet haben. Das wenigstens nach besten Kräften angestrebte Ziel war mir, den wissenschaftlichen Standpunkt zu fixieren, welchen die Lehre von der Zelle und den Geweben augenblicklich einnimmt.

Für wichtigere Theorien habe ich ein Bild von ihrem historischen Entwicklungsgang zu entwerfen versucht; in schwebenden Streitfragen habe ich oft die verschiedenen Meinungen einander gegenübergestellt. Wenn in der Darstellung, wiewohl naturgemäß, meine Auffassung von der Zelle in den Vordergrund tritt, und wenn ich dabei hier und dort von den Ansichten und Deutungen hervorragender und von mir hochgeschätzter Forscher abweiche, so glaube ich ihnen das Geständnis zu schulden, daß ich darum weder die von mir bevorzugte Auffassung für die unbedingt richtige halte, noch viel weniger aber von entgegengesetzten Auffassungen gering denke. Denn der Gegensatz der Meinungen ist zum Leben und zur Entwicklung der Wissenschaft notwendig; und wie ich in verschiedenen historischen Exkursen habe durchblicken lassen, schreitet gerade in Widerspruch der Meinungen und Beobachtungen die Wissenschaft am raschesten und erfolgreichsten vorwärts. Wie in unserer Natur begründet ist, sind fast alle Beobachtungen und die aus ihnen gezogenen Schlüsse einseitig und sind daher fortwährend einer Korrektur bedürftig. Wie sehr aber muß dies der Fall sein bei dem Gegenstand vorliegender Untersuchung, bei der Zelle, welche selbst ein wunderbar komplizierter Organismus ist, „ein kleines Universum“, in dessen Zusammensetzung wir mit unseren Vergrößerungsgläsern, mit chemisch physikalischen Untersuchungsmethoden und Experimenten nur mühsam einzudringen vermögen.

Berlin, Oktober 1892.

Oscar Hertwig.

## Vorwort zur ersten Auflage des zweiten Teiles.

La science ne consiste pas en faits, mais dans les conséquences, que l'on en tire.

Claude Bernard.

Dem im Jahre 1893 erschienenen ersten Teil meiner allgemeinen Anatomie und Physiologie habe ich den zweiten Teil nicht so bald, als ursprünglich beabsichtigt war, folgen lassen können, wie ich hoffe, nicht zum Schaden des vorliegenden Buches. Denn die fünf Jahre, die seitdem verflossen sind, zeichnen sich gerade durch fruchtbringende Forschungen und Diskussionen über Grundfragen der allgemeinen Anatomie und Physiologie und namentlich über solche aus, welche einen wesentlichen Inhalt dieses Buches ausmachen.

Der Umstand, daß ich selbst in die Diskussion mit verwickelt wurde, ist die eigentliche Ursache der eingetretenen Pause gewesen. Ich habe sie benutzen müssen, um mich in meinen „Zeit- und Streitfragen der Biologie“ mit verbreiteten Ansichten auseinandersetzen, mit welchen nach meiner Auffassung viele fundamentale Fragen der allgemeinen Anatomie und Physiologie nicht in Einklang zu bringen sind.

In der Schrift: „Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen“ nahm ich Stellung zum Neodarwinismus, wie man häufig die Richtung bezeichnet, welche WEISMANN in zahlreichen Schriften: Über Vererbung, über Keimplasma, über Allmacht der Naturzüchtung, über Germinalselektion usw. vertritt. In der zweiten Streitschrift: „Mechanik und Biologie“ ging ich auf die Entwicklungsmechanik von ROUX ein, welche die „Mosaiktheorie der Entwicklung“ als Frucht hervorgebracht hat.

So gehören jene beiden Schriften mit zu den Vorarbeiten für den zweiten Teil des Lehrbuches. Mit seiner Veröffentlichung glaube ich das Programm erfüllt zu haben, welches ich 1893 im Vorwort der „Zelle“ aufstellte. Ich habe als Ergänzung zu meinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte jetzt auch die physiologische Seite des Entwicklungsprozesses, die Entstehung der Gewebe, überhaupt die physiologischen Ursachen der Gewebe- und Organbildung nach den verschiedensten Richtungen erörtert.

Wer den Inhalt der einundzwanzig Kapitel übersieht, wird finden, daß das Kausalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus, daß die Gesetze der Arbeitsteilung und der physiologischen Integration, daß ferner die äußeren und die inneren Faktoren der organischen Entwicklung, die Frage nach der Vererbung neu erworbener Eigenschaften und das biogenetische Grundgesetz eingehend besprochen werden. Hierbei war es überall mein Bestreben, den Organismus der Zelle mit seinen anatomischen und physiologischen Eigenschaften zum Mittelpunkt der Darstellung zu machen und in ihm die Grundlage zum wissenschaftlichen Ausbau einer Entwicklungstheorie zu finden. Daher habe ich auch im Unterschied zur Theorie der Epigenese, der Pangenese, der Keimplasma- und Mosaik-, sowie der Idioplasmatheorie meine Anschauungen, welche sich in manchen Zügen von denen anderer Forscher unterschieden, als

die Theorie der Biogenese bezeichnet, um gleich mit dem Namen die zentrale Stellung hervorzuheben, welche in ihr der Organismus der Zelle als die elementare Lebenseinheit der organischen Schöpfung einnimmt.

Eine große Fülle von Tatsachen, welche in den Zeitschriften der biologischen und medizinischen Literatur zerstreut sind, habe ich hier zum ersten Male in einer lehrbuchmäßigen Darstellung zusammengefaßt. Daneben ziehen sich mannigfache theoretische Erörterungen als leitender Faden durch alle Kapitel hindurch. In bezug auf letztere wird vielleicht von manchen Seiten der Vorwurf erhoben werden können, daß sie für ein Lehrbuch eine zu stark ausgeprägte, subjektive Färbung erhalten haben, und daß in ihnen noch ein Hauch aus den verschiedenen polemischen Erörterungen des letzten Jahrzehnts hindurchzieht.

Auch ich fühle dies, wenn ich als möglichst objektiver Kritiker mich meiner Arbeit gegenüberstelle; finde es aber entschuldbar angesichts der zurzeit herrschenden Gegensätze, welche ihrer Natur nach nicht zu überbrücken sind, und in Anbetracht des Umstandes, daß es sich um Fragen von allgemeiner und großer Tragweite handelt, über welche eine bestimmte Meinung sich zu bilden für den biologischen Forscher wichtig ist, welche aber zurzeit nicht einer Beweisführung, wie viele grundlegende Lehrsätze der Physik und Chemie, zugänglich sind. Auch glaube ich, daß den Vorwurf, den vielleicht manche erheben, andere wieder als Vorzug empfinden werden, besonders die größere Anregung, die eine lebhafter gefärbte Darstellung zur Beschäftigung mit den vorliegenden Problemen gibt.

Jedenfalls aber wird, wie ich hoffe, auch der Leser, welcher den oben besprochenen Tadel erhoben hat, auf der anderen Seite anerkennen, daß ich bei allen theoretischen Erörterungen das durch Beobachtung und Experiment gelieferte Tatsachenmaterial als Ausgang und Grundlage benutzt habe, daß ich auf Grund desselben mir in allen Fragen einen eigenen Standpunkt zu bilden bemüht war, und daß ich zum ersten Male Grundfragen der allgemeinen Anatomie und Physiologie, wichtige Beobachtungen und Experimente, welche in anderen Lehrbüchern gewöhnlich keinen Platz finden, zum Gegenstand einer zusammenhängenden, in sich geschlossenen, lehrbuchmäßigen Darstellung gemacht habe. Mögen hierdurch dem Studium der allgemeinen Anatomie und Physiologie, welche viele zu kräftiger Entfaltung bereite Keime in sich trägt, Freunde und erfolgreiche Mitarbeiter gewonnen werden.

Berlin, im März 1898.

Oscar Hertwig.

# Inhalt.

## Erster Hauptteil.

### Die Zelle als selbständiger Organismus.

	Seite
Erstes Kapitel. Geschichtliche Einleitung . . . . .	3
Die Geschichte der Zellentheorie . . . . .	4
Die Geschichte der Protoplasmatheorie . . . . .	7
Zweites Kapitel. Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle . . . . .	10
I. Die chemische Analyse der Zelle . . . . .	10
II. Die chemisch-physikalische Analyse der Zelle . . . . .	13
III. Die mikroskopisch-morphologische Analyse der Zelle . . . . .	19
1. Das Protoplasma . . . . .	19
Drittes Kapitel. Die mikroskopisch-morphologische Analyse der Zelle . . . . .	32
2. Der Zellkern und das Zentralkörperchen . . . . .	32
Gibt es kernlose Elementarorganismen? . . . . .	52
Hypothesen über die Elementarstruktur der Zelle . . . . .	60
1. Die Mizellarhypothese von Nägeli . . . . .	60
2. Die Hypothese von elementaren Lebenseinheiten der Zelle, den Bioblasten (Protomeren) . . . . .	62
Viertes Kapitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle . . . . .	67
I. Der Stoff- und Kraftwechsel der Zelle . . . . .	68
1. a) Der Anbau-, der Ersatz- und der Betriebsstoffwechsel, ihre Größen und wechselseitigen Beziehungen . . . . .	68
b) Die Nahrungsstoffe und ihr Kreislauf . . . . .	70
c) Die Betriebsenergie liefernden Prozesse der Atmung und Gärung . . . . .	73
d) Der Salzstoffwechsel der Zellen . . . . .	76
e) Die Aufnahme fester Stoffe ins Zellinnere . . . . .	78
f) Die Aufnahme flüssiger, gelöster Bestandteile ins Zellinnere . . . . .	84
g) Die Speicherung von gelösten Stoffen im Innern der Zelle; die vitale Färbung . . . . .	88
2. Zur Morphologie der Substanzen, die bei der chemischen und formativen Tätigkeit der Zelle gebildet werden . . . . .	92
a) Die leblosen, ungeformten Produkte des Stoffwechsels. . . . .	93
b) Die organischen, in gewissem Grade mit einem Eigenleben begabten Bestandteile der Zelle . . . . .	99
a) Die Organoide (Chloroplasten, Chondriosomen, Mitochondrien, Dorsalkapseln usw.) . . . . .	100
β) Die Differenzierungsprodukte des Protoplasma, die Metaplasmien (Fibrillen, Zellulosemembran, Interzellulärsbstanzen usw.) . . . . .	117
Fünftes Kapitel. Die Lebenseigenschaften der Zelle. . . . .	130
II. Die Bewegungserscheinungen . . . . .	130
1. Die Protoplasmaabewegung. . . . .	130
a) Bewegungen nackter Protoplasmakörper . . . . .	131
b) Bewegung von Protoplasmakörpern im Innern von Zellmembranen . . . . .	134
c) Erklärungsversuche der Protoplasmaabewegung . . . . .	136
2. Die Geißel- und Flimmerbewegung. . . . .	139
a) Zellen mit Geißeln. . . . .	140
b) Zellen mit vielen Flimmern. . . . .	143
3. Die kontraktilen Vakuolen oder Behälter einzelliger Organismen . . . . .	148
4. Veränderung des Zellkörpers durch passive Bewegung . . . . .	150



	Seite
Sechstes Kapitel. Die Lebens Eigenschaften der Zelle . . . . .	152
IIIa. Das Wesen der Reizerseheinungen . . . . .	152
Das Kausalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus . . . . .	153
Verschiedene Formen der Kausalität . . . . .	154
Die Bedeutung der vielen Ursachen . . . . .	160
Unterschiede zwischen Maschinenwesen und Organismen, zwischen Mechanischem und Organischem . . . . .	162
Siebentes Kapitel. Die Lebens Eigenschaften der Zelle . . . . .	165
IIIb. Untersuchung der einzelnen Reizarten . . . . .	165
1. Thermische Reize . . . . .	166
2. Lichtreize . . . . .	173
3. Reizwirkungen der Röntgen- und Radiumstrahlen . . . . .	179
4. Elektrische Reize . . . . .	179
5. Mechanische Reize . . . . .	182
6. Chemische Reize . . . . .	183
a) Erste Gruppe von Versuchen, Chemische Einwirkungen, die von allen Seiten den Zellkörper treffen . . . . .	184
b) Zweite Gruppe von Versuchen, Chemische Einwirkungen, die in einer bestimmten Richtung den Zellkörper treffen . . . . .	187
1. Gase . . . . .	188
2. Flüssigkeiten . . . . .	189
Achtes Kapitel. Die Lebens Eigenschaften der Zelle . . . . .	194
IV. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Teilung . . . . .	194
Geschichte der Zellentstehung . . . . .	194
A. Der Prozeß der Kernteilung und seine verschiedenen Arten . . . . .	196
I. 1. Die Kernsegmentierung. Mitose. Karyokinese bei Tieren . . . . .	196
a) Zellteilung bei <i>Salamandra maculata</i> . . . . .	198
b) Teilung der Eizellen von <i>Ascaris megaloccephala</i> . . . . .	203
c) Teilung der Eier von Echinodermen . . . . .	206
d) Abweichungen vom normalen Verlauf, die Chromatindiminution . . . . .	212
2. Die Kernsegmentierung im Pflanzenreich . . . . .	215
3. Die Kernsegmentierung im Protistenreich . . . . .	217
4. Beeinflussung der mitotischen Kernteilung durch äußere Faktoren, abnorme Kernteilungsfiguren, Kerndegenerationen . . . . .	224
5. Allgemeine Probleme der Kernsegmentierung. . . . .	233
a) Das proportionale Kernwachstum . . . . .	233
b) Das Zahlengesetz der Chromosomen . . . . .	234
c) Die Theorie der Chromosomenindividualität . . . . .	236
II. Die Kernzerschnürung (direkte Kernvermehrung, Amitose) . . . . .	240
III. Endogene Kernvermehrung, Vielkernbildung . . . . .	244
Neuntes Kapitel. B. Verschiedene Arten der Zellvermehrung und experimentelle Abänderung des Verlaufs der Zellteilung . . . . .	246
1. Allgemeine Regeln . . . . .	246
2. Übersicht der Arten der Zellteilung . . . . .	255
Ia. Die äquale Teilung . . . . .	256
Ib. Die inäquale Teilung . . . . .	257
II. Partielle Teilung . . . . .	262
III. Die Vielzellbildung . . . . .	263
3. Experimentelle Abänderung der Zellteilung . . . . .	266
Das Problem von der Erzeugung der Zelle . . . . .	269
Zehntes Kapitel. Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung . . . . .	276
I. Die Morphologie des Befruchtungs- und Reduktionsprozesses von Ei- und Samenzelle . . . . .	279
1. Der Befruchtungs- und Reduktionsprozeß im Tierreich . . . . .	280
A. Die Befruchtung des Eies. . . . .	280
a) Echinodermeneier . . . . .	280
b) <i>Ascaris megaloccephala</i> . . . . .	283
B. Der Reifeprozeß von Ei- und Samenzelle . . . . .	286
a) Spermiogenese . . . . .	287
b) Orogenese . . . . .	290
c) Theoretische Betrachtungen . . . . .	293

	Seite
C. Strittige Fragen und neue Probleme der Reduktionsprozesse . . .	295
1. Die Entstehung der Vierergruppen . . . . .	295
2. Modifikationen des Reifeprozesses bei einigen Insekten (Bienen)	300
3. Das Heterochromosomenproblem . . . . .	303
a) Der Dimorphismus der Spermatozoen . . . . .	303
b) Der Dimorphismus der Eier . . . . .	309
D. Das weitere Schicksal des durch die Befruchtung vereinigten väterlichen und mütterlichen Chromatin . . . . .	310
a) Die Autonomie desselben . . . . .	310
b) Die Synapsis . . . . .	312
E. Störungen des Befruchtungsprozesses, die Überfruchtung oder Polyspermie . . . . .	315
2. Der Befruchtungs- und Reduktionsprozeß im Pflanzenreich . . . . .	319
3. Der Befruchtungs- und Reduktionsprozeß im Protistenreich . . . . .	324
a) Die Konjugation der Infusorien . . . . .	325
b) Die Urformen der geschlechtlichen Zeugung in den übrigen Ordnungen der Protisten . . . . .	330
Elftes Kapitel. Die Physiologie des Befruchtungsprozesses . . . . .	344
I. Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen . . . . .	344
A. Die Parthenogenese oder Jungferzeugung . . . . .	349
a) Die natürliche Parthenogenese . . . . .	350
b) Die künstliche, experimentelle Parthenogenese . . . . .	358
c) Die Apogamie . . . . .	366
B. Die Merogonie . . . . .	367
2. Die sexuelle Affinität . . . . .	369
a) Die sexuelle Affinität im allgemeinen . . . . .	369
b) Die sexuelle Affinität im einzelnen und ihre Abstufungen . . . . .	373
$\alpha$ ) Die Selbstbefruchtung . . . . .	374
$\beta$ ) Die Bastardbefruchtung . . . . .	000
$\gamma$ ) Ihre Beeinflussung durch äußere Eingriffe . . . . .	384
3. Rückblick und Erklärungsversuche . . . . .	387
Zwölftes Kapitel. Die Zelle als Anlage eines Organismus . . . . .	397
I. Geschichte der älteren Entwicklungstheorien . . . . .	398
II. Neuere Zeugungs- und Entwicklungstheorien . . . . .	400
A. Neue Grundlagen auf morphologischem Gebiet . . . . .	401
Die Idioplasmatheorie . . . . .	401
Der Kern als Träger der erblichen Anlagen . . . . .	404
1. Die Äquivalenz der väterlichen und mütterlichen Erbmasse . . . . .	405
2. Die gleichmäßige Verteilung der sich vermehrenden Erbmassen auf die Embryonalzellen . . . . .	406
3. Die Verhütung der Summierung der Erbmassen . . . . .	409
4. Experimentelle Beweise für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen . . . . .	412
B. Neue Grundlagen auf physiologischem Gebiet . . . . .	420
Die Mendelschen Regeln . . . . .	420
Dreizehntes Kapitel. Die Entfaltung der Erbanlagen und die Rolle des Kerns im Stoffwechsel der Zelle . . . . .	432
a) Die Kernplasmarelation . . . . .	432
b) Die qualitativen Wechselwirkungen zwischen Kern und Plasma . . . . .	442
c) Experimente, aus denen sich auf eine Wechselwirkung von Kern und Protoplasma schließen läßt . . . . .	447
d) Beobachtungen und Experimente über die Beeinflussung des Kerns durch das Protoplasma und die sensible Periode der Kerne . . . . .	452
e) Die Kernidioplasmatheorie und die Entfaltung der Erbanlagen . . . . .	454
Literaturverzeichnis zum ersten Hauptteil. Kapitel I—XIII . . . . .	459

## Zweiter Hauptteil.

## Die Zelle im Verband mit anderen Zellen.

Vierzehntes Kapitel. Die Individualitätsstufen im Organismenreich . . . . .	489
I. Die organischen Individuen erster Ordnung . . . . .	491
II. Die organischen Individuen zweiter Ordnung . . . . .	494
1. Zellkolonien . . . . .	494
2. Durch innigen Zellverband entstandene mehrzellige Organismen (Personen). . . . .	497

	Seite
a) Syneytien oder Zellfusionen . . . . .	497
b) Der zellige Verband . . . . .	500
III. Die organischen Individuen dritter Ordnung . . . . .	502
1. Stöcke von mehr locker verbundenen Personen . . . . .	503
2. Stöcke von fester verbundenen und zugleich verschieden differenzierten Personen . . . . .	504
Fünfzehntes Kapitel. Artgleiche, symbiotische, parasitäre Zellvereinigung . . . . .	505
I. Artgleiche Vereinigung . . . . .	505
Die Lehre von der vegetativen Affinität . . . . .	505
Pflanzbastarde und pflanzliche Chimären . . . . .	517
II. Die symbiotische Vereinigung (Symbiose) . . . . .	523
III. Die parasitische Vereinigung . . . . .	527
Sechzehntes Kapitel. Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus . . . . .	529
I. Gegenseitige Beeinflussung der Zellen durch unmittelbaren Kontakt ihrer Oberflächen . . . . .	529
II. Verbindungen der einzelnen Zellen durch Protoplasmafäden (Intercellularbrücken) . . . . .	530
1. Histologische Befunde . . . . .	530
2. Die physiologische Bedeutung . . . . .	536
Reizleitung und Stofftransport durch Protoplasmaverbindungen . . . . .	536
III. Verbindungen der Zellen durch Nervenfasern . . . . .	537
IV. Verkehr der Zellen durch die im Organismus zirkulierenden Säfte . . . . .	537
Siebzehntes Kapitel. Die Theorie der Biogenese . . . . .	539
Über die Ursachen, durch welche Zellenaggregate in Gewebe und Organe gesondert werden . . . . .	539
1. Erstes Gesetz. Die Wichtigkeit konstanter Verhältnisse für die Ausbildung besonderer Funktionen und Strukturen an den Zellen. (Spezifische Energie) . . . . .	540
2. Zweites Gesetz. Die Wichtigkeit der Wechselwirkung mit anderen Zellen für die Ausbildung besonderer Funktion und Struktur in einer Zelle. (Gesetz der physiologischen Arbeitsteilung) . . . . .	544
a) Die Arbeitsteilung in der menschlichen Gesellschaft als Vergleichsobjekt . . . . .	545
b) Die Arbeitsteilung im Zellenstaat . . . . .	547
3. Drittes Gesetz. Entsprechend dem Grad ihrer Differenzierung wird die einzelne Zelle zu einem unselbständigen und abhängigen Teil einer übergeordneten Lebensinheit. (Gesetz der physiologischen Integration) . . . . .	549
Über die doppelte Stellung der Zelle als Elementarorganismus und als determinierter und integrierter Teil eines übergeordneten, höheren Organismus . . . . .	554
Achtzehntes Kapitel. Die Lehre von der Spezifität der Zellen, ihren Metamorphosen und ihren verschiedenen Zuständen . . . . .	557
Die Lehre von der Spezifität der Gewebszellen . . . . .	557
A. Erste Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äußert sich nur in der Beschaffenheit der Protoplasmaproducte . . . . .	570
1. Die Hypertrophie der Gewebe . . . . .	570
2. Die Atrophie der Gewebe . . . . .	571
3. Funktionswechsel, Metamorphose und Metaplasie der Gewebe . . . . .	573
a) Die physiologische Gewebsmetamorphose . . . . .	574
b) Die pathologische Gewebsmetamorphose . . . . .	577
B. Zweite Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äußert sich außer in der Beschaffenheit der Protoplasmaproducte auch in der Beschaffenheit von Protoplasma und Kern . . . . .	578
4. Wucheratrophie . . . . .	579
5. Hyperplasie . . . . .	580
6. Degeneration und Tod der Zelle (Nekrose) . . . . .	580
Neunzehntes Kapitel. Die Theorie der Biogenese . . . . .	583
I. Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung . . . . .	583
1. Die Schwerkraft . . . . .	584
2. Die Zentrifugalkraft . . . . .	589
3. Mechanische Einwirkungen von Zug, Druck und Spannung . . . . .	591
a) Einwirkung auf sich teilende Zellen . . . . .	591
b) Die Bedeutung von Druck und Zug für die Entstehung mechanischer Gewebe . . . . .	592

	Seite
a) Die mechanischen Einrichtungen bei Pflanzen . . . . .	596
b) Die mechanischen Einrichtungen bei Tieren . . . . .	598
Zwanzigstes Kapitel. Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung (Fortsetzung) . . . . .	602
4. Das Licht . . . . .	602
5. Die Temperatur . . . . .	608
6. Die Radium- und Röntgenstrahlen . . . . .	612
7. Chemische Reize . . . . .	613
a) Beeinflussung bei Pflanzen . . . . .	614
b) Beeinflussung bei Tieren . . . . .	614
Einundzwanzigstes Kapitel. Die äußeren Faktoren der organischen Ent- wicklung (Fortsetzung) . . . . .	621
8. Reize zusammengesetzter Art . . . . .	621
9. Reize, die in Einwirkungen zweier Organismen aufeinander bestehen . . . . .	628
a) Pfropfung und Transplantation . . . . .	628
b) Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus . . . . .	630
c) Organismen als Ursachen von Gallen und krankhaften Geschwülsten . . . . .	631
Zweihundzwanzigstes Kapitel. Die Theorie der Biogenese . . . . .	633
II. Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung . . . . .	633
A. Die Korrelationen der Zellen während der Anfangsstadien des Entwick- lungsprozesses . . . . .	633
1. Die Regulationseier . . . . .	640
2. Die Mosaik Eier . . . . .	652
Dreihundzwanzigstes Kapitel. Die inneren Faktoren der organischen Ent- wicklung. (Fortsetzung) . . . . .	658
B. Die Korrelationen der Organe und Gewebe auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus . . . . .	658
Beispiele leicht wahrnehmbarer, ausgebreiteter Korrelationen bei Pflan- zen und bei Tieren . . . . .	658
Einteilung der Korrelationen in einzelne Gruppen. . . . .	662
1. Chemische Korrelationen . . . . .	662
a) Chemisch-physikalischer Prozeß der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe . . . . .	662
b) Blutbildung . . . . .	663
c) Harnbildung, Niere . . . . .	665
d) Die Leber . . . . .	666
e) Die Schilddrüse . . . . .	667
f) Pankreas, Nebenniere, Thymus, Hypophysis usw. . . . .	671
g) Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf sekundäre Geschlechts- charaktere . . . . .	672
2. Mechanische Korrelationen (Mechanomorphosen) . . . . .	680
a) Mechanomorphosen aktiv beweglicher Organe und Gewebe . . . . .	680
b) Mechanomorphosen passiv bewegter Organe und Gewebe . . . . .	682
Vierundzwanzigstes Kapitel. Die inneren Faktoren der organischen Ent- wicklung. (Fortsetzung) . . . . .	685
3. Die Erscheinungen der Regeneration und das Überleben von Zellen, Ge- weben und Organteilen nach Abtrennung aus ihrem normalen Verband . . . . .	685
a) Die Regeneration . . . . .	685
Die Erscheinungen der Heteromorphose . . . . .	688
b) Das Überleben von Zellen, Geweben und Organteilen nach Ab- trennung aus ihrem normalen Verband . . . . .	694
Fünfundzwanzigstes Kapitel. Die im Organismus der Zelle enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses . . . . .	700
1. Die erste Periode der Entwicklung: Der Erwerb von histologischen Spe- zialeigenschaften durch den Prozeß des Eiwachstums . . . . .	702
2. Die zweite Periode der Entwicklung: Der Furchungsprozeß . . . . .	704
3. Die dritte Periode der Entwicklung: Die Bildung embryonaler Organe, die Gastrulation und Keimblattbildung . . . . .	710
Sechshundzwanzigstes Kapitel. Die Geschlechtsbestimmung oder das Sexua- litätsproblem . . . . .	717
1. Kurzer Überblick über die verschiedenen Formen, in denen geschlecht- liche Gegensätze im Organismenreich hervortreten . . . . .	717

	Seite
2. Erklärungsversuche der in verschiedenster Weise sich äußernden sexuellen Unterschiede verschiedener Ordnung . . . . .	720
a) Die Bedeutung äußerer Faktoren für die Geschlechtsbestimmung.	720
b) Die Bedeutung innerer, auf der Zusammensetzung des Idioplasma beruhender Faktoren für die Geschlechtsbestimmung . . . . .	723
c) Das Zusammenwirken äußerer und innerer Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung . . . . .	729
3. Endergebnis der Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung . . . .	732
Siebenundzwanzigstes Kapitel. Die Kontinuität des Lebensprozesses und die Kernidioplasmatheorie . . . . .	735
Achtundzwanzigstes Kapitel. Die Veränderungsfähigkeit des Idioplasma und die Vererbung neu erworbener Anlagen . . . . .	745
Neunundzwanzigstes Kapitel. Ergänzende Betrachtungen . . . . .	760
I. Die Biogenesistheorie, das biogenetische Grundgesetz und das ontogenetische Kausalgesetz . . . . .	760
II. Das Prinzip der Progression in der Entwicklung . . . . .	769
Dreißigstes Kapitel. Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und tierischer Form durch die Theorie der Biogenese . . . . .	772
I. Die Formbildung bei den Pflanzen . . . . .	772
II. Die Formbildung bei den Tieren . . . . .	775
Die Gesetze der tierischen Formbildung. . . . .	777
1. Ungleiches Wachstum einer Epithelmembran . . . . .	777
2. Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband	782
3. Verschiedenartige Differenzierung der Zellen infolge von Arbeitsteilung	784
Einunddreißigstes Kapitel. Kurze Zusammenfassung der wesentlichen Grundsätze der Biogenesistheorie . . . . .	785
I. Die Grundlagen der Biogenese . . . . .	786
II. Zusammenfassung der Hauptgesichtspunkte der Theorie der Biogenese	786
Literatur zum II. Hauptteil. Kapitel XIV—XXX . . . . .	789
Register . . . . .	811



ERSTER HAUPTTEIL.

# Die Zelle als selbständiger Organismus.





## ERSTES KAPITEL.

### Geschichtliche Einleitung.

Tiere und Pflanzen, so verschiedenartig in ihrer äußeren Erscheinung, stimmen in den Grundlagen ihres anatomischen Aufbaues überein; denn beide sind aus gleichartigen, meist nur mikroskopisch wahrnehmbaren Elementarereinheiten zusammengesetzt. Man bezeichnet die letzteren nach einer älteren Theorie, welche jetzt freilich wesentlich abgeändert und verbessert worden ist, als Zellen, sowie die Lehre, daß Tiere und Pflanzen in übereinstimmender Weise aus solchen kleinsten Teilchen bestehen, als die Zellentheorie.

In der Zellentheorie erblickt man mit Recht eines der wichtigsten Fundamente der ganzen modernen Biologie. Zum Studium der Zelle wird der Pflanzen- und Tieranatom, der Physiologe und pathologische Anatom auf Schritt und Tritt hingeleitet, wenn er tiefer in das Wesen der normalen und der krankhaften Lebensprozesse eindringen will. Denn die Zellen, in welche der Anatom die pflanzlichen und die tierischen Organismen zerlegt, sind die Träger der Lebensfunktionen; sie sind, wie VIRCHOW sich ausgedrückt hat, die Lebenseinheiten.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, erscheint der gesamte Lebensprozeß eines zusammengesetzten Organismus nichts anderes zu sein als das höchst verwickelte Resultat der einzelnen Lebensprozesse seiner zahlreichen, verschieden funktionierenden Zellen. Das Studium des Verdauungsprozesses, der Muskel- und Nerventätigkeit führt bei tieferem Eindringen zur Untersuchung der Funktionen der Drüsenzellen, der Muskel-, Ganglien- und Sinneszellen. Und wie die Physiologie ihre Fundamente in der Zellentheorie gefunden hat, so hat sich auch die Lehre von den Krankheiten in eine Zellulärpathologie umgewandelt.

In vieler Beziehung steht somit die Lehre von der Zelle im Mittelpunkt der biologischen Forschung der Gegenwart. Sie bildet in jeder Beziehung den vornehmsten Gegenstand der allgemeinen Anatomie, wie man früher die Lehre von den Mischungs- und Formbestandteilen der Organismen zu benennen pflegte.

Die Verstellung und der Begriff, den man in der Wissenschaft mit dem Wort „Zelle“ verbindet, hat sich im Laufe von 80 Jahren sehr wesentlich geändert. Die Geschichte der verschiedenen Auffassungen oder die Geschichte der Zellentheorie ist von hohem Interesse. Nichts ist geeigneter als ein kurzer Abriß derselben, um den Anfänger in den Vorstellungskreis, den man jetzt mit dem Worte Zelle verbindet, einzuführen. Auch möchte der Hinweis auf die Geschichte der Zellentheorie noch in anderer Richtung nützen. Indem wir die augenblicklich

herrschende Vorstellung von der Zelle sich aus älteren, minder vollkommenen Darstellungsweisen allmählich hervorbilden sehen, wird es uns nahe gelegt, die erstere auch nicht als etwas in sich Fertiges zu betrachten; es erscheint vielmehr die Hoffnung berechtigt, daß bessere und verfeinerte Untersuchungsmittel, — wobei man indessen nicht nur von einer Verbesserung der optischen Instrumente alles Heil zu erwarten braucht, — unsere derzeitig gewonnene Erkenntnis noch wesentlich vertiefen und vielleicht mit ganz neuen Darstellungsreihen bereichern werden.

## Die Geschichte der Zellentheorie.

Zu der Erkenntnis, daß die Organismen aus Zellen zusammengesetzt sind, wurde der erste Anstoß durch das Studium der Pflanzenanatomie gegeben. In der Mitte des 17. Jahrhunderts beobachtete der Engländer ROBERT HOOKE in dünnen Plättchen von Kork kleine Hohlräume und gab ihnen in seiner „Mikrographia“ den Namen „Zellen“. Bald darauf veröffentlichten der berühmte MARCELLO MALPIGHI (1674) und der englische Naturforscher NEHEMIAS GREW (1682) ihre großen ausgezeichneten Werke, *Anatome plantarum* und *Anatomy of plants*, durch welche die mikroskopische Pflanzenanatomie zuerst begründet wurde; sie entdeckten mit schwachen Vergrößerungsgläsern in den verschiedensten Pflanzenteilen einmal kleine, kammerartige, mit festen Wandungen versehene und mit Flüssigkeit erfüllte Räume, die Zellen, und zweitens lange Röhren, die an vielen Stellen in mannigfacher Gestalt durch das Grundgewebe ziehen und jetzt je nach ihrer Form als Spiralaröhren und Gefäße bezeichnet werden. Eine tiefere Bedeutung gewannen indessen diese Tatsachen erst, als am Ende des 18. Jahrhunderts sich eine mehr philosophische Betrachtungsweise der Natur Bahn brach.

CASPAR FRIEDRICH WOLFF (1764), OKEN (1809) u. a. warfen die Frage nach der Entstehung der Pflanzen auf und suchten ihre Gefäße und Röhren von der Zelle als Grundform abzuleiten. Namentlich aber hat sich TREVIRANUS (1806) ein hervorragendes Verdienst erworben, indem er in seiner 1806 erschienenen Schrift „Vom inwendigen Bau der Gewächse“ an jungen Pflanzenteilen den Nachweis führte, daß die Gefäße aus Zellen hervorgehen; er fand, daß junge Zellen sich in Reihen anordnen und durch Auflösung der Querscheidewände zu einer langgestreckten Röhre verschmelzen, eine Entdeckung, welche später durch die Nachuntersuchungen von MOHL zum gesicherten Besitz der Wissenschaft erhoben wurde.

Nicht minder wichtig für die Wertschätzung der Zelle wurde das Studium der niedersten Pflanzen. Man lernte kleine Algen kennen, die zeitlebens entweder nur eine einzige Zelle darstellen oder einfache Reihen von Zellen sind, welche sich leicht voneinander lösen können. Endlich führte das Nachdenken über den Stoffwechsel der Pflanzen zu der Einsicht, daß die Zelle es sei, welche in der vegetabilischen Haushaltung die Nahrungsstoffe aufnimmt, verarbeitet und in veränderter Form wieder abgibt (TURPIN, RASPAIL).

So war schon am Anfang des 19. Jahrhunderts die Zelle als der morphologische und physiologische Elementarteil der Pflanze von verschiedenen Forschern erkannt worden. Besonders klar findet sich diese Anschauung in dem 1830 herausgegebenen Lehrbuch der Botanik von

MEYEN in folgenden Sätzen ausgesprochen: „Die Pflanzenzellen treten entweder einzeln auf, so daß eine jede ein eigenes Individuum bildet, wie dieses bei Algen und Pilzen der Fall ist, oder sie sind in mehr oder weniger großen Massen zu einer höher organisierten Pflanze vereinigt. Auch hier bildet jede Zelle ein für sich bestehendes, abgeschlossenes Ganzes; sie ernährt sich selbst, sie bildet sich selbst und verarbeitet den aufgenommenen, rohen Nahrungsstoff zu sehr verschiedenartigen Stoffen und Gebilden.“ MEYEN bezeichnete daher geradezu die einzelnen Zellen als „die kleinen Pflänzchen in den größeren“.

Zu allgemeinerer Geltung gelangten derartige Ansichten erst vom Jahre 1838 an. In ihm veröffentlichte MATTHIAS SCHLEIDEN, den man häufig, aber nicht ganz mit Recht, als den Begründer der Zellentheorie feiert, in MÜLLERS Archiv seinen berühmten Aufsatz „Beiträge zur Phytogenesis“ und suchte die Frage zu lösen, wie die Zelle entsteht. Den Schlüssel hierzu glaubte er in einer Entdeckung des englischen Botanikers ROBERT BROWN gefunden zu haben, welcher im Jahre 1833 bei seiner Untersuchung der Orchideen den Zellkern entdeckt hatte. SCHLEIDEN verfolgte BROWNS Entdeckung weiter; er überzeugte sich bei vielen Pflanzen von dem Vorkommen des Kerns, und da er ihn namentlich in jugendlichen Zellen als nie fehlenden Bestandteil nachwies, entsprang in ihm der Gedanke, daß der Kern eine nähere Beziehung zu der so rätselhaften Entstehung der Zelle und demnach eine große Bedeutung im Zellenleben haben müsse.

Die Art und Weise, wie SCHLEIDEN seinen Gedanken auf Grund irrthümlicher Beobachtungen zu einer Theorie der Phytogenesis verwertete, muß jetzt zwar als eine verfehlt bezeichnet werden (SACHS), auf der andern Seite muß aber auch betont werden, daß seine allgemeine Auffassung von der Bedeutung des Kerns in gewisser Beziehung richtig ist, und daß gerade dieser eine Gedanke weit über das engere Gebiet der Botanik hinaus fruchtbringend geworden ist; denn durch ihn ist die Übertragung der Zellentheorie auf die tierischen Gewebe ermöglicht worden. Weit mehr noch als in pflanzlichen, treten in tierischen Zellen gerade die Kerne sehr deutlich hervor und weisen auf die Übereinstimmung der histologischen Elemente bei Tieren und Pflanzen an offenkundigsten hin. Insofern bezeichnet die kleine Schrift SCHLEIDENS aus dem Jahre 1838 geschichtlich den wichtigen Wendepunkt, von welchem ab auch der tierische Körper der Herrschaft der Zellentheorie unterworfen wurde.

An Versuchen, den Organismus der Tiere als eine Vielheit kleinster Elementarteile zu betrachten, hat es auch vor SCHLEIDEN nicht gefehlt, wie die Hypothesen von OKEN (1809), HEUSINGER, RASPAIL und von manchen andern lehren. Dieselben erwiesen sich aber nicht entwicklungsfähig, weil falsche Beobachtungen und verkehrte Deutungen in ihnen das Gute überwogen. Erst in den dreißiger Jahren, in denen die optischen Hilfsmittel eine Verbesserung erfuhren, wurden einzelne brauchbare Entdeckungen auch auf tierischem Gebiete gemacht. Schon verglichen JOH. MÜLLER (1835), PURKINJE (1837), VALENTIN und HENLE (1837) einzelne Tiergewebe den pflanzlichen; sie erkannten den zelligen, einem Pflanzengewebe ähnlichen Bau der Chorda dorsalis, des Knorpels, der Epithelien und des Drüsengewebes. Den Versuch einer wirklich zusammenfassenden Zellentheorie aber, welche alle tierischen Gewebsteile berücksichtigt, wagten sie selbst nicht zu machen; ihm hat zuerst

THEODOR SCHWANN (1839), angeregt durch SCHLEIDENS Phytogenesis, unternommen und in genialer Weise durchgeführt.

Im Jahre 1838 erfuhr SCHWANN in einer Unterredung mit SCHLEIDEN von der neuen Theorie der Zellenbildung bei den Pflanzen und von der Bedeutung, welche hierbei den Kernen zukommen sollte. Er erkannte sofort, wie er uns selbst erzählt, in SCHLEIDENS Mitteilungen charakteristische Merkmale genug, welche zu einem Vergleich mit tierischen Zellen aufforderten. Mit bewundernswertem Eifer stellte er eine umfassende Reihe von Untersuchungen an, die er schon im Jahre 1839 unter dem Titel „Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen“ veröffentlichte.

SCHWANN'S Buch ist ein grundlegendes Werk allerersten Ranges, durch welches die mikroskopische Anatomie der Tiere trotz der viel schwierigeren Aufgabe auf gleiche Stufe mit der Pflanzenanatomie gehoben wurde. Zu dem raschen und glänzenden Erfolg seiner Untersuchungen haben wesentlich zwei Momente beigetragen. Erstens hat SCHWANN zur Unterscheidung der tierischen Zellen vorzugsweise die Anwesenheit des Kerns benutzt, von dem er hervorhebt, daß er der am meisten charakteristische und am wenigsten veränderliche Zellenbestandteil sei. Wie schon angedeutet, liegt hierin das Fördernis, das SCHWANN durch SCHLEIDEN empfangen hat. Das zweite, nicht minder bedeutsame Moment ist die richtige Methode, welche SCHWANN bei der Ausführung und Darstellung seiner Beobachtungen befolgt hat. Wie die Botaniker, gestützt auf das Studium unentwickelter Pflanzenteile, die Röhren aus der Grundform der Zelle abgeleitet hatten, so untersuchte auch er hauptsächlich die Entwicklungsgeschichte der Gewebe und fand, daß der Keim auf frühesten Stadien aus einer Summe ganz gleichartiger Zellen besteht: er verfolgte dann weiter die Metamorphosen oder die Umbildungen, welche die Zellen erleiden, bis sie in die fertigen Gewebe des erwachsenen Tieres übergehen. Er zeigte, wie ein Bruchteil der Zellen die ursprüngliche, kuglige Grundform beibehält, andere eine zylindrische Gestalt annehmen, andere in lange Fasern auswachsen oder zu sternförmigen Gebilden werden, indem sie an verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche zahlreiche Ausläufer ausschicken. Er zeigte an den Knochen, Knorpeln und Zähnen, wie wieder andere Zellen stark verdickte Wandungen bekommen; endlich erklärte er noch eine Reihe der am meisten abgeänderten Gewebe aus einer Verschmelzung von Zellengruppen, wobei er auch wieder einen analogen Vorgang bei den Pflanzen, die Entwicklung der Gefäße, im Auge hatte.

Auf diese Weise war durch SCHWANN ein allgemeines, wenn auch mit vielen Fehlern behaftetes, dafür aber leicht faßliches und auch im ganzen glückliches Schema geschaffen, nach welchem jedes tierische Gewebe aus Elementarteilen, die den Pflanzenzellen entsprechen, entweder zusammengesetzt oder durch Metamorphose entstanden ist. Es war ein gutes Fundament gelegt, auf dem sich weiter bauen ließ. Im einzelnen litt aber die Vorstellung, welche SCHLEIDEN und SCHWANN sich vom Wesen des pflanzlichen und des tierischen Elementarteils gebildet hatten, an vielen Irrtümern, wie bald erkannt wurde. Beide Forscher definierten die Zelle als ein kleines Bläschen, das in einer festen Membran einen flüssigen Inhalt umschließt, als ein Kämmerchen, eine cellula

im eigentlichen Sinne des Wortes. Als wichtigsten und als den wesentlichen Teil an dem Bläschen bezeichneten sie die Membran, von der sie annahmen, daß sie durch ihre chemisch-physikalischen Eigenschaften den Stoffwechsel regeln sollte. SCHWANN erblickte in der Zelle einen organischen Kristall, den er sich durch eine Art von Kristallisationsprozeß aus einer organischen Mutterlauge (Cytoblastem) bilden ließ.

Die Vorstellungsreihe, welche wir jetzt mit dem Worte „Zelle“ verbinden, ist dank den großen Fortschritten der letzten sechs Jahrzehnte eine wesentlich andere geworden. Die SCHLEIDEN-SCHWANNsche Zellentheorie hat eine durchgreifende Reform erfahren: an ihre Stelle ist die Protoplasmatheorie getreten.

## Die Geschichte der Protoplasmatheorie

ist gleichfalls von hervorragendem Interesse. Schon SCHLEIDEN beobachtete in der Pflanzenzelle außer dem Zellensaft noch eine weiche, durchscheinende, mit kleinen Körnchen versehene Substanz, welche er Pflanzenschleim nannte. MOHL (1846) gab ihr im Jahre 1846 den später so bedeutungsvoll gewordenen Namen Protoplasma, einen Namen, den PURKINJE (1840) schon früher für die Bildungssubstanz jüngster tierischer Embryonen gebraucht hatte. Auch entwarf er ein genaues Bild von den Lebenserscheinungen des pflanzlichen Protoplasma: er fand, daß es den Innenraum von jungen Pflanzenzellen vollständig ausfüllt, und daß es dann bei älteren und größeren Zellen Flüssigkeit, die sich in Blasen oder Vakuolen ansammelt, in sein Inneres aufnimmt. Endlich stellte MOHL fest, daß das Protoplasma, wie SCHLEIDEN auch schon für den Pflanzenschleim angegeben hatte, höchst eigentümliche Bewegungsphänomene zeigt, die zuerst von BONAVENTURA CORTI im Jahre 1772 und von C. L. TREVIRANUS (1807) entdeckt und als „kreisende Bewegung des Zellsaftes“ beschrieben worden waren.

Hierzu gesellten sich noch andere Beobachtungen, welche den protoplasmatischen Inhalt der Zellen an Bedeutung gewinnen ließen. Bei manchen niedersten Algen zieht sich, wie UNGER, COHN und andere fanden, das Protoplasma zur Zeit der Fortpflanzung von der Zellmembran zurück und bildet einen frei im Zellraum liegenden, ovalen, nackten Körper, die Schwärmspore, welche bald die Membran an einer Stelle sprengt und durch die Öffnung hindurchschlüpft, um sich im Wasser mit Wimpern, wie ein selbständiger Organismus, aber ohne Membran, fortzubewegen.

Desgleichen wurden beim Studium der tierischen Zellen Tatsachen ermittelt, die mit dem alten Zellenbegriff nicht zu vereinigen waren. Schon wenige Jahre nach dem Auftreten von SCHWANN machten verschiedene Forscher [KÖLLIKER (1845), BISCHOFF (1842)] auf viele tierische Zellen aufmerksam, an welchen eine besondere Membran nicht nachzuweisen war, und es erhob sich infolgedessen ein langer Streit, ob wirklich diese Gebilde membranlos und daher keine Zellen, oder ob es echte Zellen seien. Auch beobachtete man an der schleimigen, mit Körnchen versehenen Grundsubstanz einzelner tierischer Zellen, wie z. B. der Lymphkörperchen, ähnliche Bewegungserscheinungen, wie am pflanzlichen Protoplasma (SIEBOLD, KÖLLIKER, REMAK.

LIEBERKÜHN usw.) — REMAK (1852, 1855) übertrug daher den von MOHL für den Pflanzenschleim eingeführten Namen Protoplasma auch auf den Inhalt der tierischen Zellen.

Wichtige Einblicke in die Natur des Protoplasma eröffnete endlich das Studium der niedersten Organismen, der Rhizopoden, Amöben, Myxomyceten usw. Ihre schleimige, von Körnchen durchsetzte, mit Kontraktilität begabte Substanz hatte DUJARDIN Sarkode genannt. Von ihr bemerkte schon 1850 FERD. COHN in einigen klar und bestimmt formulierten Sätzen, daß sie nach ihrem „optischen, chemischen und physikalischen Verhalten“ mit dem Protoplasma der Pflanzenzelle übereinstimmt. Namentlich aber führte MAX SCHULTZE in einer Reihe umfassender und ausgezeichneten Untersuchungen (1854—1866), in welchen er sich mit dem Phänomen der Protoplasmaabewegung bei Polythalamien (1854), bei pflanzlichen und tierischen Zellen beschäftigte, den unwiderleglichen Nachweis, daß das Protoplasma der Pflanzen und der Tiere und die Sarkode der niedersten Organismen identische Stoffe sind.

Im Hinblick auf diese Tatsachen legten schon Forscher wie NÄGELI, ALEXANDER BRAUN, LEYDIG, KÖLLIKER, COHN, DE BARY usw. der Zellenmembran im Verhältnis zu ihrem Inhalt eine nur untergeordnete Bedeutung bei; vor allem aber hat MAX SCHULTZE sich das Verdienst erworben, die neueren Erfahrungen zu einer scharfen Kritik der SCHLEIDEN-SCHWANN'schen Zellenlehre und zur Begründung einer Protoplasmatheorie benutzt zu haben. In vier kleinen, ausgezeichneten Schriften, welche vom Jahre 1860 an veröffentlicht wurden, zog er gegen die alten Glaubenssätze, deren man sich zu entledigen habe, zu Felde. Aus der Tatsache, daß bei allen Organismen ein bestimmter Stoff vorkommt, welcher sich durch die merkwürdigen Bewegungsphänomene auszeichnet (Protoplasma der Tiere und Pflanzen, Sarkode der einfachsten Organismen), aus der Tatsache ferner, daß das Protoplasma der Pflanzen zwar gewöhnlich von einer besonderen festen Membran umschlossen ist, in einigen Fällen aber dieselbe abstreifen und als nackte Schwärmspore sich im Wasser selbständig fortbewegen kann, aus der Tatsache endlich, daß die tierischen Zellen und die einfachsten einzelligen Organismen sehr häufig keine Membran besitzen und dann als nacktes Protoplasma und als nackte Sarkode erscheinen, zieht MAX SCHULTZE den Schluß, daß die Membran für den pflanzlichen und tierischen Elementarteil etwas Unwesentliches sei. Zwar behält er den durch SCHLEIDEN und SCHWANN in die Anatomie eingebürgerten Namen „die Zelle“ bei, definiert dieselbe aber (1861) als ein mit den Eigenschaften des Lebens begabtes Klümpchen von Protoplasma, in welchem ein Kern liegt.

Mit seiner Definition knüpfte MAX SCHULTZE, — wie der historischen Gerechtigkeit wegen hervorgehoben sei, — wieder an die älteren Bestrebungen von PURKINJE (1837—1840) und ARNOLD (1845) an, welche eine Körnchen- und Klümpchentheorie auszubilden versuchten, aber gegenüber der besser durchgearbeiteten und ihrer Zeit mehr angepaßten Zellenlehre von SCHWANN wenig Erfolg hatten.

Unter einem Klümpchen von Protoplasma stellten sich indessen schon damals MAX SCHULTZE und andere Forscher keineswegs etwas so Einfaches vor, wie das Wort auszudrücken scheint. Namentlich der Physiologe BRÜCKE (1861) schloß aus der Kompliziertheit der Lebens-

eigenschaften, deren Träger das Protoplasma ist, mit Fug und Recht, daß das Protoplasma Klümpchen eine komplizierte Struktur, einen „höchst kunstvollen Bau“ besitzen müsse, in welchen nur die Unzulänglichkeit unserer Beobachtungsmittel keinen befriedigenden Einblick gestatte. Dabei bezeichnete denn schon BRÜCKE sehr treffend den Elementarteil der Tiere und der Pflanzen, das Protoplasma Klümpchen, als einen Elementarorganismus.

Bei dieser Sachlage ist eigentlich der Name „Zelle“ ein verkehrter. Daß er trotzdem beibehalten worden ist, erklärt sich teils aus gerechter Pietät gegen die rüstigen Streiter, welche, wie BRÜCKE sich ausdrückt, unter dem Banner der Zellentheorie das gesamte Feld der Histologie erobert haben, teils aus dem Umstand, daß die Anschauungen, welche die neue Reform herbeigeführt haben, erst nach und nach ausgebildet wurden und zu allgemeiner Geltung zu einer Zeit gelangten, als das Wort Zelle sich schon durch jahrzehntelangen Gebrauch in der Literatur fest eingebürgert hatte.

Seit dem Auftreten von M. SCHULTZE und BRÜCKE hat sich unsere Kenntnis von der Zelle noch außerordentlich vertieft. Es sind viele neue Einblicke in die Struktur, in die chemisch-physikalische Zusammensetzung und in die Lebenseigenschaften des Protoplasma gewonnen worden, besonders aber hat das Studium des Zellkernes und der Rolle, welche er bei der Vermehrung der Zelle und bei der geschlechtlichen Zeugung spielt, neue große Fortschritte herbeigeführt.

Auf die Geschichte dieser neueren Errungenschaften wird hie und da bei der folgenden Darstellung unserer gegenwärtigen Kenntnisse von dem Wesen des Elementarorganismus eingegangen werden. —

Das reiche Wissensmaterial, welches eine hundertjährige Forschung über die Zelle angesammelt hat, wird sich am besten in folgender Weise systematisch gruppieren lassen:

In einem ersten Abschnitt sollen die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle dargestellt werden.

Ein zweiter Abschnitt wird dann von den Lebenseigenschaften der Zelle zu handeln haben: von dem Stoffwechsel, der Kontraktibilität, der Reizbarkeit und der Fortpflanzung durch Teilung, ferner von dem Problem der Befruchtung, von der Zelle als Anlage eines Organismus und von der wichtigen Frage nach den Wechselbeziehungen zwischen Protoplasma, Kern und Zellprodukt.

## ZWEITES KAPITEL

### **Die chemisch-physikalischen und morphologischen Eigenschaften der Zelle.**

Mit Recht ist die Zelle auf Grund der Lebens Eigenschaften, die an ihr beobachtet werden können, als ein „Elementarorganismus“ (BRÜCKE) bezeichnet worden. Sie ist auch in den Fällen, wo sie mit unseren unvollkommenen Hilfsmitteln der Beobachtung einfach zu sein scheint, kein einfaches Gebilde, welches sich etwa mit einem Kristalle vergleichen ließe, wie es von TH. SCHWANN versucht wurde: sie ist vielmehr, wie sich in mancher Hinsicht zeigen wird, selbst noch aus vielen, verschiedenartigen, elementaren Teilen aufgebaut, aus Teilen, welche einfacher als die Zelle, aber zusammengesetzter als das chemische Molekül sind, und welche, wie die Organe in einem höheren Organismus, beim Lebensprozeß zusammenwirken. Allerdings wird die Erforschung der wahren Natur dieser elementaren Lebens Einheiten, welche sich augenblicklich größtenteils unserer Kenntnis entziehen, noch für lange Zeit eine Aufgabe biologischer Forschungen bleiben. Wir stehen jetzt in unserem Verständnis dem Zellorganismus in ähnlicher Weise gegenüber, wie vor hundert Jahren die Naturforscher dem tierischen und pflanzlichen Gesamtorganismus vor der Entdeckung der Zelltheorie. Um in diese tiefsten Geheimnisse des Lebens weiter einzudringen, müssen unsere optischen Hilfsmittel, noch mehr aber unsere chemisch-physikalischen Untersuchungsmethoden auf eine höhere Stufe der Vollendung gebracht werden. Es ist zweckmäßig, diesen Gedanken gleich hier hervorzuheben, damit ihn der Leser bei der folgenden Darstellung immer in der Erinnerung hat.

#### **I. Die chemische Analyse der Zelle.**

Bei der chemischen Analyse der Zelle, deren Ergebnisse, bevor wir uns mit ihrer mikroskopischen Untersuchung beschäftigen, zuerst zu betrachten sind, ist nicht zu vergessen, daß die Stoffe, die die Chemie darstellt, stets nur Trümmer der lebenden Substanz sind und daß ihre direkte chemische Analyse infolgedessen gar nicht ausführbar ist (M. HEIDENHAIN). Denn jeder chemische Eingriff führt den Tod der Zelle herbei, indem er lebenswichtige physikalische Strukturen zerstört und hochkomplizierte Verbindungen zersetzt, auf deren Intaktheit der Lebensprozeß beruht. Trotz dieser methodologischen Schwierigkeiten, deren richtige Bewertung für das Verständnis der Lebensvorgänge unerlässlich ist, hat die Chemie der Zelle, die in den letzten Jahren einen unge-



altnen Aufschwung genommen hat, eine große Förderung auch der allgemeinbiologischen Erkenntnis gebracht. Hier seien nur einige Grundsätze kurz angeführt, da eine eingehendere Darstellung den Rahmen dieses Buches bei weitem überschreiten würde.

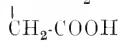
Von der größten Wichtigkeit ist der hohe Wassergehalt der lebenden Substanz, der bei den verschiedenartig differenzierten Zellen meist zwischen 90% und 75% schwankt und im allgemeinen um so höher ist, je aktiver die Zelle am Lebensprozeß sich beteiligt. Daher sind jugendliche, rasch wachsende Zellen besonders wasserreich, am geringsten ist der Wassergehalt in Zellen, die wie diejenigen lufttrockener Samen nur 8—14% Wasser enthalten. Diese verhältnismäßig geringe Menge Wasser ist offenbar an das Protoplasma fest gebunden, etwa als Quellungs- wasser von Kolloiden; es gehört, wie SACUS (1882) sagt, zu der Molekularstruktur der lebenden Substanz, wie z. B. das Kristallwasser zur Struktur sehr vieler Kristalle, die ihre kristallinische Form durch die Entziehung des Kristallwassers verlieren. Daher stirbt das Protoplasma ab, wenn ihm das festgebundene Wasser entzogen wird. Ein anderer Teil des Wassers erfüllt als Zellsaft die Räume zwischen dem Protoplasma und dient hier besonders dem Stoffaustausch zwischen den einzelnen Bestandteilen der Zelle und ihrer Umgebung. Dieses Wasser läßt sich leichter aus den Zellen entfernen; so fand z. B. REINKE (1891) in den frischen Fruchtkörpern von *Aethalium septium* neben 28,4% bei 100° getrockneter Substanz 71,6% Wasser, von denen sich 66% durch Auspressen entfernen ließen.

Salze, die teilweise in dem Zellsaft gelöst sind, teils aber auch in fester Verbindung mit dem Protoplasma stehen, bilden einen weiteren wichtigen Bestandteil aller Zellen; unter ihnen befinden sich besonders Verbindungen der Elemente Kalium, Natrium, Magnesium, Calcium, Eisen, Phosphor, Schwefel und Chlor, in selteneren Fällen auch Silicium, Jod, Fluor. Die von ihnen gebildeten Salze treten zum Teil als freie Ionen in den Zellen auf und verleihen ihrem Inhalt bald eine schwach saure, bald eine schwach alkalische Reaktion. Die Anzahl der freien H- und OH-Ionen ist von der größten Bedeutung für viele Stoffwechselfvorgänge, namentlich für Fermentwirkungen, die sich im Inneren der Zelle abspielen.

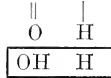
Eine besonders wichtige Rolle übernehmen die Eiweißkörper oder Proteine, da sie den Hauptbestandteil der lebenden Zellsubstanz bilden. Sie enthalten die Elemente C, H, O, N, S in ihrem Molekül, das durch ein hohes Molekulargewicht ausgezeichnet ist; sie können sowohl als Basen, wie auch als Säuren reagieren; sie finden sich meist in kolloidalem Zustand im Zellinneren und diffundieren durch Membranen mit wenigen Ausnahmen schwer oder gar nicht hindurch. Als Beispiel für die prozentuale Zusammensetzung aus den genannten verschiedenen Elementen sei ein verhältnismäßig einfach gebauter Eiweißkörper, das Serumalbumin, angeführt, das auf 100 Gewichtsteile 53,08% C, 7,1% H, 15,93% N, 1,9% S und 21,99% O enthält. Das Molekulargewicht der Proteine schwankt zwischen 200—1000 für Peptone und vielen tausenden in anderen Fällen; so ist z. B. für den Blutfarbstoff Hämoglobin, eine eisenhaltige Eiweißverbindung, ein Molekulargewicht von 16669 bei der chemischen Formel  $C_{758}H_{1203}N_{195}O_{218}FeS_3$  berechnet worden.

Die chemische Konstitution der Eiweißkörper hat namentlich durch E. FISCHER eine weitgehende Aufklärung erfahren. Es handelt sich

um Verbindungen von Aminosäuren, die ihrerseits wieder amphotere Elektrolyte von der Konstitution  $\text{NH}_2 - \text{R} \cdot \text{COOH}$  darstellen, also eine oder mehrere basische Amino- und saure Karboxylgruppen besitzen, gebunden an einen Kern R, der der aliphatischen, aromatischen oder heterozyklischen Reihe angehören kann. Bisher sind 16 verschiedene Aminosäuren bekannt. Als einfachste sei hier genannt die einbasische Aminoessigsäure oder das Glykokoll  $\text{NH}_2\text{-CH}_2\text{-COOH}$ , die zweibasische  $\alpha$ -Aminobernsteinsäure oder Asparaginsäure



säuren Arginin und Ornithin, die weitverbreitete schwefelhaltige Aminosäure, das Cystin; das Tyrosin, eine Aminosäure mit aromatischem Kern, das Tryptophan und das Histidin mit heterocyklischem Kern. Diese verschiedenen Aminosäuren sind nun in den Proteinen so untereinander verkettet, daß die Aminogruppe der einen sich mit der Carboxylgruppe der anderen verbindet. So treten z. B. zwei Moleküle Glykokoll unter Wasseraustritt zu einem „Dipeptid“, dem Glycylglycin, zusammen:  $\text{NH}_2 - \text{CH}_2 - \text{C} - \text{N} - \text{CH}_2 - \text{COOH}$ . E. Fischer ist es



auch gelungen, auf diese Art durch Verkoppelung mehrerer verschiedener Aminosäuren „Polypeptide“ herzustellen mit einem Atomgewicht von über 1000, die bereits alle Eigenschaften der einfachen Eiweißkörper besitzen.

Es ist leicht einzusehen, daß die Kombination der 16 verschiedenen Aminosäuren, ihr von Fall zu Fall verschiedenes Mengenverhältnis, die Reihenfolge ihrer Koppelung und die räumliche Konfiguration im Molekül ganz ungeheurere Zahlen von verschiedenen Eiweißkörpern ermöglichen. Tatsächlich besitzt, wie wir später noch sehen werden, jede Zellart ihre ganz spezifischen Eiweißkörper, deren Verschiedenheit sich auf die soeben angeführten Momente zurückführen läßt. Umgekehrt aber bieten auch alle Eiweißkörper eine große Anzahl gemeinsamer Eigentümlichkeiten dar; stets enthalten sie ja wie die einfachen Aminosäuren, meist allerdings in größerer Anzahl, reaktionsbereite  $\text{COOH}$ - und  $\text{NH}_2$ -Gruppen, die als Seitenketten, wie EHRLICH sich ausdrückt, um einen zentralen Kern gruppiert, bald mit sauren, bald mit basischen Körpern in Reaktion treten können. Bei der hydrolytischen Spaltung durch die Verdauungsfermente zerfallen ferner alle Eiweißkörper wieder in die einzelnen Bausteine, zunächst in die einfacher gebauten Peptone und Albumosen und diese schließlich in die einzelnen Aminosäuren.

Die Eiweißkörper kommen in den Zellen entweder als sogenannte native oder genuine Proteine vor. Man unterscheidet die in Wasser löslichen Albumine und die nur in nicht gesättigten Salzlösungen löslichen Globuline. Sehr oft sind sie an andere Körper gebunden zu Eiweißverbindungen, die man die Proteide nennt. Unter diesen sind die Nukleoproteide, Verbindungen mit Nukleinsäure, die wichtigsten; ferner sind noch die Paranukleoproteide oder Phosphorproteide, von denen das Casein und das Vitellin am bekanntesten sind, die Chromoproteide, wie das Hämoglobin und die Glykoproteide (Eiweißverbindungen mit Kohlehydraten) z. B. das Mucin zu nennen.

Durch die Untersuchungen von MIESCHER (1874) und namentlich KOSSEL ist der chemische Aufbau der Nucleoproteide aufgedeckt worden. Es sind sauer reagierende, in Wasser lösliche Verbindungen von Eiweiß mit der vierbasischen, Phosphorsäure und Purinbasen enthaltenden Nucleinsäure. Sie bilden den Hauptbestandteil der Zellkerne. Die Köpfe der Spermatozoen bestehen z. B. aus 90% Nucleoproteiden (65,4% Nucleinsäure + 22,3% Protamin, verhältnismäßig einfach gebaute, schwefelfreie Eiweißverbindungen einer Diaminosäure (Arginin) mit ein bis zwei verschiedenen Monoaminosäuren.) In den Kernen der weißen Blutkörperchen zerfallen zunächst bei der Spaltung die Nucleoproteide in das Histon, eine Eiweißverbindung mit einer Diamino- und vielen Monoaminosäuren, und das Nuclein. Letzteres gibt bei weiterer Spaltung Nucleinsäure und einen Eiweißkörper.

Wichtig für die Zusammensetzung der lebenden Substanz sind ferner noch die sogenannten Lipide, eine mehr biologisch als chemisch einheitliche Gruppe von Körpern, die alle in Wasser nicht, dagegen leicht in Alkohol, Äther und Chloroform löslich sind. Zu ihnen wird das Cholesterin, ein einwertiger Alkohol und das weitverbreitete Lecithin, eine Verbindung von Glycerinphosphorsäure mit Cholin gerechnet, das z. B. in den weißen Blutkörperchen 14% ihrer Gesamtmasse ausmacht.

## II. Die chemisch-physikalische Analyse der Zelle.

Zu den rein chemischen Analysen der Zellbestandteile treten in immer stärkerem Maße die physikalisch-chemischen Untersuchungsmethoden als Hilfsmittel biologischer Forschung hinzu. In seinem in mehreren Auflagen erschienenen Werke „Die physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe“ hat R. HÖBER das große, jetzt bereits vorliegende Tatsachenmaterial zusammenfassend dargestellt. Immer mehr hat sich gezeigt, daß die chemische Konstitution allein nicht ausschlaggebend die Spezifität der einzelnen Zellbestandteile bestimmt, sondern daß hierfür der physikalische Zustand der Verbindung ebenso wichtig sein kann. In erster Linie interessiert uns hier das Verhalten der chemisch differenten Zellbestandteile zu dem in jeder Zelle in so reicher Menge vorhandenen Wasser, da sie in ihm entweder unlöslich, schwer oder leichtlöslich sind oder es als Hydratwasser an sich gebunden haben. Von echten Lösungen sprechen wir dann, wenn sich der chemische Körper im Wasser in molekularem Zustand befindet, oder noch weiter aufgespalten hat, indem seine Moleküle mehr oder minder zahlreich in zwei getrennte, mit positiver und negativer Elektrizität geladene Atome oder Atomkomplexe, die Ionen, zerfallen sind. In solchem dissoziiertem Zustand befinden sich z. B. viele Salze im Innern der Zelle. Die Teilchengröße der Moleküle ist natürlich von der Atomzahl abhängig; sie ist für ein Wasserstoffmolekül auf 0,1  $\mu\mu$  ( $1 \mu\mu = \frac{1}{1000000}$  mm) Durchmesser berechnet worden, ein Alkoholmolekül hat bereits den 5fachen, ein Stärkemolekül gar den 50fachen Durchmesser (5,3  $\mu\mu$ ). Noch mehr aber wächst die Teilchengröße gelöster Stoffe, wenn sie im Lösungsmittel zu Molekülverbänden zusammentreten. Solche Lösungen, die Molekülkomplexe enthalten, nennt man im Gegensatz zu den echten molekularen kolloidale; dementsprechend bezeichnet man dann auch mit GRAHAM (1861) die Stoffe selber, die sich derart in Lösung befinden, als Kolloide, weil der Leim ein besonders charakteristischer Vertreter dieser Gruppe ist.

Die Größe der Kolloidteilchen im Lösungsmittel, dem Dispersens, kann nun außerordentlich verschieden sein. Um sie festzustellen, können wir uns zweierlei verschiedener Mittel bedienen. Durch das Ultramikroskop von SIEDENTOPF und ZSIGMONDY (1903) gelingt es mittels der Dunkelfeldbeleuchtung bei etwa 100000facher Vergrößerung noch Teilchen einzeln sichtbar zu machen, die einen Durchmesser von 6—250  $\mu\mu$  besitzen. ZSIGMONDY nennt sie Submikronen im Gegensatz zu den größeren mit dem gewöhnlichen Mikroskop sichtbaren Teilchen, den Mikronen. Die zweite Methode ist von H. BECHHOLD (1906) angegeben worden. Es gelang ihm durch besonders feinporige Filter, die er aus Filtrierpapier herstellte, das er mit Eisessigkollodium oder Gelatine getränkt hatte, Kolloide von verschiedener Teilchengröße durch „Ultrafiltration“ voneinander zu trennen und aus der jeweiligen Filtrierbarkeit ein Maß für die Teilchengröße zu gewinnen. Auch gelingt es auf diese Weise leicht, kolloidale von echten Lösungen, den molekulardispersen Systemen, wie OSTWALD die letzteren bezeichnet, zu trennen, weil diese infolge ihrer geringen Teilchengröße auch die feinsten Ultrafilter passieren.

Die Kolloide lassen sich in zwei Gruppen einteilen, die hydrophilen Suspensionskolloide (HÖBER) und die hydrophilen Emulsionskolloide (W. OSTWALD). Die Suspensionskolloide gleichen durchaus typischen, mit dem bloßen Auge sichtbaren Suspensionen, nur daß ihre Teilchengröße eben im mikroskopischen und submikroskopischen Bereich liegt. Das Dispersionsmittel (Wasser) und der gelöste Stoff, die disperse Phase, sind mit scharfen Grenzen gegeneinander geschieden. Anders verhalten sich die Emulsionskolloide, bei denen die scharfe Grenze zwischen den beiden Phasen dadurch verwischt ist, daß das Kolloid hydrophil ist, das Lösungsmittel in irgendeiner Weise (als Hydratwasser) an sich bindet und dadurch selber mehr oder minder den Charakter einer Flüssigkeit annimmt. Die kolloidalen Lösungen dieser Art, zu denen die meisten Zellkolloide gehören, erinnern daher mehr an Suspensionen von Flüssigkeit in Flüssigkeit, d. h. an Emulsionen. Infolge ihres verschiedenen Verhaltens zum Lösungsmittel weisen daher die Suspensions- und Emulsionskolloide trotz vieler übereinstimmender Eigenschaften auch viele Unterschiede auf. Beide besitzen in gelösten Zustand als „Sol“ eine elektrische Ladung, mit deren Verlust im sogenannten isoelektrischen Punkt die Teilchengröße maximal instabil wird und die einzelnen Teilchen das Bestreben haben, unter Verkleinerung der Oberfläche zu immer größeren Komplexen zusammenzutreten. Diesen Vorgang, den man schließlich mit bloßem Auge wahrnehmen kann, nennt man Ausflockung. Das Kolloid ist aus dem Sol in den „Gel“-zustand übergegangen. Dieser ist nun bei den Suspensionskolloiden meist irreversibel, dagegen bei den Emulsionskolloiden oft reversibel, indem die zusammengeflockten Teilchen sich im Lösungsmittel unter Zurückgewinnung ihrer elektrischen Ladung voneinander trennen und so ihre Individualität wieder gewinnen können. In konzentrierten Lösungen bilden ferner die hydrophilen Emulsionskolloide sogenannte Gallerte, die eine große innere Viskosität besitzen und sich dadurch auszeichnen, daß sie Wasser unter positiver Wärmetönung begierig ansaugen und dabei durch ihre Volumenzunahme einen ganz beträchtlichen „Quellungs“-druck entwickeln.

Aus unserer kurzen Übersicht über die verschiedenen physikali-

Tabelle I, nach Petersen-Tehermak.

Zerteilungs- Dispersitäts- grad	Dimensionale Bezeichnung des Systems	Charakterbe- zeichnung der Teilchen	Charakterbe- zeichnung d. Systems	Durchschnitts- größe der Teilchen	Optische Größenklasse
I. fein	Lösung Dispersoid	1. Jone 2. Moleküle	1. Jondispers 2. Molekular- dispers	unter $5 \mu\mu$	Amikronen
II. mittel	Kolloid oder Dispersoid	Molekularver- bindungen (Micellen nach Naegeli)	Kolloidal	$6\mu\mu - 140\mu\mu$	Ultra- oder Submikronen
III. grob	Dispersion. Emulsion. Auf- schwemmung. Schäume	Partikelchen Tröpfchen Bläschen	Grobdispers	über $100\mu\mu$	Mikronen und Supermikronen (mit bloßem Auge sichtbar)

schen Zustände der dispersen Phase zum Lösungsmittel, die in Tabelle I noch einmal übersichtlich zusammengestellt sind, geht schon hervor, daß ein und derselbe chemische Körper, wie namentlich die Eiweißverbindungen, je nach den übrigen Bedingungen bald in nicht kolloidalem, bald in kolloidalem Zustand, ferner als Gel oder Sol in dem Wasser als Lösungsmittel vorhanden sein kann und sich je nachdem in vielen seiner Eigenschaften wesentlich verändert. Umgekehrt können chemisch differente Stoffe bei gleichem physikalischen Zustand eine große Anzahl physikalischer Eigenschaften gemeinsam haben, indem gleichsam ihre chemischen Differenzen nivelliert werden. Von der Zahl der freien Ionen, nicht aber von ihrer chemischen Beschaffenheit hängt die elektrische Leitfähigkeit einer Lösung ab; die Zahl der einzelnen freien Teilchen bestimmt die Höhe des osmotischen Druckes einer Lösung, ihren Gefrier- und Siedepunkt; von der Teilchenzahl und Größe ist die Oberflächenentfaltung eines gelösten Stoffes abhängig und mit derselben steht wieder die Adsorptionsfähigkeit für andere Substanzen in Zusammenhang. Ein anschauliches Bild von der Vergrößerung der Oberfläche eines Würfels von 1 cm Seitenlänge bei zunehmender Verteilung in immer kleinere Würfel gibt uns folgende Tabelle II nach W. v. OSTWALD:

Seitenlänge	Anzahl der Würfel	Gesamtoberfläche
1 cm	1	6 cm <sup>2</sup>
0,1 cm	10 <sup>3</sup>	60 cm <sup>2</sup>
0,001 cm (Durchmesser eines roten Blutkörperchens)	10 <sup>9</sup>	6000 cm <sup>2</sup>
0,0001 cm = 1 $\mu$ (Durchmesser eines kleinen Kokkus)	10 <sup>12</sup>	6 qm
0,01 $\mu$ (Grenze ultramikroskopischer Sichtbarkeit)	10 <sup>18</sup>	600 qm
1 $\mu\mu$ (Grenze der Ultrafiltration)	10 <sup>21</sup>	6000 qm
0,1 $\mu\mu$ (Durchmesser der Elementar-Moleküle)	10 <sup>21</sup>	60000 qm

Mit zunehmender Teilchenzahl und abnehmender Teilchengröße werden also ganz gewaltige Grenzoberflächen geschaffen, die der Sitz der Oberflächenspannung und sehr bedeutungsvoll für die Absorptionsfähigkeit anderer gleichzeitig im Wasser gelöster Substanzen sind. Dieselben werden, je mehr sie die Oberflächenspannung erniedrigen,

an der Oberfläche angereichert, positiv adsorbiert und dann als oberflächenaktive Stoffe bezeichnet. Wir werden später noch bei der Besprechung der Narkose und anderer Giftwirkungen auf die Zelle hierauf zurückkommen; hier sei nur noch darauf hingewiesen, daß jede Oberflächenvergrößerung eine Arbeitsleistung erfordert, Energie also bindet, die bei Oberflächenverkleinerung wieder frei wird.

Aus den wenigen hier soeben mitgeteilten, physikalisch-chemischen Tatsachen können wir uns schon eine gute Vorstellung davon machen, welche wechselfollen energetischen und stofflichen Prozesse sich abspielen müssen, sobald eine bestimmte chemische Verbindung ihre Teilchengröße verändert. Daß solche Veränderungen sich dauernd in der lebenden Zelle abspielen, dafür gewinnen wir durch die Untersuchungen der letzten Jahre immer mehr Anhaltspunkte. Bei den Teilungsvorgängen, die sich am Zellkern abspielen, und die später genauer geschildert werden, gehen die Chromatinbestandteile reversibel aus den Sol in den Gelzustand über, aber auch im Plasma sind neuerdings bei sich furehenden Eiern von HEILBRUNN (1920), CHAMBERS (1919), WEBER (1917) u. a. erhebliche Viskositätsveränderungen beobachtet worden, die auf eine Zustandsänderung der Plasmakolloide zurückgeführt werden. Auch die erhebliche Abnahme des osmotischen Druckes in Amphibien-eiern durch die Befruchtung, die von BACKMANN, RUNNSTRÖM und SUNDBERG (1912) festgestellt wurde, weist auf sehr bedeutende Zustandsänderungen der osmotisch wirksamen Zellbestandteile hin, wie Adsorption von freien Ionen an kolloidale Bestandteile. Im Laufe der Entwicklung steigt dann wieder der osmotische Druck an, und gleichzeitig wird Wasser in großer Menge von dem Ei aufgenommen, wodurch anfangs das ganze Wachstum des Embryos bestritten wird. Dabei wird der Nahrungsdotter allmählich resorbiert und in Zellplasma und andere osmotisch wirksame Substanzen umgewandelt.

Schon lange ist ferner bekannt, daß pflanzliche Zellen durch „Katonose“ d. h. Senkung ihres inneren osmotischen Druckes allzu große osmotische Spannungen gegen die Umgebung auszugleichen vermögen, indem die in ihrem Zellsaft gelöste Oxalsäure als unlösliches Kalziumoxalat auskristallisiert. Umgekehrt können sie bei Bedarf zur Turgorregulation den osmotischen Druck durch Produktion löslicher Substanzen erhöhen (Anatonose). Bei vielen Pflanzen scheint dabei die Umwandlung von Stärke in Oxalsäure wichtig zu sein. Mit Recht sagt daher ABDERHALDEN in seinem Lehrbuch der physiologischen Chemie: „Die Spezifität bestimmter Zellbestandteile braucht nicht ausschließlich im chemischen Aufbau bestimmter Verbindungen bedingt zu sein, ebenso kann auch ein bestimmter Zustand eines oder mehrerer Zellbestandteile oder auch eine bestimmte Wechselbeziehung zwischen kolloidalen Stoffen, Molekülen und Ionen maßgebend sein. Man kann geradezu von einer bestimmten Konstellation der verschiedenen Zellbestandteile zueinander sprechen.“

Wenn aber schon bei den ultramikroskopischen Stoffteilchen die Art und Weise, wie sie in der Zelle vorhanden sind, eine so ausschlaggebende Rolle spielt, muß da nicht ebenso auch die mikroskopisch sichtbare Struktur, die wir in jeder Zelle in charakteristischer Art nachweisen können, dieselbe wichtige Bedeutung für die Funktion der ganzen Zelle zukommen; muß nicht das Wesen des Lebensprozesses, wodurch sich die lebende von der toten Zelle unterscheidet, gerade durch diese spezifische

Organisation bedingt sein? **ABDERHALDEN** bejaht diese Frage, wenn er schreibt: „Unsere gesamten Erfahrungen sprechen dafür, daß jede Zellart mit besonderen Funktionen auch einen bestimmten Bau hat, bedingt durch die besondere Struktur und Konfiguration der einzelnen Zellbestandteile, ferner durch das Verhältnis, in dem sie zusammen in den Zellen vorkommen.“ Auch **HÖBER** schließt sich im Grunde dieser Anschauung von **ABDERHALDEN** über die Bedeutung der Struktur für die lebende Zelle an, wenn er sie abgegrenzte chemische Systeme nennt, in welchen in einem bestimmten Nebeneinander und ebenso bestimmten Nacheinander viele Komponenten miteinander reagieren“. Dem dieses bestimmte Neben- und Nacheinander ist nur denkbar, wenn die Zelle eine bestimmte charakteristische Struktur besitzt, von deren Intaktheit ihre Lebensfähigkeit abhängt, bei deren Verlust ihr Leben erlischt und die sie daher aufrecht erhalten muß. Daher „unterliegt die Zelle in ihrem Treiben und Tun sicherlich physikalischen und chemischen Gesetzmäßigkeiten, sie verhält sich jedoch nicht passiv, sie schafft besondere Verhältnisse, die wir zurzeit nicht alle übersehen“ (**ABDERHALDEN**). Diese besonderen Verhältnisse sind eben die charakteristischen Strukturen, die den Bau der lebenden Zelle ausmachen, und zu deren Erforschung wir uns neben den physikalischen und chemischen Forschungsmethoden auch der andersgearteten des morphologischen Anatomen bedienen müssen. „Denn die Physiologie, wie sie heute gelehrt wird, umfaßt nicht die Lehre vom Leben, sondern sie bringt in der Hauptsache jene Teilfunktionen der Zelle zur Darstellung, die zur Zeit mit exakten Methoden erforschbar sind, im wesentlichen wird das chemische und physikalische Geschehen studiert“, so schreibt **ABDERHALDEN** im Vorwort zu seinem Lehrbuch der physiologischen Chemie und hebt diesen Satz noch durch besonderen Fettdruck hervor. Die Aufgaben des Biologen sind aber umfassender, er will ja die lebende Zelle studieren, und so kommen zu den chemischen und chemisch-physikalischen noch seine speziellen Arbeitsmethoden, die morphologischen, vergleichenden und experimentell-biologischen hinzu.

Es ist erfreulich, daß sich ein so angesehener Vertreter der chemischen Physiologie wie **ABDERHALDEN** so klar über die Aufgaben der chemisch-physikalischen Forschungsmethoden und ihr begrenztes Anwendungsgebiet ausspricht und damit den Anschauungen zustimmt, die in diesem Lehrbuch schon vor vielen Jahren entwickelt worden sind. Damals standen sie in schroffem Gegensatz zu der vorherrschenden Meinung vieler Physiologen, welche die Zelle als ein mikroskopisch kleines Klümpchen flüssiger Substanz definierten, in der verschiedene teils geformte, teils gelöste Substanzen eingelagert sind. Hat doch **VERWORN** sogar die Ansicht ausgesprochen, daß, „wenn man die lebendige Substanz mit flüssigen Gemischen vergleicht, sie sich in ihren Bauverhältnissen nicht mehr von leblosen Flüssigkeitsgemischen unterscheidet, wie diese untereinander, ja nicht einmal so sehr, wie diese von einem Kristall.“

Gegen derartige, vor wenigen Jahren weit verbreitete, mit wachsender Einsicht in die komplizierten Verhältnisse jetzt uns höchst sonderbar anmutenden Vorstellungen vom Wesen der Zelle hat sich mit Recht stets **OSCAR HERTWIG** gewandt, da sie von Grund aus unvereinbar sind mit der Vorstellung vom Elementarorganismus. Heute dürfte er wohl wenig Widerspruch mehr finden, wenn er schreibt: „Ich bin weit entfernt, den alten Begriff der Lebenskraft wieder neu auffrischen zu wollen.

Ich schlieÙe vielmehr so: Nehmen wir selbst an, die Wissenschaft der Chemie wä-re in einer fernen Zukunft so weit vervollkommnet, daÙ sie uns genau den Aufbau aller möglichen EiweiÙmoleküle und ihrer Derivate durch Analyse nachzuweisen imstande ist, daÙ sie ferner auch mit ihren Methoden anzugeben vermöchte, welche Arten von EiweiÙmolekülen und anderen organischen Stoffen und in welcher Menge sie in der lebenden Zelle enthalten sind, so wü-rde nach unserer Ansicht durch diese gewiß wunderbaren Leistungen chemischer Experimentierkunst und Methodik der eigentliche Kern des Lebensproblems noch ungelöst und die Einsicht in das Wesentliche der lebenden Zelle und des Protoplasma noch nicht gewonnen sein. Denn die Zelle ist kein „lebendes EiweiÙ“, wie man zuweilen gesagt hat, sie ist nicht einfach ein Gemengsel zahlloser EiweiÙmoleküle, sondern sie ist ein Organismus, gebildet aus gesetzmäÙig untereinander verbundenen elementaren Lebensseinheiten, die selbst wieder Komplexe von EiweiÙmolekülen und daher mit Eigenschaften begabt sind, die von den Eigenschaften des einfachen EiweiÙmoleküls ebenso verschieden sind, wie die Eigenschaften des letzteren von den Eigenschaften der es aufbauenden Atome. Daher sagte ich in einem Vortrag: „Wenn es Aufgabe des Chemikers ist, die zahllosen Verbindungen der verschiedenartigen Atome zu Molekülen zu erforschen, so kann er, streng genommen, überhaupt nicht dem eigentlichen Lebensproblem näher treten. Denn dieses beginnt ja überhaupt erst da, wo seine Untersuchung aufhört. Über dem Bau des chemischen Moleküls erhebt sich der Bau der lebenden Substanz als eine weitere höhere Art von Organisation, erhebt sich der Bau der Zelle und über diesem erhebt sich wieder der Bau der Pflanzen und Tiere, die noch kompliziertere, kunstvolle Vereinigungen von Millionen und Milliarden Zellen darstellen, welche in der verschiedenartigsten Weise zusammengeordnet und differenziert sind.“

„Was hat in aller Welt chemische Wissenschaft, wie sie jetzt ist, mit dieser ganz neuen Welt von Organisationen des Stoffes zu tun, auf welchen erst die Lebenserscheinungen beruhen? Wollte sich der Chemiker zur Aufgabe stellen, auch diese zu erforschen, dann müÙte er selbst Biologe, vor allem Morphologe werden; dann aber wü-rden auch seine Arbeitsmethoden und Ziele durchaus andere und viel umfassendere sein.“

Wenn die Chemie dereinst auch alle EiweiÙkörper durch Synthese künstlich darzustellen vermöchte, einen Protoplasmakörper, das heißt, eine lebende Zelle zu bilden, wä-re doch immer noch ein ähnliches Beginnen, wie der Versuch WAGNERS, einen Homunculus in der Phiole auszukristallisieren. Denn nach allen unseren Erfahrungen entstehen Zellen auf keinem anderen Wege als durch Fortpflanzung aus bereits vorhandenen Zellen; ihre heutige Organisation ist daher das Produkt einer außerordentlich langen historischen Entwicklung. *Omnis cellula a cellula.*

Ebenso deutlich spricht sich PETERSEN in seinem soeben erschienenen Lehrbuch der mikroskopischen Anatomie zu Gunsten einer Struktur höherer Ordnung, welche der lebenden Substanz eigentümlich ist, aus. Er nennt das Protoplasma ein disperses System höherer Ordnung, indem sich auf dem System kolloidaler Größenordnung mit den drei Phasen: Wasser, hydratisierter EiweiÙkörper, Lipoid, die für die Ultrastruktur der Zelle charakteristisch sind, eine Struktur höherer Ordnung, die sichtbare Organisation der Zelle mit ihren einzelnen Organen aufbaut. Diese



mit Hilfe des Mikroskops und einer besonderen mikroskopischen Technik zu erforschen, ist die wichtige Aufgabe der Morphologie der Zelle.

### III. Die mikroskopisch-morphologische Analyse der Zelle.

Bei morphologischer Untersuchung pflanzlicher und tierischer Zellen hat man zwei verschiedene und mit eigentümlicher Struktur versehene Bestandteile kennen gelernt, die in keinem Elementarorganismus fehlen und auf Grund zahlloser Beobachtungen und Experimente in erster Linie als die eigentlichen Träger der Lebensprozesse angesehen werden müssen. Man unterscheidet sie jetzt allgemein als Protoplasma und als Zellkern. Da beide das Wesen der Zelle ausmachen, haben wir uns mit ihnen zunächst in zwei Abschnitten bekannt zu machen.

#### 1. Das Protoplasma.

Bei Pflanzen und Tieren sehen die Zellen zuweilen nach Form und Inhalt so außerordentlich verschieden aus, daß sie auf den ersten Blick überhaupt nichts Gemeinsames darzubieten scheinen. Man vergleiche den Inhalt einer Pflanzenzelle am Vegetationskegel mit einer von Stärkekörnern erfüllten Zelle der Kartoffelknolle oder einer Embryonalzelle einer Keimscheibe mit einer Fettzelle oder mit einem von Dotterplättchen angefüllten Amphibienei. Der unbefangene Beobachter wird nur Unterschiede erblicken. Trotzdem stimmen die genannten Zellen bei tieferer Untersuchung in einem Punkte überein: in dem Besitz einer sehr wichtigen, eigentümlichen Substanz, die dort in größerer Masse, hier nur in Spuren vorhanden ist, in keinem Elementarorganismus aber vollständig vermißt wird. Dieselbe läßt in vielen Fällen die Lebenseigenschaften erkennen, von denen wir später sprechen werden, die Eigenschaft der Kontraktilität, der Reizbarkeit usw.; und da sie außerdem bei jugendlichen Zellen, bei niederen Organismen, bei den Zellen des Vegetationskegels und der Keimscheibe allein den Zellkörper, — vom Kern abgesehen, — ausmacht, ist sie für den hauptsächlichsten Träger der Lebensfunktionen erklärt worden. Sie ist das Protoplasma von MAX SCHULTZE oder die bildende Substanz (forming matter) des englischen Histologen BEALE (I 1826).

Wenn das Wort „Protoplasma“ hier und im folgenden gebraucht wird, so geschieht es in der ursprünglichen Bedeutung, welche ihm MOHL, MAX SCHULTZE, LEYDIG u. a. gegeben haben. In neuerer Zeit ist leider eine Verwirrung in der Terminologie eingerissen. STRASBURGER (1882), dem sich andere Forscher angeschlossen haben, bezeichnet als Protoplasma den ganzen Inhalt der Zelle, den Kern mit inbegriffen, und unterscheidet in ihm wieder Cytoplasma, das Protoplasma der älteren Autoren, und das Karyoplasma.

Um zu wissen, was Protoplasma ist, wird man es an solchen Zellen untersuchen, in denen es möglichst frei von anderen Beimischungen und in größerer Menge auftritt, und am besten an den Objekten, an denen sich die Begründer der Protoplasmatheorie ihre Vorstellung von seiner Natur gebildet haben. Solche Objekte sind junge Pflanzenzellen, Amöben, Rhizopoden, die Lymphkörperchen von Wirbeltieren. Wer hier die charakteristischen Eigenschaften des Protoplasmas erkannt hat, wird es auch in solchen Zellkörpern wieder auffinden, in denen es nur in ge-

ringer Menge vorhanden ist und durch andere Substanzen mehr oder minder verdeckt wird.

Es ist von FLEMMING der Vorschlag gemacht worden, den Begriff Protoplasma, weil mit ihm ein unberechtigter Kultus getrieben werde, überhaupt ganz fallen zu lassen; denn die Verwendung dieses Wortes sei heutzutage eine so unbestimmte und schrankenlose geworden, daß man sich mit Recht fragen könne, ob durch seinen jetzigen Gebrauch wirklich Nutzen und nicht vielmehr Verwirrung gestiftet werde.

FLEMMING'S Vorschlag kann weder als ein zweckdienlicher, noch als ein in der Sache berechtigter bezeichnet werden. Denn wenn auch zugegeben werden mag, daß von mancher Seite das Wort in verschiedener Weise gebraucht wird, daß es ferner auch nicht möglich ist, in einem kurzen Satze eine erschöpfende Definition des Wortes Protoplasma zu geben, und daß man in manchen Fällen in Verlegenheit kommt, zu sagen, welcher Teil in einer Zelle Protoplasma ist und welcher nicht, so geht aus alledem die Entbehrlichkeit des Protoplasma-Begriffs noch in keiner Weise hervor. Ähnliche Bedenken können auch gegen manche andere Worte erhoben werden, durch welche wir uns über bestimmte Substanzen der Organismen zu verständigen suchen. Mit dem Wort Nuklein oder Chromatin bezeichnen wir z. B. einen gewissen Bestandteil des Kerns, der für manchen leidlich gut bestimmbar erscheinen wird. Und doch wird der Mikroskopiker zugeben müssen, daß es im ruhenden Kerngerüst nicht möglich ist, genau zu bestimmen, was Linin und was Chromatin ist, oder zu entscheiden, ob man in einem Fall zu viel, im anderen Fall zu wenig mitgefärbt hat.

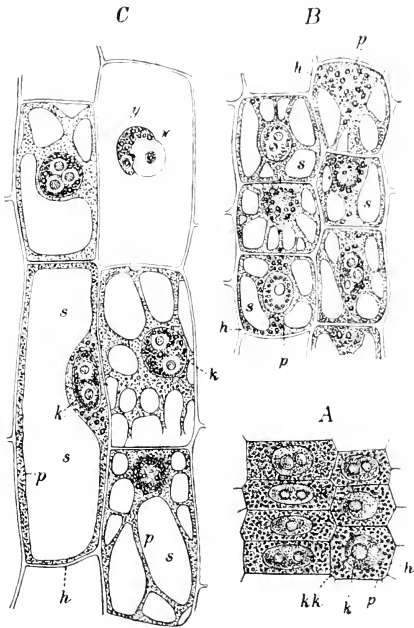
Ebensowenig wie das Wort Chromatin, ist das Wort Protoplasma entbehrlich, um sich über die Zellbestandteile zu verständigen. Nur soll man nicht den Anspruch erheben, daß mit dem Wort Protoplasma ein chemisch definierbarer Körper bezeichnet sei.

Protoplasma ist ein biologischer Begriff (und dasselbe gilt mehr oder minder auch für das Wort Chromatin und so viele andere); es ist eine Bezeichnung für eine Substanz, die eine Anzahl von physikalischen, chemischen und, was noch wichtiger ist, von biologischen Eigenschaften zeigt. Solche Begriffe sind bei dem gegenwärtigen Stand unserer Wissenschaft unentbehrlich. Wer mit der Geschichte der Zelle bekannt ist, weiß, daß eine große Summe von Beobachtungen und logische Denkarbeit vieler Forscher notwendig gewesen ist, um den Begriff Protoplasma zu entwickeln, und daß mit der Schaffung dieses Begriffes die ganze Zellen- und Gewebelehre einen viel tieferen Inhalt gewonnen hat. Wie viele Kämpfe hat es gefordert, bis festgestellt wurde, daß an der Zelle nicht die Membran, sondern der Inhalt das Wesentliche ist, und daß in dem Inhalte es wieder eine besondere, überall wiederkehrende Substanz ist, welche in ganz anderer Weise als Zellsaft, Stärkekörner und Fetttropfen am Lebensprozeß beteiligt ist. Das Wort Protoplasma hat daher nicht nur seine historische, sondern auch seine wissenschaftliche Berechtigung; und so wollen wir denn näher zu bestimmen suchen, was darunter zu verstehen ist.

Nach den Untersuchungen von PFEFFER hat das Protoplasma einen ziemlich hohen Grad von Konsistenz. Denn wie sich durch Experimente feststellen ließ, zerrissen Protoplasmastränge von Plasmodien des Chondriodermis difforme erst, nachdem ein Zug von 120—300 mg auf den Quadratmillimeter von ihnen ausgeübt worden war.

Das Protoplasma bricht das Licht stärker als Wasser, so daß selbst feinste Fädchen sich trotz ihrer Farblosigkeit in diesem Medium erkennen lassen. Ferner hat es ein etwas größeres spezifisches Gewicht als Wasser, von einigen Fällen abgesehen, in denen es Luftblasen oder Fettkugeln einschließt. Es muß daher im Wasser langsam zu Boden sinken. Einzellige, niedere Organismen können sich nur dadurch, daß sie besondere Lokomotionsorgane, Flimmern, Geißeln oder dergleichen besitzen, im süßen oder salzigen Wasser in der Schwebe erhalten. Nachdem früher JENSEN das spezifische Gewicht des Flimmerinfusors *Paramecium*

Fig. 1. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von *Fritillaria imperialis*. Längsschnitte, nach 550maliger Vergrößerung. Nach SACHS. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen, etwa 2 mm über der Wurzelspitze; der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasma-wände liegen; *C* die gleichnamigen, Zellen etwa 7–8 mm über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen; die große Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern unter dem Einfluß des eindringenden Wassers eine eigentümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x*, *y*); *k* Kern; *kk* Kernkörper; *h* Membran.



aurelia auf etwa 1,25 berechnet hatte, fand BRESLAU (II 1913) viel geringere Werte. Er untersuchte die durch einen kompakteren Bau ausgezeichnete *Planaria lugubris* und das ebenfalls zu den Turbellarien gehörige, mit größeren Mengen wässriger Flüssigkeit in den Schizocoelräumen erfüllte *Mesostoma Ehrenbergi*. Für erstere bestimmte er das spezifische Gewicht auf 1,055, für das zweite auf 1,02.

In keinem Protoplasma fehlen kleinste, nur wie Punkte erscheinende Körnchen, die Mikrosomen, die bald spärlicher, bald reichlicher vorhanden und in eine bei schwächerer Vergrößerung homogen aussehende Grundsubstanz eingebettet sind. Je nach ihrer Menge sieht daher das Protoplasma bald mehr durchscheinend, hyalin, bald etwas dunkler und körnig aus. Ihre Verteilung im Zellleib ist selten eine gleichmäßige. Gewöhnlich bleibt eine mehr oder minder breite, oberflächliche Schicht

körnchenfrei. Da diese außerdem noch einen etwas festeren Aggregatzustand als die von ihr eingeschlossene, wasserreichere und körnige Masse darbietet, hat man beide als zwei verschiedene, aber ohne Grenze ineinander übergehende Plasmaarten unterschieden, die eine als Hyaloplasma und die andere als Körnerplasma (Fig. 2 *ek en*).

Manche Forscher, wie namentlich PFEFFER, DE VRIES usw., sind geneigt, noch außerdem in der Begrenzung des Protoplasmas, abgesehen von der später zu besprechenden, chemisch differenten und optisch abgrenzbaren Membran, eine besondere Hautschicht als ein mit eigenen Funktionen betrautes Organ des Zellkörpers zu unterscheiden. Zugunsten einer derartigen Auffassung läßt sich außer wichtigen anderen Gründen, die gelegentlich ihre Besprechung finden werden, wohl das folgende von O. HERTWIG angestellte Experiment verwerten: Reife, in

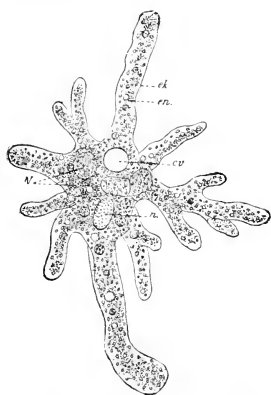


Fig. 2. *Amoeba proteus*.  
Nach LEIDY. Aus RICH. HERTWIG. *n* Kern. *cv* kontraktile Vakuole. *N* Nahrungsballen. *en* Körnerplasma. *ek* Hautplasma.

den Eileiter eingetretene und mit einer Gallerthülle umgebene Eier von *Rana temporaria* wurden mit der äußerst feinen Spitze einer Glasnadel vorsichtig angestochen. Die so hervorgerufene Verletzung war nach der Operation äußerlich nicht wahrnehmbar. Ein Austritt von Dottersubstanz war an der Stichstelle nicht zu bemerken. Als aber darauf die Eier befruchtet wurden, so begann nach einiger Zeit an allen verletzten Eiern Dottersubstanz in ziemlich beträchtlicher Menge an der Oberfläche hervorzuströmen und zwischen dem Ei und seiner Dotterhaut einen mehr oder minder großen Höcker (Extravatat, ROUX) zu bilden. Durch den Akt der Befruchtung wurde der Substanzaustritt erst hervorgerufen, weil durch das Eindringen des Samenfadens die Eirinde gereizt und, wie an geeigneten Objekten leicht zu beobachten ist, zu einer energischen Kontraktion angeregt wird. Durch den Stich muß mithin in der Hautschicht

der Zelle eine Wunde entstanden sein, welche bis zur Befruchtung noch nicht hatte ausheilen können und erst infolge der durch die Befruchtung bedingten Kontraktion Dotters ausfließen ließ. Da nun zwischen der Verletzung und dem Eindringen des befruchtenden Samenfadens bei den Froscheiern immer ein längeres, beim Versuch nicht genauer bestimmtes Zeitintervall liegt, so dürfte dies wohl dafür sprechen, daß der Hautschicht in der Tat eine besondere, von dem darunter gelegenen Zellinhalt etwas verschiedene Struktur mit besonderen Eigenschaften zukommt.

In den feineren Bau des Protoplasmas mit Hilfe des Mikroskops noch tiefer einzudringen, ist eine wissenschaftlich notwendige und wichtige Aufgabe der biologischen Forschung. An Versuchen dazu hat es in den letzten Jahrzehnten auch nicht gefehlt; schon ist eine sehr umfangreiche Literatur über das Kapitel

„Protoplasmastruktur“

entstanden. Ihr Studium gewährt indessen noch wenig Befriedigung. Viele

Beobachtungen sind wegen mangelnder kritischer Prüfung unzuverlässig oder haben zu Verallgemeinerungen geführt, die sich nicht aufrecht erhalten lassen: auch sind wichtige und nebensächliche Befunde häufig nicht voneinander zu trennen. Infolgedessen stehen sich zurzeit noch verschiedene Ansichten über das Wesen der Protoplasmastruktur einander gegenüber und sind kaum zusammen in Einklang zu bringen. Bei dieser Sachlage beschränken wir uns darauf, einen kurzen historischen und teilweise kritischen Überblick über die wichtigsten sich hier regenden Bestrebungen zu geben.

Bei Anwendung der besten und stärksten Vergrößerungen ist am lebenden Protoplasma meist nur sehr wenig zu sehen. Daher stößt man in der Literatur häufig auf den Ausdruck „homogenes Protoplasma“. Dergleichen Redewendungen können natürlich nicht als Beweis gegen das Vorhandensein einer feineren Struktur verwertet werden, da sie sich unserer Wahrnehmung entziehen kann. Denn Aggregate verschiedenartiger kolloidaler Substanzteilchen, die von reichlicher Flüssigkeit durchtränkt, dabei sehr klein, farblos und in ihrem Lichtbrechungsvermögen voneinander und vom Imbibitionswasser nicht genügend verschieden sind, werden uns optisch homogen erscheinen.

Bei dieser Sachlage wird man zwar versuchen müssen, soweit es möglich ist, schon am lebenden Protoplasma etwa vorhandene Strukturen zu erkennen, aber auch auf die Hilfsmittel, welche eine passende Behandlung mit Reagenzien und Farbstoffen dem Mikroskopiker darbietet, nicht verzichten. Denn durch Gerinnung und Färbung können auch kleinste Substanzteilchen in der Zelle auf das schärfste sichtbar und zugleich von anderen chemisch verschiedenen Körpern differenziert werden. Allerdings wird man sich hier mehr, als es häufig geschieht, den so erhaltenen künstlichen und viel deutlicher gewordenen Strukturbildern gegenüber sehr kritisch zu verhalten haben und wird stets prüfen müssen, ob man eine schon im lebenden Protoplasma präformierte und durch Reagenzienwirkung nur erkennbar gemachte, oder ob man eine im Leben gar nicht vorhanden gewesene, nur durch die Konservierung hervorgerufene Struktur, ein Artefakt, vor sich hat. Die eine ist von Wert, die andere belanglos. Die Unterscheidung zwischen beiden ist oft gewiß nicht leicht; in der Literatur sind zuweilen Kunstprodukte als normale Verhältnisse beschrieben worden. Es ist ein Verdienst von A. FISCHER in seinem Buch: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, die kritische Sonde angelegt zu haben.

Als Kunstprodukte sind alle festen Gebilde aufzufassen, die durch Ausfällung von Albuminaten und ähnlichen Stoffen entstanden sind, die sich, wie wir wissen, im Imbibitionswasser des Protoplasmas und im Kernsaft in Lösung vorfinden. So können Körnchen, Hohlkugeln, Fädchen, Netze und andere Arten von Gerinnseln in der Zelle zum Vorschein kommen, die, wie die Gerinnsel im Kernsaft, nicht das geringste mit wirklich präformierten Strukturen zu tun haben. Der Mikroskopiker darf sich auf der einen Seite durch dergleichen Gebilde nicht täuschen lassen, auf der anderen Seite darf er in der Skepsis aber auch nicht so weit gehen, daß er überhaupt in allen durch Reagenzienwirkung und Färbung sichtbar gemachten Strukturen Kunstprodukte vor sich zu haben argwöhnt. Demgegenüber ist hervorzuheben, daß alle Eiweißkörper und anderen Substanzen, die sich in den lebenden Zellen schon in einem festeren Aggregatzustand befinden, bei Reagenzienbehandlung

und Färbung Form und Zusammenhang in ursprünglicher Weise auch beibehalten werden. Ob hierbei dieses oder jenes Gebilde etwas geschrumpft oder gequollen oder sonstwie etwas verändert ist, bleibt Nebensache gegenüber dem Umstand, daß wir in eine wirklich vorhandene Struktur der lebenden Zelle einen Einblick gewonnen haben. In diesem Sinne betrachten wir als wirkliche Strukturteile der Zelle das Kernnetz, die Chromatinkörper, die Nukleolen, Chromosomen, das Zentrosom, die Plastiden, Vakuolen, viele fibrilläre Gebilde usw. Nach unserem Ermessen ist FISCHER in seinen kritischen Untersuchungen, so verdienstlich sie sind, in manchen Beziehungen viel zu weit gegangen und ist zu Zweifeln geführt worden auch in Fällen, wo sie uns nicht angebracht zu sein scheinen.

Eine andere Schwierigkeit bei der uns beschäftigenden Frage beruht darauf, daß die Strukturen, die bei sehr starken Vergrößerungen sichtbar werden, namentlich wenn ein Lichtstrahl durch viele kleine, übereinander gelegene Teile von verschiedener Lichtbrechung hindurchgeht, Trugbilder sein können, erklärbar nach den physikalischen Gesetzen der Lichtbrechung. Kein Geringerer als ABBE, der beste Kenner des Mikroskops und der Gesetze der Optik, hat davor gewarnt, nicht jedes bei starker Vergrößerung erhaltene Bild als den richtigen Ausdruck einer im untersuchten Gegenstand wirklich vorhandenen Struktur zu halten. So wäre auch in dieser Richtung Vorsicht geboten. Daher kann es uns nicht wundern, daß das Thema der feineren Protoplasmastruktur noch etwas im argen liegt.

In den letzten Dezennien sind über Protoplasmastruktur wenigstens vier Ansichten geäußert worden, welche als Gerüsttheorie, als Schaum- oder Wabentheorie, als Filarthorie und als Granulattheorie charakterisiert werden können.

Nach der Gerüsttheorie — FROMMANN (III 1875), HEITZMANN (III 1873), KLEIN (III 1878), LEIDIG (III 1885), SCHMITZ (III 1880) — besteht das Protoplasma aus einem sehr feinen Netzwerk von Fibrillen oder Fäserchen, in dessen Lücken Flüssigkeit enthalten ist. Es gleicht daher im allgemeinen einem Schwamm: seine Struktur ist, wenn man sich kurz ausdrückt, eine spongiöse. Bei einem Überblick über diese Literatur wird man finden, daß unter der Bezeichnung „spongiöser Bau des Protoplasmas“ zuweilen ganz heterogene Dinge zusammengeworfen worden sind. Einmal beziehen sich die Beschreibungen auf gröbere Gerüstwerke (Fig. 1 B), welche durch Einlagerung verschiedenartiger Stoffe in das Protoplasma, wie später noch ausführlicher besprochen werden wird, bedingt sind und daher nicht als eine dem Protoplasma als solchem anhaftende Struktur bezeichnet und mit ihr zusammengeworfen werden dürfen. Ferner sind häufig auch netzförmige Strukturen beschrieben und abgebildet worden, die durch Gerinnung (durch einen Entmischungsvorgang) hervorgerufen sind und als Kunstprodukte gedeutet werden müssen. Solche kann man sich z. B. leicht erzeugen, wenn man Eiweißlösungen oder Leimgallerte durch Zusatz von Chromsäure, Pikrinsäure oder Alkohol zur Gerinnung bringt. Auch BÜTSCHLI bemerkt in seiner Literaturübersicht (III 1892, S. 113). „es sei häufig recht schwierig zu entscheiden, ob die von früheren Beobachtern beschriebenen Netzstrukturen eigentlich feinste Plasmastrukturen seien, oder ob sie auf größeren Vakuolisierungen beruhen. Da sie beide sehr ähnlich aussehen, könne man hierüber nur auf Grund der Größenverhältnisse ein einiger-

maßen gesichertes Urteil gewinnen.“ BÜTSCHLI fand durchgängig, daß die Maschenweite der eigentlichen Plasmastrukturen kaum 1  $\mu$  überschreitet.

In der Deutung der als Netzwerk beschriebenen Bilder nimmt BÜTSCHLI einen eigenen, von den genannten Forschern abweichenden Standpunkt ein, durch den er zur Aufstellung einer Schaum- oder Wabentheorie des Protoplasmas (III 1892) veranlaßt worden ist. Durch Vermischung von eingedicktem Olivenöl mit  $K_2CO_3$  oder mit Kochsalz oder Rohrzucker gelang es ihm, feinste Schäume herzustellen, deren Grundmasse Öl ist, das von zahllosen, allseitig abgeschlossenen und von wässriger Flüssigkeit erfüllten Räumchen durchsetzt ist (Fig. 3). Der Durchmesser der letzteren bleibt bei sehr feinen mikroskopischen Schäumen in der Regel unter 0,001 mm. Die kleinen Räumchen, die sich mit Bienenwaben vergleichen lassen und die verschiedenartigsten Polyeder darstellen können, werden durch feinste, das Licht etwas stärker brechende Öllamellen voneinander getrennt. In der Anordnung der Waben muß nach physikalischen Regeln stets die Bedingung erfüllt sein, daß nur drei Lamellen in einer Kante zusammenstoßen. Auf dem optischen Durchschnitt treffen daher in einem Knotenpunkte immer nur drei Linien zusammen. Waren im Öl vor der Schaumbildung feine Rußpartikelchen verteilt, so sammeln sich dieselben in den Knotenpunkten des Wabenwerkes an. An feinen Schäumen läßt sich endlich noch eine oberflächliche Schicht nachweisen, in welcher die kleinen Waben der Art angeordnet sind, daß ihre an die Oberfläche stoßenden Scheidewände aus Öl senkrecht zu dieser gerichtet und daher auf dem optischen Durchschnitt parallel zueinander gelagert sind. BÜTSCHLI unterscheidet sie als eine Alveolarschicht (Fig. 3 *alv*).

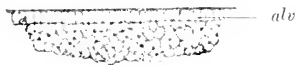


Fig. 3. Optischer Durchschnitt der Randpartie eines aus Olivenöl und Kochsalzhergestellten Ölschaumtröpfens mit sehr deutlicher und relativ hoher Alveolarschicht (*alv*). Vergr. 1250. Nach BÜTSCHLI Taf. III, Fig. 4.

Einen entsprechenden Bau nimmt nun BÜTSCHLI für das Protoplasma aller pflanzlichen und tierischen Zellen an (Fig. 4 und 5) auf Grund seiner Untersuchung lebender und mit Reagenzien behandelter Objekte. Den Öllamellen, welche im künstlichen Schaum die Flüssigkeitströpfchen trennen, entspricht ein plasmatisches Gerüst. Auch hier sind in den Knotenpunkten desselben die Körnchen (Mikrosomen) zusammengedrängt. Auch hier ist der Protoplasmakörper nach außen häufig zu einer Alveolarschicht differenziert. Das Bild, welches andere Forscher als Faden- und Netzwerk mit kommunizierenden, die Flüssigkeit bergenden Maschenräumen beschreiben, deutet BÜTSCHLI als Waben- und Schaumwerk mit allseitig abgeschlossenen Räumen; er bemerkt aber selbst zu dieser Deutung, daß bei der Kleinheit der in Frage stehenden Strukturen nach dem mikroskopischen Bilde allein eine feste Entscheidung darüber, ob Netz- oder Waben-Struktur vorliege, sich nicht immer treffen lasse (III 1892 S. 140), denn „in beiden Fällen müsse das mikroskopische Bild dasselbe sein.“

Für BÜTSCHLIS Lehre von einem wabigen Bau des Protoplasmas oder für eine „Spumoidstruktur“ spricht sich neuerdings RHUMBLER (1914) auf Grund seiner Untersuchungen der physikalischen Eigenschaf-

ten der lebenden Substanz aus. Er beruft sich hierbei hauptsächlich auf die Innenspannung und die Grenzflächenspannung eines Spumoids. Doch nimmt er zugleich eine Modifikation der Lehre von BÜTSCHLI vor. Denn er erblickt in dem Bau eines mikroskopisch noch erkennbaren Schaumkämmerchens keine dem Protoplasma an sich inhärente Elementarstruktur, sondern nur den gewöhnlichsten Zustand des Protoplasmas (1914, S. 524). Ferner besteht nach ihm zwischen einer einfachen Flüssigkeit und dem lebenden Protoplasma ein sehr wesentlicher Unterschied dadurch, daß ein Schaum infolge seiner Oberflächen- und Innenspannung eine ungleich stabilere Struktur als eine einfache, einheitlich homogene Flüssigkeit besitzt (l. c. S. 526). Allerdings ist diese Innenstruktur nicht so fest, daß nicht schwerere, geformte Substanzen, die im Protoplasma häufig als die später (Kap. IV) zu besprechenden Zell-

Fig. 4.



Fig. 4. Zwei lebende Plasmastränge aus den Haarzellen einer Malve. Etwa 3000fach vergr. Nach BÜTSCHLI, Taf. II, Fig. 14.

Fig. 5.

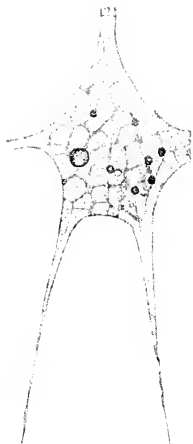


Fig. 5. Schwimmhautartige Ausbreitung mit sehr deutlicher Struktur aus dem Pseudopodiennetz einer Miliolide. Lebend etwa 3000fach vergr. Nach BÜTSCHLI, Taf. II, Fig. 5.

einschlüsse eingebettet sind, eine weitgehende Verlagerung ohne größere Schädigung der Zelle erfahren könnten. So hat O. HERTWIG (XIX 1899, 1904) unbefruchtete und befruchtete Amphibieneier zentrifugiert und dadurch die schweren Dotterplättchen gezwungen ihre Lage im Ei zu verändern und sich am zentrifugalen Pol dichter zusammenzudrängen. In den Zellen aus dem Kolyledo von Phaseolus (Fig. 6) wurden die normalerweise im Inhalt gleichmäßig verteilten Stärkekörner beim Zentrifugalversuch aus ihrer Ruhelage herausgerissen, so daß sie sich in der einen Zelhälfte ansammelten, während die andere nur noch netzartig angeordnete Protoplasmafäden zeigte (ANDREWS 1903). In einem anderen Experiment wurden bei einer geschleuderten Spirogyrazelle die an der Cellulosewand gleichmäßig angeordneten Chlorophyllkörner an der zentrifugalen Querwand zu einem vorspringenden Hügel zusammengelagert. Nur ein Teil körnerfreien Protoplasmas blieb als Wandbelag an der Innenfläche der Zellhaut zurück (E. W. SCHMIDT 1914). Gleichwohl wird die Lebensfähigkeit der als Beispiele benutzten Zellen durch solche



schweren Eingriffe, wenn sie mit der nötigen Vorsicht vorgenommen und nicht über zu lange Zeiträume fortgesetzt werden, nicht zerstört. Am klarsten geht dies schon daraus hervor, daß zentrifugierte und befruchtete Amphibiencier sich zu teilen und in einer wenn auch etwas modifizierten Weise (vgl. KAP XIX) zu entwickeln fortfahren.

Im Protoplasma der Zelle treten unter bestimmten Bedingungen zeitweise und vorübergehend Strahlenfiguren auf, die später noch ausführlicher besprochen werden sollen. Auch sie werden von RUMBLER auf die Spumoidstruktur zurückzuführen versucht. Er stellt hierüber folgende zwei Thesen auf: 1. Wenn künstliche Schäume unter Wirkung von Zugkräften gestellt werden, so nehmen ihre in der Richtung des Zuges verlaufenden Wabenwände eine in der Zugrichtung verlaufende

Fig. 6.

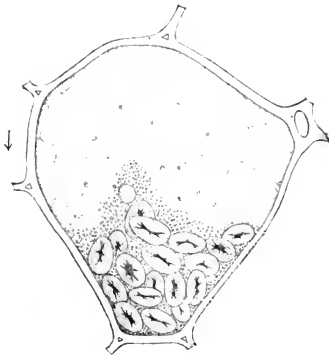


Fig. 6. Zelle aus dem Kotyledo von *Phaseolus multiflorus*, die nach zehntägigem Wachstum der Keimpflanze zentrifugiert wurde. Die oft beobachtete netzartige Struktur des Protoplasmas ist hier besonders gut zu sehen. Nach ANDREWS 1903 (Taf. I, Fig. 8). Aus ARTHUR MEYER.

Fig. 7.

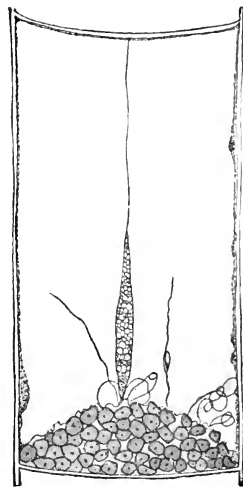


Fig. 7. Eine Viertelstunde bei 6000 g geschleuderte *Spirogyra*zelle. Auf der zentrifugalen Querwand liegen der Kern und die Chlorophyllkörner, welche so zusammengeschleudert sind, daß man ihre Umrisse nicht mehr verfolgen kann. Auf der Zellwand liegt noch ein Teil des Protoplasmas als Wandbelag. Ein langer Protoplasmafaden verbindet den Belag der zentripetalen Querwand mit dem die Chlorophyllkörner enthaltenden Protoplasma. Aus diesem treten Vakuolen umschließende Protoplasmanmassen heraus, welche sich drehen und winden. Nach Fig. 2 aus E. W. SCHMIDT (1904a). Aus ARTHUR MEYER.

parallele, fibrillärstreifige Anordnung an. Dieselbe Erscheinung zeigen auch unter Zugwirkung stehende Protoplasmanmassen. 2. Ist die Zugwirkung eine zentrale, so entstehen in künstlichen Schäumen ebenso wie im Protoplasma ausgedehnte Strahlungen, die nach dem Zugzentrum hin gerichtet sind. Durch dizentrische Zugwirkungen nach zwei Polen hin können in geeigneten Spumoiden Spindelfiguren erzeugt werden, die denjenigen von Zellen, die in Teilung begriffen sind, in allen wesentlichen Strukturen gleichen (RUMBLER, 1914, S. 525).

Die dritte von den oben angeführten Lehren oder die Filartheorie ist an den Namen von FLEMMING (III 1882) geknüpft. Derselbe beobachtete bei der Untersuchung vieler Zellen im lebenden Zustand (Knorpel-, Leber-, Bindegewebs-, Ganglienzellen usw.) im Protoplasma (Fig. 8) feinste Fädchen, die etwas stärker lichtbrechend sind, als die sie trennende Zwischensubstanz. In manchen Zellen sind die Fädchen kürzer, in anderen länger; bald sind sie spärlicher, bald reichlicher vorhanden. Ob sie voneinander getrennt sind und durchweg aneinander vorbeilaufen, oder ob sie sich zu einem Netz verbinden, konnte nicht bestimmt entschieden werden. Wollte man sie sich aber auch zu einem Netz verbunden denken, so würden die Maschenräume sehr ungleich weit ausfallen. FLEMMING, an dessen Darstellung sich RETZIUS (III 1911) u. a. anschließen, nimmt daher im Protoplasma zwei verschiedene Substanzen an, über deren chemische Natur und deren Aggregatzustand er sich nicht näher äußert: eine Fächensubstanz und eine Zwischensubstanz, oder eine Filar- und Interfilarmasse (Mitom und Paramitom). Wenn sich Strahlungen im Protoplasma bilden, strecken

Fig. 8.



Fig. 9.

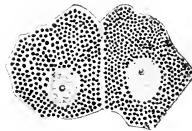


Fig. 8. Lebende Knorpelzelle der Salamanderlarve, stark vergrößert, mit deutlicher Filarsubstanz. Nach FLEMMING aus HATSCHKE, Fig. 2.

Fig. 9. Leberzellen mit Granulis. Nach ALTMANN aus VERWORNS Lehrbuch d. allg. Phys., Fig. 7.

sich die sonst gewundenen Fäden mehr oder weniger gerade aus und ordnen sich sonnenstrahlenförmig um ein Zentrum an.

In einer vierten Richtung endlich hat ALTMANN (III 1890) eine feinere Zusammensetzung des Protoplasmas nachzuweisen versucht. Er hat durch Ausbildung besonderer Methoden kleinste Teilchen, die er als Granula bezeichnet, im Zellenleib sichtbar gemacht. Er konserviert die Organe in einem Gemisch von 5proz. Lösung von Kaliumbichromat und von 2proz. Überschwefelsäure und färbt die von ihnen angefertigten feinen Schnitte mit Säurefuchsin, wobei die Färbung durch alkoholische Pikrinsäurelösung schärfer differenziert wird. In einer farblosen Grundsubstanz werden bei diesem Verfahren zahlreiche kleinste, dunkelrot gefärbte Körnchen sichtbar gemacht, die entweder isoliert bald dichter, bald lockerer nebeneinander liegen oder in Reihen zu Fäden verbunden sind (Fig. 9).

ALTMANN knüpft an seinen Nachweis eine weittragende Hypothese, seine Granulattheorie. Er erblickt in den Granula noch kleinere Elementarorganismen, aus denen die Zelle selbst wieder zusammengesetzt ist; er nennt sie die Bioblasten, schreibt ihnen den Bau eines organisierten Kristalls zu und betrachtet sie für gleichwertig den Mikroorganismen, die sich auch als Einzelemente in Haufen zu einer Zoogloea oder die Reihe nach in Fäden anordnen. „Wie in der Zoogloea die einzelnen Individuen

durch eine gallertartige Ausscheidungssubstanz ihres Körpers miteinander verbunden und zugleich voneinander getrennt sind, so dürfte dies auch bei den Granulis der Zelle der Fall sein; auch hier werden wir in der Umgebung derselben nicht nur Wasser oder Salzlösung als vorhanden annehmen dürfen, sondern ebenfalls eine mehr gallertartige Substanz (Intergranularsubstanz), deren Konsistenz in manchen Fällen bis an den flüssigen Zustand heranreichen, in andern aber ziemlich derb sein wird. Für den ersten Fall spricht die große Beweglichkeit, die manchem Protoplasma eigen ist. Häuft sich die Intergranularsubstanz irgendwo in der Zelle ohne Granula an, so vermag sie hier ein echtes Hyaloplasma zu bilden, welches frei von lebenden Elementen ist, darum auch den Namen eines Protoplasma nicht verdient.“ ALTMANN definiert daher „das Protoplasma als eine Kolonie von Bioblasten, deren einzelne Elemente, sei es nach Art der Zoogloea, sei es nach Art der Gliederfäden, gruppiert und durch eine indifferente Substanz verbunden sind“. „Der Bioblast ist daher die gesuchte morphologische Einheit aller organisierten Materie, von welcher alle biologischen Erwägungen in letzter Instanz auszugehen haben“. Doch ist der Bioblast der Zelle keines isotheren Lebens fähig, er stirbt mit der Zelle ab. In ihr aber, so nimmt ALTMANN an, vermehrt er sich nur durch Teilung. (Omne granulum e granulo).

Mit dem Worte „Granula“ hat ALTMANN nach unserer Auffassung Gebilde von sehr verschiedenem morphologischen Wert, die zum Teil in die Kategorie der Protoplasmaprodukte gehören oder sogar erst künstlich durch Fällung bei Reagenzienbehandlung erzeugt werden, zusammengefaßt. Über sie wird in einem späteren Abschnitt noch ausführlicher gesprochen werden. Ihre Untersuchung durch neue Methoden zugänglicher gemacht zu haben, wird das Hauptverdienst von ALTMANN'S Arbeiten bleiben, während die Bioblastentheorie in der Fassung ihres Urhebers schon früh wieder fallen gelassen worden ist und als gänzlich verfehlt bezeichnet werden muß. Vergleiche auch die etwas weiter durchgeführte Kritik in den früheren Auflagen der allgemeinen Biologie.

Wenn wir jetzt die mitgeteilten Theorien auf ihre Berechtigung prüfen und aus dem Widerstreit der in ihnen zutage tretenden Ansichten ein Endergebnis zu gewinnen suchen, so läßt sich zurzeit eine universelle Formel für die mikroskopisch sichtbar zu machenden Protoplasmastrukturen nicht aufstellen. Wie auch KÖLLIKER, FLEMMING, WILSON, HENNEGUY u. a. schon hervorgehoben haben, kann das Protoplasma sowohl fädig, als wabig, granulär oder homogen auch bei Anwendung stärkster Vergrößerung aussehen. Auch kann seine Struktur während der Entwicklung der Zelle sich ändern, wie es WILSON für das Ei der Echinodermen verfolgt hat und wie es noch deutlicher die embryonale Pflanzenzelle an den Vegetationspunkten lehrt. Denn an diesen wandelt sich die Wabenstruktur, indem sie immer größer wird, durch noch weiter gesteigerte Wasseraufnahme allmählich in eine fädige und netzige Anordnung des Protoplasmakörpers durch Einreißen trennender Wabenwände um (Fig. 1 A—C). Ferner scheint mir die Waben- oder Spumoidstruktur, wie auch RHUMBLER zugibt (1914, S. 523) für den Bau der Kernsubstanzen, die ohne Zweifel dem Protoplasma in ihrer Organisation verwandt sind, nicht anwendbar zu sein. Denn während des Kernteilungsprozesses treten mit größter Deutlichkeit fädige Anordnungen in Form der Spindelfasern, Chromatinfäden und Chromosomen hervor, deren Existenz wohl von niemand in Zweifel gezogen werden

kann. Sie lassen auch bei stärksten Vergrößerungen von einer Spumoidstruktur nichts erkennen. Endlich sind die später noch zu besprechenden körnigen und fädigen Plastosomen, Trophoplasten usw. schon wegen der bei ihnen nachgewiesenen Fähigkeit der Selbstteilung sehr lebenswichtige Gebilde, die sich in die Lehre vom Wabenbau nicht gut einfügen lassen.

Wenn man daher aus den Befunden, die man bald an diesen oder jenen pflanzlichen und tierischen Objekten mit den verschiedenartigsten Methoden gewonnen und zur Netz-, Waben-, Fädchen- und Granulatheorie einseitig verwertet hat, zu einer richtigeren Vorstellung vom Wesen des Protoplasmas gelangen will, dann muß man von allen Besonderheiten der Einzelfälle absehen. Dann aber wird man finden, daß allen Strukturbildern, die im Zellkörper beschrieben worden sind, eine Substanz gemeinsam ist: es ist das schon erwähnte Hyaloplasma an der Oberfläche membranloser Zellen, wie der Amöben, der Lymphkörperchen usw. oder die homogene Substanz, welche die mit Flüssigkeit erfüllten Wabenträume des Spumoids trennt, oder in welche die zahlreichen verschiedenen kleinsten und größeren Einschlüsse der Zelle, hier Mikrosomen, dort Organoide, dort Stoffwechselprodukte (Ölkugeln, Dotterplättchen, Körner, Fäden und Fibrillen) eingelagert sind. Es ist die Interfilarmasse oder das Paramitom von FLEMING, die Intergranularsubstanz von ALTMANN, welche er der Gallerte einer Zoogloea verglichen hat.

Diese in jeder Zelle wiederkehrende und das gleiche Aussehen darbietende Substanz hat die Eigenschaften eines mit viel Wasser durchtränkten Kolloids (vg. Die chemisch-physik. Analyse der Zelle S. 13) und ist, auch wenn sie mit den stärksten mikroskopischen Vergrößerungen untersucht wird, „optisch homogen“, ein Ergebnis, zu welchem ARTH. MEYER in seinem schon erwähnten neuen Werk (1921) ebenfalls gelangt ist. Was in der Literatur von Protoplasmastrukturen beschrieben worden ist, wird entweder dadurch hervorgerufen, daß in der „optisch homogenen Substanz sich durch Reagenzienwirkung Niederschläge (manche Netzgerüste, namentlich älterer Autoren, Körner und Fäden) gebildet haben, oder dadurch, daß sich Flüssigkeit in kleinsten und größeren Hohlräumen, in Waben und Vakuolen, angesammelt hat, oder dadurch, daß strukturlose oder organisierte, tote oder lebende Gebilde der verschiedensten Art, die uns später noch beschäftigen werden, im Lebensprozeß der Zelle entstanden sind.

Aus der kolloidalen Natur des Protoplasmas und der dadurch ermöglichten Verschiebbarkeit seiner Substanzeile, die je nach dem Reichtum an Imbibitionswasser größer oder kleiner ausfällt, erklären sich manche Erscheinungen, die sich an der lebenden Zelle beobachten lassen, 1. die außerordentlich großen Verlagerungen des Zelleninhalts bei der Protoplasmaabewegung, über welche das fünfte Kapitel handelt, 2. die weitgehende Umsichtung aller im Protoplasma eingeschlossenen Bestandteile, der lebenden und der toten, wie sie experimentell mit Hilfe der Zentrifugalkraft (Kap. XIX) hervorgerufen werden kann, 3. eine gleich hier noch mitzuteilende, interessante Beobachtung von GRUBER an einem größeren Infusorium (*Clymakostomum vireus*), welches ein Rädertierchen als Beute verschluckt hatte. GRUBER sah das letztere stundenlang „wie toll im Parenchym des Infusors herumfahrend, alles durcheinanderrührend und die Rindenzone bald vordrängend, bald mittels

seines Strudelorgans einziehend. Trotzdem schwamm dieses ruhig und gleichmäßig im Wasser umher, unbekümmert um den unruhigen Gast in seinem Innern, der erst am folgenden Tag abgestorben und verdaut war.“

Indessen wird der Forscher trotz derartiger Beobachtungen, die das Protoplasma wie eine homogene Flüssigkeit erscheinen lassen, auf Grund von Erwägungen über die wunderbaren Lebenseigenschaften der Zelle und über die Tatsache der Erblichkeit zur Annahme einer feineren Organisation des Protoplasmakörpers sich gedrängt fühlen. Diese kann aber nunmehr nur auf dem ultramikroskopischen Gebiete liegen. Auf dasselbe wird die Biologie in ähnlicher Weise geführt, wie die Chemie und Physik bei der Erforschung der leblosen Körperwelt zu den Hypothesen der Atome, der Moleküle usw. Der Schlußabschnitt des dritten Kapitels wird uns noch mit zwei derartigen biologischen Hypothesen bekannt machen.

## DRITTES KAPITEL.

### Die mikroskopisch-morphologische Analyse der Zelle.

#### 2. Der Zellkern (Nukleus) und das Zentralkörperchen.

Der zweite Hauptbestandteil der Zelle, ihr Kern, wurde 1833 von ROBERT BROWN (I 1833) bei Pflanzen zuerst entdeckt und bald darauf von SCHLEIDEN (I 1838) und SCHWANN (I 1839) zum Mittelpunkt ihrer Theorie der Zellenbildung gemacht. Dann trat sein Studium eine Zeitlang in den Hintergrund, als man mit den interessanten Lebenserscheinungen des Protoplasmas näher bekannt wurde. Erst vom Jahre 1870 an ist auch auf dem Gebiet der Kernlehre eine Entdeckung der anderen gefolgt, so daß dem zuvor vernachlässigten Gebilde augenblicklich ein größeres Interesse als dem Protoplasmakörper des Elementarorganismus geschenkt wird.

In der Geschichte des Zellkerns läßt sich eine gewisse Analogie mit der Geschichte der Zellentheorie nicht verkennen. Auch den Zellkern faßte man zuerst als ein Bläschen, ja geradezu als eine kleinere Zelle in der größeren auf. Als man dann in der Zelle das Protoplasma als die lebensständige Substanz beurteilen lernte, sah man später auch beim Kern ein, daß seine Bläschenform etwas Nebensächliches und seine Lebenstätigkeit vielmehr an gewisse Substanzen gebunden ist, die im Kernraum enthalten sind und uns in sehr verschiedener Anordnung im ruhenden und tätigen Zustand entgetreten können.

RICHARD HERTWIG (III 1876) hat diesen Gesichtspunkt in einer kleinen Abhandlung „Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen“ zuerst klar ausgesprochen in den Worten: „Als den wichtigsten Punkt für eine einheitliche Beurteilung der verschiedenen Kernformen muß ich gleich am Anfang meiner Betrachtungen hervorheben, daß sich bei allen Kernen eine gewisse stoffliche Übereinstimmung erkennen läßt. Ob wir nun Zellkerne von Tieren, Pflanzen oder Protisten untersuchen mögen, stets finden wir, daß sie mehr oder minder von einer Substanz gebildet werden, welche ich im Anschluß an frühere Autoren als „Kernsubstanz“ (Nuklein) bezeichnen werde. Von der Charakteristik dieser Substanz müssen wir ausgehen, ebenso wie derjenige, welcher das Wesentliche der Zelle schildern will, zunächst mit der Zellsubstanz oder dem Protoplasma beginnen muß.“

Wir definieren daher jetzt den Kern nicht mehr im Sinne von SCHLEIDEN und SCHWANN als ein kleines Bläschen in der Zelle, sondern als eine vom Protoplasma unterschiedene Masse eigentümlicher Kernsubstanzen, welche in sehr verschiedenartigen Formzuständen sowohl im ruhenden, als auch im aktiven Zustand bei der Teilung auftreten.

Wir betrachten nacheinander die Form, die Größe und die Zahl der Kerne in einer Zelle, alsdann die im Kern enthaltenen Substanzen und ihre verschiedenartige Anordnungsweise (die Kernstruktur).

### a) Form, Größe und Zahl der Kerne.

Gewöhnlich findet sich der Kern in pflanzlichen und tierischen Zellen als ein in ihrer Mitte gelegener, kugelig oder ovaler Körper (Fig. 1, 2, 6, 7). Da er häufig reicher an Flüssigkeit ist als das Protoplasma, läßt er sich von ihm auch in dem lebenden Objekt als ein heller, matt konturierter Fleck oder als ein deutlich abgegrenztes Bläschen unterscheiden. Das ist aber nicht immer der Fall. An vielen Objekten, Lymphkörperchen, Zellen der Hornhaut, Epithelzellen der Kiemenblättchen von Salamanderlarven ist der Kern im lebenden Zustand nicht zu beobachten, wird aber sofort beim Absterben der Zelle oder bei Zusatz von destilliertem Wasser oder von verdünnten Säuren infolge eintretender Gerinnung deutlich.

Bei manchen Zellarten und bei niedrigen Organismen bietet uns der Kern sehr abweichende Formen dar. Bald bildet er ein Hufeisen (manche Infusorien), bald einen langen, mehr oder minder gewundenen Strang (Vorticellen), bald ist er ein reich verästelter Körper, der die Zelle nach den verschiedensten Richtungen durchsetzt (Fig. 10 B u. C).

In dieser Form kommt der Kern namentlich in den großen Drüsenzellen vieler Insekten vor (in den MALPIGHISCHEN Röhren, Spinn- und Speicheldrüsen usw.), ebenso in Drüsenzellen von Phronimella, einer Crustacee. Als eigentümliche Formen seien auch noch erwähnt: 1. die ringförmigen Kerne oder die Lochkerne, welche in den Lymphkörperchen an der Oberfläche der Amphibienleber und in den Epithelzellen der Harnblase des Frosches beobachtet worden sind und uns später noch einmal beschäftigen werden; 2. die polymorphen Kerne, wie sie besonders in den Riesenzellen des Knochenmarkes sich finden. Polymorph heißen sie, weil sie ein amöboides Aussehen darbieten und aus Lappen bestehen, die mit Höckern besetzt sind und häufig untereinander nur durch feine Verbindungsfäden zusammenhängen.

Die Größe, welche ein Kern erreicht, steht in der Regel in einer gewissen Proportion zu der Größe des ihm umhüllenden Protoplasma-körpers. Je größer dieser ist, um so größer ist der Kern. So finden sich

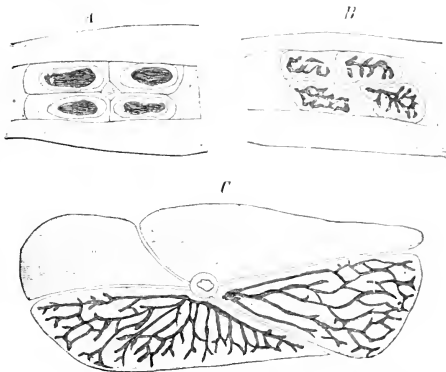
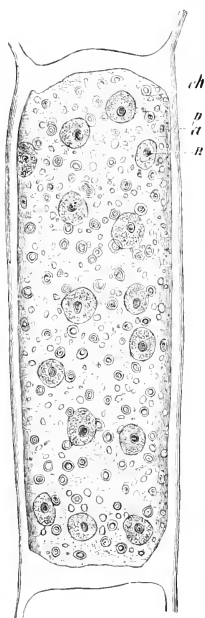


Fig. 10. Nach PAUL MAYER aus KORSCHULT, Fig. 12. *A* Ein Stück vom 7. Bein einer jungen Phronimella von 5 mm Länge. Vergr. 90. *B* Ein Stück des 6. Beines einer erwachsenen Phronimella. Vergr. 90. *C* Eine Zellgruppe der Drüse im 6. Bein von Phronimella. Nur in zwei Zellen ist der Kern eingezeichnet. Vergr. 90.

in den großen Ganglienzellen der Spinalknoten auffallend große bläschenförmige Kerne. Ganz riesige Dimensionen aber erreichen sie in unreifen Eizellen, und zwar in einem ihrer Größe entsprechenden Maßstabe. Aus unreifen Eiern von Fischen, Amphibien und Reptilien lassen sich infolgedessen die Kerne mit Nadeln leicht herauspräparieren und vollständig isolieren, wobei sie mit unbewaffnetem Auge als kleine Punkte erkennbar sind. Doch sind Ausnahmen von der Regel hervorzuheben. Denn dieselben Eier, welche im unreifen Zustand so ansehnliche Kerne beherbergen, enthalten im reifen und befruchteten Zustand einen so winzigen Kern, daß sein Nachweis mit den allergrößten Schwierigkeiten verbunden ist. Bei niedersten Organismen, wenn sie von beträchtlicher Größe sind, findet sich häufig ein einziger großer Kern; derselbe erreicht ganz riesige Dimensionen im Binnenbläschen vieler Radiolarien. Gewisse gesetzmäßige Beziehungen, die zwischen der Größe des Kerns und der ganzen Zelle bestehen, hat RICHARD HERTWIG als die „Kernplasmarelation“ bezeichnet, über welche in einem besonderen Abschnitt (Kap. XIII) noch einmal gesprochen werden wird.

Fig. 11.



Was die Zahlenverhältnisse endlich betrifft, so ist bei Pflanzen und Tieren das Gewöhnliche, daß in jeder Zelle nur ein Kern vorhanden ist. Einzelne Elementarteile machen davon eine Ausnahme. Leberzellen zeigen häufig zwei Kerne; bis 100 Kerne und mehr sind in den Riesenzellen des Knochenmarks, in den Osteoklasten, in Zellen mancher krankhafter Geschwülste eingeschlossen. Durch Vielkernigkeit zeichnen sich, wie SCHMITZ entdeckt hat, die Zellen vieler Pilze und mancher niederer Pflanzen aus, der Cladophoren (Fig. 11) und Siphoneen (Botrydium, Vaucheria, Caulerpa usw.).

Fig. 11. *Cladophora glomerata*. Eine Zelle des Fadens nach einem Chromsäure-Karmin-Präparat. Nach STRASBURGER, Bot. Praktikum, Fig. 121. *n* Zellkern, *ch* Chromatophoren, *p* Amylumherde, *a* Stärkekörnchen, Vergr. 540.

Vielkernig sind zahlreiche niederste Organismen, wie die Myxomyceten, viele Mono- und Polythalamien, Radiolarien und Infusorien (*Opalina ranarum*). Die Kerne sind hier häufig so klein und in so großer Anzahl im Protoplasma verteilt, daß ihr Nachweis erst in jüngster Zeit bei Anwendung der vervollkommenen Färbemethoden geglückt ist. (Myxomyceten.)

#### b) Die Kernsubstanzen.

In stofflicher Hinsicht ist der Zellkern ein ziemlich zusammengesetztes Gebilde. Stets lassen sich in ihm mehrere chemisch und mikroskopisch unterscheidbare Proteinstoffe nachweisen. Die wichtigsten unter ihnen sind: 1. das Chromatin, 2. die Nukleolarsubstanz, 3. das Linin oder Plastin.



1. Das **Chromatin** ist die für den Kern am meisten charakteristische und gewöhnlich an Masse überwiegende Proteinsubstanz. In frischem Zustand ähnlich wie körnchenfreies Protoplasma aussehend, unterscheidet es sich von ihm in sehr prägnanter Weise durch sein Verhalten bestimmten Farbstoffen gegenüber. Nachdem es durch Reagentien zur Gerinnung gebracht ist, speichert es Farbstoffe aus zweckmäßig hergestellten Lösungen (Lösungen von Karmin, Hämatoxylin, Anilinfarben) in sich auf. Mehr noch als im ruhenden Zustand des Kerns ist dies in den Vorstadien zu seiner Teilung und während der Teilung selbst der Fall. Ob es sich bei der Färbung um chemische oder um physikalische Vorgänge handelt, ist zurzeit noch nicht festgestellt. Zu beachten ist, daß im lebenden Kern, wie die Versuche über vitale Zellfärbungen lehren, die als Chromatin bezeichneten und auch im lebenden Zustand zuweilen unterscheidbaren Körper sich nicht färben lassen. Gerinnung und eine mit der Reagentienbehandlung verbundene Umwandlung des Chromatins muß erst eingetreten sein, wenn die charakteristischen Färbungen gelingen sollen.

Die hochwertige Tatsache der Kernfärbung, welche in der Entwicklung der histologischen Technik epochemachend ist, haben HARTIG und GERLACH unabhängig voneinander entdeckt. HARTIG bemerkte schon im Jahre 1854, daß in einer ammoniakalischen Karminlösung die Zellkerne rot tingiert werden. 1858 machte GERLACH, als er für mikroskopische Studien die Blutgefäße des Rückenmarks mit einer Karminleimmasse injizierte, die Beobachtung, daß der Farbstoff, wie es ja so leicht geschieht, durch die Gefäßwand in die Umgebung diffundiert war und die Kerne der nächstgelegenen Zellen rot gefärbt hatte. Auf Grund dieser zufälligen, aber in ihrer Bedeutung richtig geschätzten Wahrnehmung bildete er die wichtige histologische Methode aus, Schnitte tierischer Gewebe in Lösungen von Ammoniakkarmin zu färben, den Farbstoff abzuspülen und in den Kernen durch Übertragung der Schnitte in schwach mit Essigsäure angesäuertes Wasser zu fixieren.

Die Kunst des Färbens oder Tingierens ist jetzt schon so weit vervollkommen worden, daß es leicht gelingt, das Chromatin des Kerns durch irgendeine Färbung allein scharf hervorzuheben, während der übrige Inhalt des Kerns und des Protoplasma entweder vollständig farblos bleiben oder nur sehr wenig mitgefärbt sind. Auf diese Weise gelingt es, selbst Chromatinteilchen, die nur die Größe etwa eines Bakteriums besitzen, in relativ großen Protoplasmakörpern kenntlich zu machen, wie z. B. die winzigen Köpfe von Samenfäden oder die Chromosomen der Richtungsspindel mitten im Körper großer Eizellen.

In chemischer Hinsicht zeigt das Chromatin, welches für gewöhnlich nur dem Kern zukommt und im Protoplasma vermißt wird, charakteristische Reaktionen, die bei der Konservierung der Kernstrukturen im Auge zu behalten sind. (SCHWARZ III 1887, ZACHARIAS III 1882—1885). Es quillt in destilliertem Wasser, desgleichen auch in sehr verdünnten alkalischen Lösungen, sowie in zwei- und mehrcprozentigen Lösungen von Kochsalz, schwefelsaurer Magnesia, Monokaliumphosphat und Kalkwasser. Bei Anwendung von 10- bis 20-proz. Lösungen der genannten Salze geht es unter Quellung allmählich ganz in Lösung über. Desgleichen wird es in einem Gemisch von Ferrocyankalium + Essigsäure oder in konzentrierter Salzsäure, oder wenn es der Trypsinverdauung unterworfen wird, vollständig aufgelöst. In Essigsäure in Konzentration von

1—50 Proz. wird es ziemlich unverändert zur Fällung gebracht, wobei es sich durch stärkere Lichtbrechung und eigenartigen Glanz vom Protoplasma mitunter sehr scharf abhebt. Das gleiche ist auch der Fall bei Zusatz von 0,1-proz. Salzsäure und nach Einwirkung von Pepsinsalzsäure.

Das Chromatin hat MIESCHER (III 1874) 1871 aus den Kernen von Eiterkörperchen und aus tierischen Samenfäden, in deren Köpfen es enthalten ist, zu isolieren und rein darzustellen versucht, indem er durch künstliche Verdauung die übrigen Zellbestandteile entfernte. Es wird jetzt in der chemischen Nomenklatur als Nukleoprotein bezeichnet. In seiner Zusammensetzung spielt Phosphorsäure, die wenigstens zu 3 Proz. vertreten ist, eine wichtige Rolle. Manches spricht dafür, wie ALTMANN nachzuweisen versucht hat, daß das Chromatin des Kerns „eine Vereinigung eines eiweißartigen Körpers mit einem organischen, Phosphorsäure enthaltenden Atomkomplex darstellt“ (KOSSEL). Diesen hat man als Nukleinsäure bezeichnet. Für das Lachssperma, welches besonders reich an Nukleinsäure ist, hat MIESCHER die Formel  $C_{29}H_{49}N_9P_3O_{22}$  berechnet.

„Bei längerer Einwirkung von verdünnten Säuren oder Alkalien, selbst schon beim Aufbewahren im feuchten Zustand, werden die Nukleine zerlegt unter Bildung von Eiweiß und stickstoffreichen Basen; daneben spaltet sich Phosphorsäure ab. Die beiden letzteren Spaltungsprodukte bilden sich auch aus den Nukleinsäuren. Die Basen sind: Adenin, Hypoxanthin, Guanin, Xanthin.“

Nach KOSSEL und LILIENFELD findet bei chemischen Untersuchungen der Zerfall der Nukleoproteide in der Weise statt, daß sie zunächst in Eiweiß (Histon) und Nuklein gespalten werden und daß das Nuklein sich dann auch noch in Eiweiß und Nukleinsäure zerlegen läßt. Hieraus schließt HEIDENHAIN (I 1907, S. 121): 1. „daß in den Kernen nur die Nukleoproteide als natürliche Produkte des Lebens vorkommen, während die Nukleine und Nukleinsäuren auf künstlichem Wege erhaltene Spaltungsprodukte sind; 2. daß alle Nukleoproteide in letzter Linie Verbindungen von Eiweiß und Nukleinsäure sind; 3. daß die Aufspaltung der Nukleoproteide gewöhnlich stufenweise erfolgt, so daß gewisse Zwischenprodukte die Nukleine, erhalten werden.“ In verschiedenen Arten von Zellkernen scheint die Nukleinsäure mit größeren oder geringeren Mengen von Albuminen chemisch gebunden zu sein. Durch diese Annahme sucht man auch die abweichenden Resultate der Analysen von Nukleoproteiden, die aus verschiedenem Material gewonnen wurden, zu erklären. Besonders reich an Nukleinsäure erweisen sich die Kerne der männlichen Geschlechtszellen (Lachsmilch, Heringsmilch usw.). So hat MIESCHER in 100 Teilen von Spermatozoen des Lachses gefunden: Nukleinsäure 48,68, Protamin 26,76, Eiweißstoffe 10,32, Lecithin 7,47, Cholestearin 2,24, Fett 4,53.

In allen Nukleoproteiden kommt ferner auch noch organisch gebundenes Eisen vor, welches sich durch die Berlinerblaureaktion mikroskopisch nachweisen läßt (MACALLUM).

In biologischer Hinsicht muß endlich zum Schluß des chemischen Abschnittes, wie schon bei Besprechung des Protoplasmas, mit allem Nachdruck hervorgehoben werden, daß die Nukleoproteide, wie überhaupt alle bei chemischer Analyse der Zelle gewonnenen Stoffe nicht als solche im lebenden Kern auch wirklich vorkommen, sondern nur chemische Produkte sind, die sich durch Zersetzung der lebenden Substanz

bei Behandlung mit bestimmten Reagentien gewinnen lassen. Wie wir schon früher das Wort Protoplasma als einen biologischen Begriff bezeichneten, so macht HEIDENHAIN dasselbe mit Recht auch für das Wort „Chromatin“ geltend und sieht in ihm gewissermaßen „nur ein Symbol für gewisse Teile des lebendigen Kernplasma“.

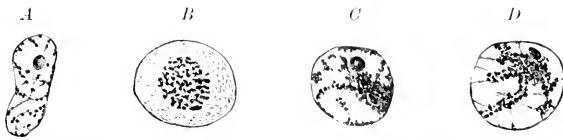


Fig. 12. *A* Ruhender Kern einer Ursamenzelle von *Ascaris megalocephala bivalens*. *B* Kern einer Samennutterzelle aus dem Anfang der Wachstumszone von *Ascaris megalocephala bivalens*. *C* Ruhender Kern einer Samennutterzelle aus der Wachstumszone von *Ascaris megalocephala bivalens*. *D* Bläschenförmiger Kern einer Samennutterzelle von *Ascaris megalocephala bivalens* am Anfang der Teilzone in Vorbereitung zur Teilung.

Im Kernraum tritt uns das Chromatin (Fig. 12, 13 *A*) bald in Form isolierter, kleiner und größerer Körner und unregelmäßig begrenzter Klümpchen, bald als feines Netzwerk (Fig. 12 *B, C*) bald in vereinzelt Fäden (*D*) entgegen. Nach der Ansicht von HEIDENHAIN (I 1907, S. 153) lassen sich diese Körner, Klümpchen und Fäden in kleinste, gleich große Chromatinkügelchen zerlegen, die er mit einem von EISEN eingeführten Ausdruck „Chromiolen“ nennt. Die „Chromiolen“ sollen selbsttätig wachsen und sich durch Teilung vermehren, auf welche Eigenschaft wir später noch öfters genauer eingehen werden. Nach den Erfahrungen

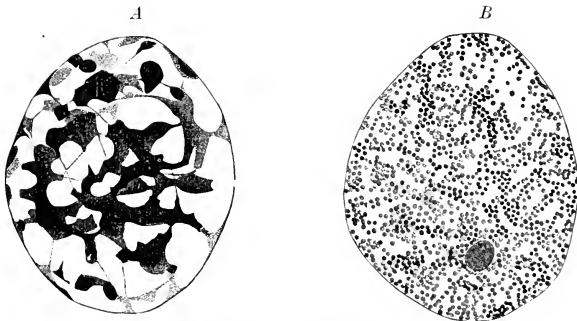


Fig. 13 *A* und *B*. Zwei Kerne aus dem Darmepithel des Salamanders. Sublimat. Vergr. 2300. Nach HEIDENHAIN. *A* Färbung mit Eisenhämatoxylin; *B* mit Vanadiumhämatoxylin. Chromiolen des Kerns, gezeichnet bei feststehender Einstellungsebene.

von HEIDENHAIN sind sie „drehrund und haben etwa die Größe eines mittleren Zentralkörpers (ca. 0,3 bis 0,4)“. Sie sind in dem Strangwerk des Kerns frei suspendiert, so daß sie sich nicht berühren; dickere Chromatinbalken enthalten davon mehrere auf dem Querschnitt, während sie in den feineren Fädchen monoserial liegen. Größere Chromatinklumpen gewinnen bei guter Darstellung der Chromiolen leicht ein

traubiges Aussehen: breite Chromatinbalken geben einen Anblick wie Stränge von Schneckenlaich. Zur Darstellung der Chromiolen empfiehlt HEIDENHAIN die Färbung mit Vanadiumhämatoxylin. Um eine Anschauung der Sache zu gewähren, hat er zwei Abbildungen von Zellkernen des Salamanderdarms (Fig. 13) zum Vergleich nebeneinander gestellt. Sie sind nach Schnitten gezeichnet, die von demselben Paraffinblock stammen. Fig. 13 A ist ein in gewöhnlicher Weise mit Eisenhämatoxylin gefärbter Kern, welcher das bekannte Bild sehr grober, basichromatischer Balken zeigt. Fig. 13 B gibt eine Vanadiumhämatoxylinfärbung desselben Objektes mit vollständiger Darstellung der Chromiolen wieder. Unter ihnen unterscheidet HEIDENHAIN zweierlei Art, auf welche hier nicht näher einzugehen ist, Basis- und Oxychromiolen. (Siehe HEIDENHAIN, I 1907, S. 153.)

2. Die **Nukleolarsubstanz**, von deren Bedeutung für die Lebensprozesse des Kerns wir viel weniger als vom Chromatin wissen, kommt in der Form kleiner Kügelchen vor, die als echte Nukleolen oder Kernkörperchen beschrieben werden (Fig. 12 u. 14).

Allen Mitteln, in welchen die Chromatinsubstanzen quellen, in destilliertem Wasser, in sehr dünnen alkalischen Lösungen, in Lösungen von Kochsalz, schwefelsaurer Magnesia, Monokaliumphosphat, Kalkwasser, leisten die Kernkörperchen Widerstand und sind jetzt in dem Kernraum, der nach Schwund des Kerngerüsts ein homogenes Aussehen gewonnen hat, oft mit großer Deutlichkeit, stets besser als im lebenden Kern, zu erkennen. Hieraus erklärt es sich, daß bereits den älteren Histologen, SCHLEIDEN und SCHWANN, die gewöhnlich die Gewebe nach Zusatz von Wasser untersuchten, die Kernkörperchen wohl bekannt waren. Ein sehr brauchbares Mittel, um sie sichtbar zu machen, ist auch die Osmiumsäure, durch welche sie besonders stark lichtbrechend werden, während die Chromatinstrukturen verblassen. Bei Einwirkung von 1—50-proz. Essigsäure verhalten sich Nukleolen und Chromatin gerade entgegengesetzt. Während dieses zur Gerinnung gebracht wird und einen starken Glanz erhält, quellen jene mehr oder minder bedeutend auf und können ganz durchsichtig werden, ohne indessen in Lösung überzugehen; denn beim Auswaschen der Essigsäure werden sie wieder unter Schrumpfungsercheinungen besser sichtbar. Hervorzuheben ist ferner im Gegensatz zum Chromatin die Unlöslichkeit der Nukleolarsubstanz in 20-proz. Kochsalz, in gesättigten Lösungen von schwefelsaurer Magnesia, von 1-proz. und 5-proz. Monokaliumphosphat, Ferrocyankalium + Essigsäure, schwefelsaurem Kupfer; endlich ist sie in Trypsin nur sehr schwer zur Lösung zu bringen.

Auch bei Behandlung mit Farbstoffen zeigt sich zwischen dem Chromatin und den Nukleolen ein gewisses gegensätzliches Verhalten. Wie ZACHARIAS bemerkt und jeder aus eigener Erfahrung im allgemeinen bestätigen kann, färben sich Chromatinkörper besonders scharf und intensiv in angesäuerten Farblösungen (Essigkarmin, Methylessigsäure), während die Nukleolen fast farblos bleiben. Umgekehrt tingieren sich letztere besser in ammoniakalischen Farbstofflösungen, wie in Ammoniakkarmin usw. Manche Farbstoffe haben entweder zum Chromatin oder zur Nukleolarsubstanz eine größere Verwandtschaft. Nach dem Vorschlag von EHRlich hat man zweckmäßigerweise die Anilinfarben auf Grund ihrer chemischen Eigenschaften in die beiden Gruppen der basischen und der sauren Farben geteilt. Basisch sind Methylgrün, Bismarckbraun,

Methylenblau, sauer sind S-fuchsin, Eosin, Orange. Zu den basischen Anilinfarben, namentlich zum Methylengrün, zeigt das Chromatin eine besondere Affinität, zu den saueren die Substanz der Nukleolen, ebenso auch das Protoplasma. Dasselbe gegensätzliche Verhalten kann man bei Herstellung chemischer Präparate von Nukleinsäure und Albumin bei Färbeversuchen (LILIENFELD) konstatieren. Daher hat man auch die basischen Anilinfarben als spezifische Kernfärbemittel, die saueren als Protoplasmafärbstoffe in der histologischen Technik bezeichnet. Im übrigen soll nicht unterlassen werden, hervorzuheben, daß zur Erzielung des gewünschten färberischen Resultates die Art der Vorbehandlung des Präparates mit konservierenden Reagentien von wesentlicher Bedeutung ist. Durch besondere Methoden der Vorbehandlung (wie Tannin usw.) kann man es zum Beispiel erreichen, daß die Färbungen von Kern und Protoplasma geradezu umgekehrt ausfallen, daß das Chromatin die sauren und das Protoplasma die basischen Anilinfarben aufnimmt. (Inversion der Färbung, RAWITZ.)

Bei gleichzeitiger Anwendung von zwei und mehr Farbstoffen von verschiedenem färberischem Vermögen lassen sich Doppel- und Mehrfachfärbungen erzielen derart, daß die Chromatinkörper in einer anderen Farbe erscheinen, wie das Protoplasma und die oxyphilen Nukleolen (Fig. 15). Hierfür geeignete Zusammenstellungen sind Fuchsin und Solidgrün, Hämatoxylin und Eosin, BRONDISCHES Gemisch usw.

Die Nukleolen sind bald in den Maschen des Kerngerüstes, bald in größeren Chromatinbalken eingeschlossen (Fig. 14). Ihre Zahl ist großen Schwankungen unterworfen und beträgt in gewöhnlichen Gewebezellen 1—5, kann aber in manchen Zellenarten, wie im Keimbläschen der Eier oder in größeren Drüsenzellen auf mehrere Hundert und selbst bis 1000 anwachsen. Einige weitere Angaben über die Natur und Besonderheiten der Nukleolen folgen noch in dem nächsten Abschnitt, der über einzelne Kernstrukturen handelt, und in dem Kapitel über die Karyokinese.

3. Eine dritte sehr wichtige Substanz des Kerns ist von den Botanikern als das **Linin** bezeichnet worden. Es bildet bald feinere, bald dickere Fäden, welche in vielen Fällen in dem Kernraum zu einem Netz- oder Gerüstwerk zusammentreten. Es läßt sich nicht in den gewöhnlichen Kernfärbungsmitteln tingieren und ist hierdurch sowie auch in seinen chemischen Reaktionen deutlich vom Chromatin unterschieden, das sich dem Liningerüst meist in Form von Körnchen und Brocken auflagert (Fig. 12 A und C). Das Linin gleicht in vielen Beziehungen nach Aussehen und Eigenschaften dem Protoplasma und scheint, wie dieses, auch Kontraktilität zu besitzen. Mit Recht wird es daher von HEIDENHAIN (1 1907, S. 165) als die formgebende, sich gestaltende Substanz der Kernstruktur angesehen und für die Veränderungen in der Form der Gerüste und namentlich für die später zu besprechenden Substanzumlagerungen während der Karyokinese, z. B. auch für die Verkürzung der Chromosomen, die eine Grundlage von Linin besitzen, verantwortlich gemacht.



Fig. 14. Kern einer Darmepithelzelle von Salamandra. Sublimat, Eisenhämatoxylin. Vergröß. 2300. Zwei Nukleolen, hell gefärbt und von dunkler chromatischer Schale umgeben. Aus M. HEIDENHAIN.

Außer den drei eben besprochenen wichtigen Bestandteilen des Kerns, dem Chromatin, der Nukleolarsubstanz und dem Linin kommen noch einige andere von geringerer Bedeutung vor, wie der Kernsaft und Stoffe, die in ihm gelöst sind, und die Kernmembran.

4. **Der Kernsaft** ist bald nur spärlich, bald reichlicher vorhanden; er füllt die Lücken zwischen den aus Chromatin und Linin bestehenden Strukturen aus. Er läßt sich dem Zellsafte vergleichen, der in einem vakuoligen Protoplasma enthalten ist, und spielt wohl dieselbe Rolle für die Ernährung der Kernsubstanzen, wie der Zellsaft für die Ernährung des Protoplasma. Bei Einwirkung von manchen Reagentien, wie von absolutem Alkohol, Sublimat, Osmiumsäure, Chromsäure usw., treten im Kernsaft feinkörnige Niederschläge auf, welche Kunstprodukte und nicht mit normalen Strukturen zu verwechseln sind. Es müssen daher in ihm verschiedenartige Stoffe, besonders Albuminate, gelöst sein, welche sich nach ihrer Fällung in saueren Anilinfarben tingieren lassen.

5. Durch eine besondere **Membran** endlich wird der Kernraum gegen das Protoplasma, wie dieses durch die Zellhaut nach außen abgegrenzt. Das Vorhandensein einer Kernmembran ist in vielen Fällen ebenso schwer festzustellen, wie der Streit zu entscheiden ist, ob manche Zellen von einer Membran umhüllt sind oder nicht. Am leichtesten ist die Membran an den großen Keimbläschen vieler Eier, wie z. B. von Amphibien, nachzuweisen, wo sie zugleich eine nicht unbeträchtliche Festigkeit besitzt. Infolgedessen gelingt es leicht, in einem Tropfen physiologischer Kochsalzlösung aus unreifen Eiern das Keimbläschen vollständig unversehrt mit der Nadel zu isolieren. Man kann dann mit der Nadel auch

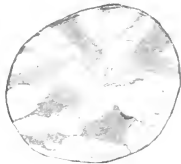


Fig. 15. Wanderzelle von Salamandra. Sublimat, EHRLICH-BRONDSche Lösung. Vergr. 2300. Das basophile Chromatin ist grün, die oxyphilen Nukleolen sind rot gefärbt. Aus M. HEIDENHAIN.

die Kernmembran zerreißen und den von ihr eingeschlossenen Inhalt zum Ausfließen und zur Verteilung in der Untersuchungsflüssigkeit bringen. Ebenso sicher scheint aber in anderen Fällen eine eigene Kernmembran zu fehlen, so daß Kernsubstanz und Protoplasma unmittelbar aneinander grenzen. So wurde sie z. B. von FLEMMING (III 1882) in den Blutzellen von Amphibien und ebenso von mir in den Kernen von Samenmutterzellen der Nematoden auf einem bestimmten Stadium (Fig. 12 B) vermißt.

Wie für den Protoplasmakörper, hat ALTMANN auch für den Kern eine Zusammensetzung aus Granula mittelst einer eigenartigen Färbung durch Cyanin nachzuweisen versucht. Es ist ihm hierdurch gelungen, die durch Niederschlag als Kunstprodukte entstandenen Körnchen des Saftes, welcher die Lücken im Kernnetz ausfüllt, intensiv zu färben und so Granula darzustellen, während das Kernnetz ungefärbt bleibt und als Intergranularsubstanz bezeichnet wird. ALTMANN hat auf diese Weise den negativen Abdruck von der Kernstruktur erhalten, wie sie sich bei Anwendung der gebräuchlichen Kernfarbstoffe durch Färbung des Kernnetzes ausprägt.

### c) Die Kernstruktur. Beispiele für verschiedene Beschaffenheit.

Die oben aufgeführten Substanzen, das Chromatin, Linin und die Nukleolen erscheinen in den Kernen der verschiedensten pflanzlichen und tierischen Zellen unter sehr mannigfachen Formzuständen: namentlich gilt dies von dem Chromatin, das man bald in feinen Körnchen, bald in Fäden, bald in größeren klumpigen Körpern, bald als ein Gerüst, bald als Wabenwerk im Kernraum verbreitet sieht. Dabei kann in verschiedenen Lebensphasen einer Zelle die eine Struktur in die andere übergehen.

Die Kerne von Epithel-, Drüsen und Bindegewebszellen, von quergestreiften Muskelfasern, Ganglienzellen und Eiern sind an ihren besonderen Merkmalen für den geübten Mikroskopiker leicht voneinander unterscheidbar. Bei einer Definition des Kerns ist daher von der wechselnden Form ganz abzusehen, und es ist der Schwerpunkt, wie bei der Definition der Zelle in das Protoplasma, so bei dem Kern in die in ihm enthaltene wirksame Substanz zu legen. „Der Kern ist ein vom Protoplasma unterschiedenes und in gewissem Grade abgesondertes Quantum eigentümlicher Kernsubstanzen.“

Eine Auswahl einiger prägnanter Beispiele von Kernstrukturen wird uns eine Vorstellung von der hier herrschenden Mannigfaltigkeit geben:

Unstreitig die einfachste Struktur bei äußerlicher Betrachtung — indem wir jetzt noch von den später zu erörternden molekularen Verhältnissen (Schluß von Kap. III) absehen — zeigen uns die Kerne der reifen Samenzellen, der Spermien. Wenn diese, wie gewöhnlich, eine fadenförmige Gestalt, welche zum Einbohren in die Eizelle am geeignetsten ist, angenommen haben, bilden ihre Kerne das vorderste Ende oder den Kopf des Fadens. Bei *Salamandra maculata* hat der Kopf die Form eines in eine scharfe Spitze auslaufenden Spießes (Fig. 16 *k*); er besteht aus dichtem Chromatin, das vielleicht noch mit Linin vermischt ist und auch bei stärkster Vergrößerung einen homogenen Eindruck macht. Auch in Samenelementen, welche die Form einer Zelle beibehalten haben, erscheint der Kern als ein kompakter, kugeliges Chromatinkörper: so bei *Ascaris megalocephala* (Fig. 17), dessen Samenelemente im unreifen Zustande die Form einer ziemlich großen, runden Zelle haben und später bei vollständiger Reife die Form eines Kegels annehmen.

Der einfache Zustand, in welchem uns die Kerne der Samenzellen, gewissermaßen nur aus aktiver Kernsubstanz zusammengesetzt, entgegen-

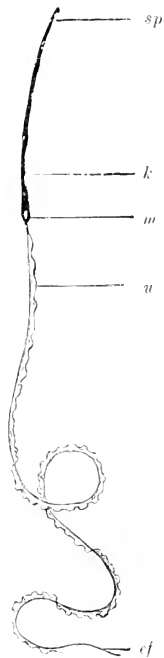


Fig. 16. Samenfaden von *Salamandra maculata*. *k* Kopf, *m* Mittelstück, *ef* Endfaden, *sp* Spitze, *u* undulierende Membran.



Fig. 17. Samenkörper von *Ascaris megalocephala*. Nach VAN BENEDEN. Aus O. HERTWIG, Entwgesch. *k* Kern, *b* Basis des Kegels, mit welchem die Anheftung am Ei erfolgt, *f* fettglänzende Substanz.

treten, muß den naturgemäßen Ausgangspunkt für eine richtige Beurteilung der übrigen Formen abgeben. Es lassen sich dann nämlich die verschiedenen Strukturen, die man bei pflanzlichen und tierischen Kernen wahrnimmt, hauptsächlich auf das eine Moment zurückführen, daß die aktive Kernsubstanz eine große Neigung hat, Flüssigkeit und in dieser gelöste Stoffe in sich aufzunehmen und in Lücken abzuscheiden, meist in solchem Maße, daß der ganze Kern das Aussehen eines in dem Protoplasma eingeschlossenen Bläschens gewinnt. Es tritt also hier in wesentlichen ein ähnlicher Vorgang ein, wie beim Protoplasma, in welchem sich Zellsaft in Vakuolen oder großen Saftäumen ansammelt. In beiden Fällen werden wohl die Vorgänge die gleiche Bedeutung haben; sie werden in Beziehung zum Stoffwechsel der Zelle und des Kernes stehen.

In dem Saft sind Proteinstoffe in Lösung enthalten, welche mit den aktiven Substanzen infolge ihrer größeren Oberflächenentwicklung in leichteren Austausch treten.

Der Vorgang der Saftaufnahme läßt sich direkt beobachten, wenn der Samenkern nach der Befruchtung in der Eizelle in Funktion tritt (vgl. Kap. X 1 A). In manchen Fällen beginnt er dann allmählich auf das 10—20fache seiner ursprünglichen Größe anzuschwellen, und zwar nicht durch Vermehrung seiner aktiven Substanz, deren Quantum genau das gleiche bleibt, sondern einzig und allein durch Aufnahme von flüssigen, gelösten Stoffen aus dem Ei. In dem zu einem Bläschchen umgebildeten Samenkern ist das Chromatin in feinen Fäden zu einem Netz ausgebreitet; ferner sind auch ein bis zwei Nukleolen anzutreffen. Ein ähnlicher Vorgang wiederholt sich bei jeder Kernteilung während der Rekonstruktion der Tochterkerne.

Je nachdem nun der Kern eine geringere oder größere Menge von Kernsaft aufgenommen hat, ordnen sich seine organisierten, als Linin und Chromatin chemisch näher charakterisierten Substanzen bald zu einem feineren, bald

größeren Gerüstwerk an, von welchem die Fig. 18—19 Beispiele geben.

Fig. 18 zeigt uns den Kern einer Cilioflagellate. Er besteht in ähnlicher Weise wie der Hauptkern der Infusorien aus einem sehr engmaschigen Chromatingerüst. BÜTSCHLI (III 1885) nennt seine Struktur eine feinwabige; er läßt den Kern zusammengesetzt sein aus langgestreckten, drei- bis mehrseitigen Waben, deren sehr feine Scheidewände aus Chromatin bestehen und den nur wenig färbbaren Kernsaft umschließen. Nach der Oberfläche zu sind die Waben gegen das Protoplasma ebenfalls durch eine feine Schicht abgeschlossen, während eine besondere Kernmembran fehlt. Die Kanten, in denen die Wabenwände zusammenstoßen, sind säulenartig verdickt. Je nach der Seite, von der man den Kern erblickt, fällt infolge der gestreckten Form der parallel gestellten Waben das Bild verschieden aus, wie durch Betracht-

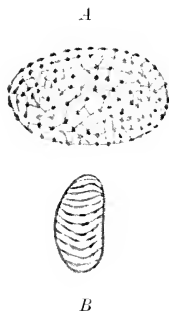


Fig. 18. Ein sehr deutlicher feinwabiger Kern von *Ceratium Tripos*. Nach BÜTSCHLI Taf. 26, Fig. 14. A In der Ventralansicht des *Ceratium*. B In seitlicher Ansicht. Beide Abbildungen geben nur optische Durchschnitte.



ung der Fig. 18 A und B leicht zu verstehen ist. Ein bis zwei Nukleolen sind in den Lücken nachzuweisen.

Fig. 19 und 14 stellen die Kerngerüste von einer Bindegewebszelle einer Salamanderlarve und einer Epithelzelle vom Darm des ausgewachsenen Tieres dar. Sie werden von einem ziemlich engen Netzwerk feinsten Linienfäden gebildet, welchem zahlreiche Chromatinkörnchen aufgelagert sind. Unter ihnen treten hier und da einige dickere Anschwellungen auf, welche den Farbstoff besonders zäh festhalten; sie pflegen namentlich an solchen Stellen vorzukommen, wo mehrere Balken zusammenstoßen. Es sind dichtere Ansammlungen von Chromatin; sie können in ihrem Äußeren den Nukleolen sehr ähnlich sehen und sind daher, um sie von diesen zu unterscheiden, von FLEMMING als Netzknoten beschrieben worden.

Die Kerne der verschiedenen tierischen Gewebe haben bald ein feineres, bald ein gröberes Gerüst. Im zweiten Fall kann es zuweilen nur aus wenigen Strängen bestehen, so daß es den Namen Gerüst



Fig. 19. Kern einer Bindegewebszelle des Peritoneums einer Salamanderlarve mit in der Nähe gelegenen Zentralkörperchen. Nach FLEMMING, Fig. 4.

Fig. 20. *Fritillaria imperialis*. Ein ruhender Zellkern. Nach STRASBURGER.

Fig. 21. In Vorbereitung zur Teilung befindlicher Kern von *Asearis megaloccephala bivalens* mit acht in zwei Gruppen angeordneten Kernsegmenten und den zwei Centrosomen. Nach HERTWIG III 1890, Taf. II, Fig. 18.

oder Netz kaum verdient“. Im allgemeinen haben, wie FLEMMING bemerkt, die Kerne junger, embryonaler und wachsender Gewebe dichtere Netze, als solche im gleichen erwachsenen Gewebe.

Meistenteils ist das Kerngerüst aus zwei verschiedenen Substanzen, aus Liniin und aus Chromatin, aufgebaut, von denen bei den gewöhnlichen Kerntinktionen nur das Chromatin den Farbstoff aufnimmt und festhält. Beide Substanzen sind gewöhnlich so angeordnet, daß das Chromatin in größeren und feineren Körnchen dem sich nicht färbenden Liniengerüst gleichmäßig auf- und eingelagert ist. In sehr feimmaschigen Gerüsten, wie Fig. 19 ein solches darstellt, kann die Unterscheidung beider Substanzen sehr schwierig, ja sogar unmöglich werden. Leichter gelingt sie bei dem größeren Netzwerk der Fig. 20, welche einen ruhenden Zellkern aus dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosackes von *Fritillaria imperialis* wiedergibt. Nach der Beschreibung von STRASBURGER sind die feinen Gerüstfäden im allgemeinen nicht färbbar; sie bestehen also aus Liniin; ihnen sind kleinere und größere, sich färbende Chromatinkörner auf-

gelagert. Im Gerüst sieht man außerdem eine Anzahl größerer und kleinerer Nukleolen.

Von der Existenz eines besonderen Liningerüstes kann man sich sehr leicht durch das Studium der Kerne von Samenmutterzellen des Pferdespulwurm (Fig. 21) überzeugen. In dem Vorstadium zur Teilung ist hier alles Chromatin in acht hakenförmig gekrümmten Stäbchen (Chromosomen) enthalten, die in zwei Bündeln zusammen liegen. Sie werden im Kernraum gewissermaßen in der Schwebe erhalten, indem sich farblose Lininfäden sowohl zwischen ihnen ausspannen, als auch von ihnen sich zur Kernmembran begeben. Daß die Fäden keine durch Reagentien im Kernsaft hervorgerufene Gerinnsel sind, läßt sich aus ihrer überaus regelmäßigen Anordnung erschließen. Ebenso lehrt ihre chemische Reaktion und ihr Verhalten beim Teilungsprozeß, daß sie vom Chromatin etwas wesentlich Verschiedenes sind.

Nicht immer ist übrigens das Chromatin in einem Gerüst ausgebreitet. So ist z. B. in den großen, bläschenförmigen Kernen von Chironomuslarven (Fig. 22), wie BALBIANI (III 1881) gefunden hat, ein einziger dicker Kernfaden eingeschlossen; er ist in verschiedenen Windungen zusammengelegt und läßt im gefärbten Präparate eine regelmäßige Aufeinanderfolge tingierter und nicht tingierter Scheiben erkennen, was STRASBURGER (III 1887) auch von einigen Pflanzen berichtet. Die beiden Enden des Fadens grenzen an zwei Nukleolen an. Ähnlich geartete Kerne mit einem gewundenen Nukleinfaden, Spiremkerne, wie sie WILSON wegen ihrer Ähnlichkeit mit dem Spiremstadium der Karyokinese genannt hat, sind auch noch an einigen anderen Objekten aus der Klasse der Arthropoden von CARNOY, HENNEGUY, GEHUCHTEN beobachtet worden.

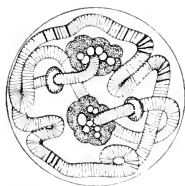


Fig. 22. Struktur des Kerns einer Zelle aus einer Speicheldrüse von Chironomus. Nach BALBIANI, Zoolog. Anzeiger 1881, Fig. 2.

In anderen Fällen wieder ist die Hauptmasse des Chromatins zu einem größeren, kugeligen Körper konzentriert, der wie ein Nukleolus aussieht, sich aber substanzuell von den oben beschriebenen echten Nukleolen oder Plasmosomen (s. S. 38) unterscheidet. Um Verwechslungen vorzubeugen, empfiehlt es sich, solche Gebilde als Chromatinkörper zu bezeichnen. Sie entsprechen den Nucléoles noyaux in den Schriften von CARNOY und seinen Schülern. Als Beispiel hierfür sei der Kern von Spirogyra aufgeführt, mit welchem die Kerne vieler niedriger Organismen im Bau übereinstimmen. Er stellt ein Bläschen dar, das sich vom Protoplasma durch eine feine Membran abgrenzt und ein feines Kerngerüst enthält. Da dieses den Farbstoff bei Tinktionen nicht festhält, besteht es wohl vorwiegend aus Linin, dem nur wenige Nukleinkörnchen aufgelagert sind. Im Gerüst liegt ein großer Chromatinkörper, der zuweilen auch in zwei kleinere zerlegt ist. Daß er hauptsächlich aus Chromatin besteht, geht aus der Art seiner Färbung, nach einigem Forschen aber auch daraus hervor, daß seine Substanz bei der Kernteilung in Körnchen zerfällt und die Chromosomen liefert. Mit ihm ist noch eine zweite, nicht färbare Substanz verbunden, welche R. HERTWIG für Actinosphaerium nachgewiesen, Plastin genannt und der Grundsubstanz echter Nukleolen für gleichwertig erachtet hat. Ähnliche,

kugelige, große Chromatinkörper, in denen alle färbare Kernsubstanz konzentriert ist, kommen auch bei mehreren Arten niederer, einzelliger Organismen vor, bei Gregarinen, bei Actinosphaerium, Arcella, Flagellaten usw. Sie werden in der Protistenliteratur gewöhnlich als Karyosomen bezeichnet. Doch sind die Ansichten über sie noch sehr geteilt, ob sie Chromatin zur Bildung der Chromosomen liefern. HARTMANN (VIII 1921), K. BĚLAR (VIII 1921), v. WASELEWSKI u. KÜHN (VIII 1914) lassen die Karyosomen nur bei der Entstehung der achromatischen Kernfigur (vgl. Kap. VIII) beteiligt sein.

Die Struktur des ruhenden Kerns kann im Leben einer Zelle sehr tiefgreifende Veränderungen erfahren, die sich oft in einer streng gesetzmäßigen Weise und im Zusammenhang mit bestimmten Phasen der Zellentätigkeit einzustellen scheinen. Am leichtesten läßt sich diese Tatsache beim Studium der Entwicklung der Geschlechtszellen nachweisen. Es liegt hier ein Gebiet vor, auf welchem bei sorgfältiger und zielbewußter Durcharbeitung geeigneter Objekte noch eine reiche Ausbeute wichtiger Befunde und ein tieferer Einblick in die Funktion der einzelnen Kernsubstanzen zu erwarten ist.

Um die Formwandlungen an den Kernen der Samennutterzellen zu verfolgen, ist als Untersuchungsobjekt die Hodenröhre von *Ascaris megalocephala* zu empfehlen. Fig. 12 *A—D* zeigt uns die Kernstruktur in vier aufeinanderfolgenden Zeiten. In der Ursamenzelle (*A*) (Spermatogonie) enthält der Kern ein weitmaschiges Gerüst von Lini-fäden mit gleichmäßig verteilten feinen Chromatinkörnchen und einem einzigen runden Nucleolus. Die jüngsten Samennutterzellen (*B*) (Spermatocyten) haben membranlose Kerne mit einem dichten Chromatingerüst und einem ganz oberflächlich gelegenen, zur Scheibe abgeplatteten Nucleolus. Bei etwas älteren Zellen (*C*) ist daraus ein größerer bläschenförmiger Kern mit deutlich ausgeprägter Membran hervorgegangen. Im Safttraum spannen sich einzelne Lini-fäden aus. Das Chromatin ist in einem oder in zwei unregelmäßigen, aus Fädchen und Körnchen zusammengesetzten Klumpen und in einzelnen, davon ausgehenden Körnchenreihen angehäuft, zwischen denen ein mehr oder minder kugelig Nucleolus liegt. Aus diesem Zustand geht dann geraume Zeit vor der Teilung wieder das Chromatin in eine ausgesprochen fadige Anordnung über (*D*). (Umbildung in Chromosomen). In dem Lückenwerk des Gerüsts findet sich stets ein Nucleolus.

Eine noch größere Mannigfaltigkeit herrscht bei den Keimbläschen der Eier sowohl von verschiedenen Tieren, als auch von ein und demselben Tier im Verlaufe der Oogenese. Hervorgerufen wird sie namentlich durch die sehr wechselnde Form und Zahl der Nucleolen, die hier auch den Namen der Keimflecke oder *Maculae germinativae* führen. Nur einen oder zwei Keimflecke haben die Keimbläschen der Cölenteraten, Echinodermen, Würmer, Mollusken, vieler Arthropoden, Säugetiere usw. Im Echinodermenei (Fig. 23) z. B. liegt in einem groben Gerüst von

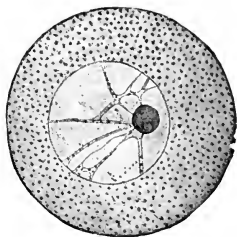


Fig. 23. Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinodermis. Das große Keimbläschen zeigt in einem Netzwerk von Fäden, dem Kernnetz, einen Keimfleck. O. HERTWIG, Entwicklungsgeschichte; Fig. 1.

Lininfäden nur ein großer glänzender, kugeliger, Kernkörper. Bei Säugetieren und anderen findet sich neben ihm noch eine geringere Anzahl kleinerer Kügelchen, die gewöhnlich als Nebennukleolen aufgeführt werden.

In den Riesenkeimbläschen, durch welche sich die großen, dotterreichen Eier der Fische, Amphibien und Reptilien auszeichnen, nimmt

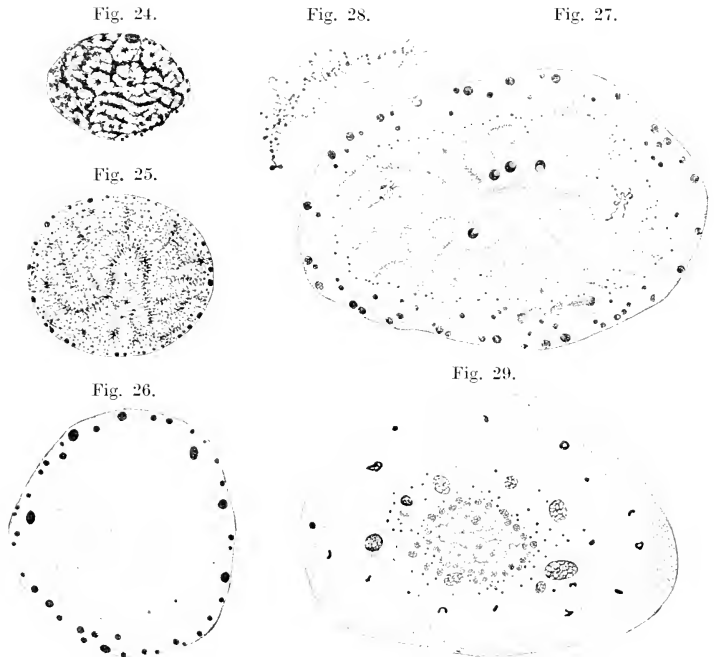


Fig. 24—26. Umwandlung des Keimbläschens des Tritoneies. Nach CARNOY und LEBRUN. Fig. 22 Eigröße 0,07 mm; Fig. 23 Eigröße 0,09 mm; Fig. 24 Eigröße 0,11 mm. Vergr. 600.

Fig. 27. Keimbläschen eines 0,8 mm großen Eies. Nucleoli wandern in das Zentrum. Vergr. 180. Nach CARNOY und LEBRUN. Von den jetzt deutlich darstellbaren chromatischen Fäden ist ein Stück, welches einer Flaschenbürste vergleichbar ist, daneben in Fig. 28 stärker vergrößert.

Fig. 29. Keimbläschen eines 0,1 mm großen Eies. Ansammlung der Nucleoli im Innern des Keimbläschens in einem Haufen. Nach CARNOY und LEBRUN.

die Zahl der Keimflecke während des Wachstums der Zelle außerordentlich zu und kann sich schließlich auf viele Hunderte belaufen. Auch ihre Lage verändert sich im Laufe der Entwicklung, wie es scheint nach einer bestimmten Regel. Während in jüngeren Eiern fast alle Keimflecke an der Oberfläche des Keimbläschens zu finden sind und seiner Membran in gleichmäßigen Abständen verteilt anliegen (Fig. 26), wandern sie später zum größten Teil ins Innere und häufen sich hier an einer

bestimmten Stelle entweder in einem größeren Hauto oder in einem Ringe an (Fig. 29).

Über den streng gesetzmäßigen Wechsel der Kernstruktur zu verschiedenen Zeiten der Eientwicklung haben uns BORN, CARNOY, LEBRUN u. a. bei Amphibien, KASTSCHENKO und RÜCKERT bei Selachiern Mitteilungen gemacht, die allerdings in wichtigen Punkten noch voneinander abweichen. Einige Stadien aus der Umwandlung des Keimbläschens eines Tritoneies geben uns die Figuren 24—29. Die kleinsten Keimbläschen (Fig. 24) zeigen ein enges Chromatingerüst mit wenigen Keimflecken. Im nächsten Stadium (Fig. 25) sind die Keimflecke an Zahl vermehrt und meistens der Kernmembran dicht angelagert; im Kernsaft sind zahlreiche gewundene Chromatinstränge anzutreffen. Diese werden an etwas älteren Eiern (Fig. 26) nach den Angaben von CARNOY aufgelöst, während sie nach BORN nur undeutlich und nicht mehr färbbar werden sollen. Nur die peripher gelegenen und an Zahl sehr vermehrten Nukleolen bilden nach CARNOY die einzigen geformten Bestandteile des Keimbläschens. Auf einem späteren Stadium (Fig. 27) ist ein Teil der noch zahlreicher gewordenen Nukleolen von der Peripherie in das Innere des Keimbläschens eingewandert; auch sind jetzt

Fig. 30.

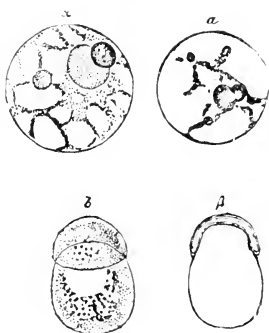


Fig. 30. Nach FLEMMING (Fig. E', S. 104). *a* Kern eines Eierstockeies von *Unio* frisch aus der Zelle getreten in Ovarialflüssigkeit. Zweibuckeliger Nucleolus. Geringe Teile des Kerngerüsts sichtbar. *a* Ein solcher Kern nach Zutreffen von Essigsäure 5 Proz. Gerüststränge sind aufgetreten, der größere blässere Teil des Hauptnucleolus und die Nebennucleolen sind im gleichen Grade gequollen und erblaßt; der kleinere Hauptteil des großen Nucleolus ist ebenfalls, aber schwächer, gequollen. *b* Nucleolus eines Eies von *Trichogonia* (*Dreissena*) polymorpha; der glänzende Hauptteil sitzt als Kappe auf dem größeren blässen.  $\beta$  Optisches Durchschnittsbild desselben, schematisch.

wieder viele Chromatinstränge nachweisbar, die aus einem feinen, in viele Windungen gelegten Faden bestehen und wegen ihres Aussehens einer Flaschenbürste verglichen worden sind (Fig. 28). Während BORN eine Identität dieser Stränge (Chromosomen) mit den auf früheren Stadien beobachteten annimmt, lassen sie CARNOY und LEBRUN aus dem Zerfall der nach innen wandernden Nukleolen neu entstehen. Diese sind nach Ansicht der belgischen Forscher chromatinhaltig, ja sie sollen alles Chromatin vorübergehend in sich aufnehmen während des Stadiums, auf welchem die Stränge im Keimbläschen geschwunden sind.

Wenn endlich zur Zeit der Eireife das Keimbläschen nach dem animalen Pol zu hinaufsteigt, haben fast alle Keimflecke, deren Zahl auf mehrere Hundert gestiegen ist, sich von der Kernmembran zurückgezogen (Fig. 29) und zu einem mehr oder minder zentral gelegenen Haufen vereint. Hier verlieren sie ihre Färbbarkeit, werden von vielen Vakuolen durchsetzt und erfahren einen Umbildungsprozeß, der schließlich zu ihrer völligen Auflösung führt. Währenddem ist in der Mitte des Haufens die erste Richtungsspindel entstanden mit den Chromosomen, über deren Herkunft BORN auf der einen Seite, CARNOY und

LEBRUN auf der anderen wieder verschiedene Ansichten vertreten, namentlich in der Frage, ob auch Bestandteile der Nukleolen an ihrer Bildung beteiligt sind.

In ihren chemischen Eigenschaften zeigen die Keimflecke von den elaten Nukleolen, die sich in den gewöhnlichen Kernfarbstoffen nicht tingieren (Plasmosomen), zuweilen Verschiedenheiten. So gibt es Keimflecke, die sehr deutlich aus verschiedenen Substanzen aufgebaut sind. Es ist dies Verhältnis zuerst durch LEYDIG bei lamellibranchiaten Mollusken beobachtet, dann durch FLEMING (III 1882) an demselben Objekt und von O. HERTWIG (III 1875—1878) noch in anderen Fällen genauer festgestellt worden. Wir lassen hier die Beschreibung des Tatbestandes, wie sie FLEMING gibt, folgen.

Bei *Cyelas Cornea* und bei Najaden findet sich ein Hauptnucleolus außer einigen wenigen Nukleolen im Keimbläschen (Fig. 30). „Der

Fig. 31.



Fig. 32.



erstere besteht aus zwei different beschaffenen Teilen: einem kleineren, der bedeutend stärker lichtbrechend und stärker tingierbar ist, und einem größeren, blasserem und schwächer chromatischen, der in Säure stärker quillt. Bei *Anodonta* hängen die beiden Teile zusammen, bei *Unio* sind sie vielfach nur miteinander in Berührung, oder liegen selbst getrennt. Die Nebennucleolen, die hier in den Balken des Kerngerüsts lagern, zeigen dieselbe Lichtbrechung, Quellbarkeit und Färb-

Fig. 31 und 32. Eierstocksei von *Unio batavus* (Fig. 31) und von *Limax maximus* (Fig. 32) mit Keimflecken aus zweierlei Substanzen. Nach OBST aus KORSCHOLT und HEIDER.

barkeit, wie der große Teil des Hauptnucleolus. Bei Wasserzusatz verschwindet der Hauptteil und die Nebennucleolen nebst den Gerüststrängen; es bleibt der kleinere, stark chromatische Teil des Hauptnucleolus, indem er dabei noch verschärft wird und etwas schrumpft und eine scharf abgesetzte Kontur bekommt. Zusatz von starker Essigsäure (5% oder mehr) läßt den größeren, blasserem Teil des Hauptnucleolus rasch aufquellen und verschwinden, während der kleine, glänzende zwar auch etwas quillt, aber erhalten bleibt.“ „Bei Anwendung von Kerntinktionen färbt sich zwar der starkbrechende Teil der Nucleolen besonders intensiv, aber in erheblichem Grade auch der andere Teil und die Nebennucleolen.“ „Solche Differenzierung der Hauptnucleolen in zwei Teile kommt bei Eizellen vieler Tiere vor. Bei *Dreissena polymorpha* ist der stark lichtbrechende und chromatische Teil als Hohlkappe um den blasserem herumgelagert.“ „Am jungen Eierstocksei der Lamellibranchiaten ist die Zweiteiligkeit des großen Kernkörpers noch nicht zu finden; sie bildet sich erst am reifen Ei heraus.

Eine gute Vorstellung von den aus zwei Substanzen zusammengesetzten Keimflecken geben auch die Figuren 31 und 32, das Eierstocksei von *Unio batavus* und von *Limax maximus*. Die Verschiedenheit in der stofflichen Zusammensetzung der beiden Nucleolenarten läßt sich durch geeignete Doppelfärbung, z. B. durch Boraxkarmin und durch nachfolgende Färbung mit Methylgrün oder Solidgrün, sehr schön zum Ausdruck bringen, wie Fig. 33, die Keimbläschen von einer Spinne (*A* und *B*), von *Unio* (*C*) und von *Limax* (*D*) lehren.

Es ist eine offene Frage, die von wenigen Forschern bejaht, von den meisten aber in Abrede gestellt wird, ob das Chromatin des Kerns mit der Substanz des Keimflecks bei einzelnen Tierarten zeitweilig verbunden auftritt. Wenn wir von den noch unsicheren, oben erwähnten Angaben CARNOYS und LEBRUNS absehen, so scheint uns das Keimbläschen von *Asterias glac.* einen Fall darzubieten, in welchem der Chromatingehalt des Keimflecks kaum anzuzweifeln ist. Wie O. HERTWIG schon vor 30 Jahren beobachtet hat, sondert sich die Masse des großen Keimflecks in zwei Substanzen (Fig. 34), von denen die eine als ein kleines

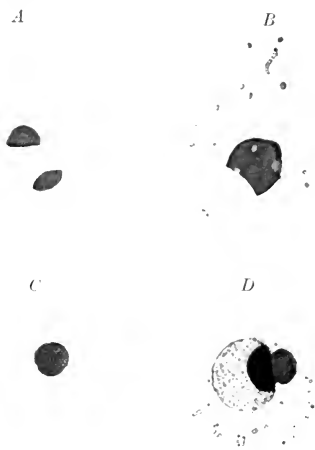


Fig. 33. Verschiedene Beispiele zusammengesetzter Nucleolen. Nach OBST. *A* und *B* *Epeira diademata*; *C* *Unio batavus*; *D* *Limax maximus*. Substanz des einen Nucleolus blau, des anderen rot.

Fig. 34.

Fig. 35.

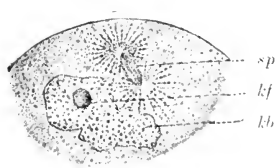
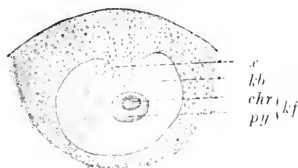


Fig. 34 und 35. Ausschnitte aus Eiern von *Asterias glacialis*. Nach HERTWIG. Sie zeigen die Rückbildung des Keimbläschens (*kb*).

In Fig. 34 beginnt das Keimbläschen (*kb*) zu schrumpfen, indem ein Protoplasmahöcker (*x*) mit einer Strahlung in sein Inneres eindringt und die Membran daselbst auflöst. Der Keimfleck (*kf*) ist deutlich in zwei Substanzen gesondert, von denen sich die innere (*chr*) stärker färbt.

In Fig. 35 ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in kleinen Resten vorhanden; in der Gegend des Protoplasmahöckers mit Strahlung in der Fig. 32 ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.

Kügelchen in eine Vakuole der anderen umfangreicheren Substanz eingeschlossen ist. An der Bildung der Richtungsspindel ist der Keimfleck in hervorragender Weise beteiligt, indem die eingeschlossene Substanz sich in Fädchen und Körnchen sondert, die sich von der anderen Substanz trennen und nach dem Ort der Spindelbildung hinwandern (Fig. 35). Wenn so der Inhalt der Vakuole des Keimflecks entleert ist, bleibt der Rest als leere Hülle zurück und wird allmählich im Protoplasma aufgelöst.

Diese Befunde, welche vielfach angezweifelt wurden, haben vor einigen Jahren durch HARTMANN eine vollständige Bestätigung gefunden; über allen Zweifel aber sind sie durch die Studien sichergestellt, in denen RETZIUS (III 1911) den Reifeprozess der Asterias Eier an Schnittserien mit Hilfe der Biondifärbung untersucht hat. Wie durch seine prächtvollen, in der Dreifachfärbung wiedergegebenen zahlreichen Figuren bewiesen wird, enthält der Nucleolus des Keimbläschens die für die Bildung der Polspindel bestimmte Chromatinsubstanz, welche an sie in Form einzelner Chromosomen abgegeben wird. „Durch die Biondifärbung“, bemerkt RETZIUS, „färben sich diese Chromosomen eben bei ihrem Anstreten aus dem rotviolettten Nucleolus intensiv grün und legen sich dann um die bei der Teilung der Zentralsphäre entstehende Spindel.“

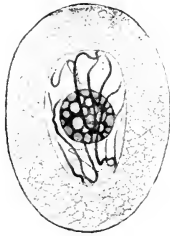


Fig. 36. Keimbläschen mit Keimfleck und Chromatinfäden im Ei von *Ophryotrocha puerilis*. Nach KORSCHÉLT aus KORSCHÉLT und HEIDER, Lehrb. d. vergleich. Entwicklungsgeschichte.

Die Befunde von *Asterias* würden sich somit an die oben (S. 41) erwähnten Angaben, die sich auf den Chromatingehalt der Kernkörper bei *Spirogyra*, *Actinosphaerium*, *Gregarinen* usw. beziehen, anreihen lassen. Daß übrigens das Chromatin sich zu einem einzigen kompakten und scheinbar homogenen Körper gewissermaßen konzentrieren kann, lehrt in unzweideutiger Weise der Zustand, welchen es im Samenkörper, z. B. bei *Ascaris*, annimmt, bei dem es ja auch in einen nucleolusartigen Körper, in ein kompaktes Kügelchen, umgewandelt ist (Fig. 17).

Die Nukleolen zeigen in den Kernen von Gewebszellen und Eiern eine wechselnde Form; meist sind sie rein kugelig, wenn sie vereinzelt auftreten; wo sie zahlreich vorkommen, können sie alle möglichen Formen annehmen und mit Fortsätzen und Lappen bedeckt sein, so daß sie einer kleinen Amöbe nicht unähnlich aussehen. Auch geben mehrere Forscher von ihnen an, bei der Untersuchung des lebenden Objektes amöboide Bewegungen beobachtet zu haben.

Häufig finden sich in der Substanz der Keimflecke kleine Vakuolen, die mit Flüssigkeit erfüllt sind (Fig. 36). Namentlich in dem plurinukleolären Keimbläschen, z. B. der Amphibien (CARSOY), werden sie einige Zeit vor der Auflösung der Keimflecke so zahlreich, daß ihre Substanz ein wabiges Aussehen gewinnt. Durch Verschmelzung mehrerer kann eine sehr große Vakuole entstehen. Wie BALBIANI an den Keimflecken der Eier von *Phalangium opilio* beobachtet hat, rücken die Vakuolen zeitweise dicht an die Oberfläche heran, entleeren ihren Inhalt durch Platzen und werden wieder durch neugebildete ersetzt.



Von mehreren Forschern wird angegeben, daß Nukleolen und Keimflecke sich durch Teilung vermehren können. ZIMMERMANN hält dies sogar für die Regel und ist daher zum Ausspruch „Omnis nucleolus e nucleolo“ veranlaßt worden. Hiergegen erhebt MONTGOMERY, der eine größere zusammenfassende Arbeit über Nukleolen veröffentlicht hat, wie es scheint mit Recht, mehrfache Bedenken. Denn auf der einen Seite ist ihre Vermehrung durch Teilung noch in keinem Fall vollkommen einwandfrei sichergestellt worden, auf der anderen Seite sprechen auch viele Erscheinungen dafür, daß ihre Entstehung durch Zusammenballen vorher zerstreuter kleinerer Teilchen erfolgen kann. So tauchen bei der Entstehung der Tochterkerne Nukleolen wieder neu im Kernsaft auf, von denen eine direkte Abstammung von einem Mutternucleolus direkt in Abrede gestellt werden muß. Und ebenso ist es durch nichts erwiesen, daß die Hunderte von Keimflecken im Keimbläschen der Fisch- und Amphibieneier durch Teilung eines ursprünglich einzigen entstanden sind.

In einigen Fällen ist eine Verschmelzung mehrerer kleinerer zu einem einzigen größeren Nucleolus beobachtet worden. Am sichersten ist wohl die Angabe von E. ZACHARIAS, der in lebenden, sich teilenden Zellen von *Chara* in jedem Tochterkern vier Nukleolen beschreibt, die in fünf Stunden zu einem einzigen verschmolzen waren.

Auffallend und sehr bemerkenswert ist die außerordentlich starke Zunahme der Nucleolarsubstanz in allen Zellen, die rasch wachsen und sich in einem lebhaften Stoffumsatz befinden, wie in den Eiern zur Zeit der Dotterbildung und in großen Drüsenzellen mit reichlicher Sekretbildung. Nicht selten werden auch von derartigen Objekten Angaben von einem Austritt von Nucleolarsubstanz aus dem Kern in den Dotter oder das Plasma der Drüsenzelle (MONTGOMERY) gemacht, aber von anderer Seite wieder angezweifelt. Wegen ihrer sehr wahrscheinlichen Beteiligung am Stoffumsatz der Zelle ist die Nucleolarsubstanz schon dem Makronucleus oder Stoffwechselkern der Infusorien verglichen worden (HENNEGUY, GOLDSCHMIDT u. a.). Beide stimmen ja nicht nur in ihren mikrochemischen und färberischen Reaktionen, sondern auch darin überein, daß sie in bestimmten Perioden in Stücke zerfallen und aufgelöst werden, um dann sich wieder neu zu bilden.

Über die Rolle, welche die Nukleolen im Leben der Kerne spielen, läßt sich zurzeit noch nichts sicheres aussagen; wir wissen hierüber viel weniger als über das Chromatin. Zwei entgegengesetzte Ansichten machen sich noch geltend. Nach der einen sind die Nukleolen Organoide des Kerns und der Zelle mit einer besonderen, wenn auch wenig bekannten Funktion; nach der anderen Ansicht (HAECKER, HEIDENHAIN, ARTH. MEYER usw.) sind sie Stoffwechselprodukte der Zelle ohne Eigenleben und werden daher von ARTH. MEYER in seiner ausführlichen Besprechung pflanzlicher und tierischer Nukleolen (1920, S. 189—245) in die von ihm aufgestellte Gruppe der „ergastischen Gebilde“ der Zelle gerechnet. Hierüber vgl. man den dritten Abschnitt dieses Kapitels. Mit dem Verhalten der Nukleolen bei der Zellteilung, mit ihrem Zerfall in kleine Stücke und ihrer Auflösung im Protoplasma wird sich später das Kapitel über Karyokinese noch besonders beschäftigen.

## Gibt es kernlose Elementarorganismen?

An die Beschreibung der chemischen und morphologischen Eigenschaften des Kerns läßt sich noch die wichtige Frage knüpfen, ob der Kern ein unentbehrlicher Bestandteil jeder Zelle ist. Gibt es kernlose Elementarorganismen? — Noch vor einigen Jahrzehnten war man mit einer Antwort nicht verlegen. Da man infolge der Mangelhaftigkeit der älteren Untersuchungsmethoden bei vielen niederen Organismen keine Kerne gefunden hatte, nahm man die Existenz von zwei verschiedenen Arten von Elementarteilen an, von einfacheren, die nur aus einem Klümpchen von Protoplasma bestehen, und von zusammengesetzteren,

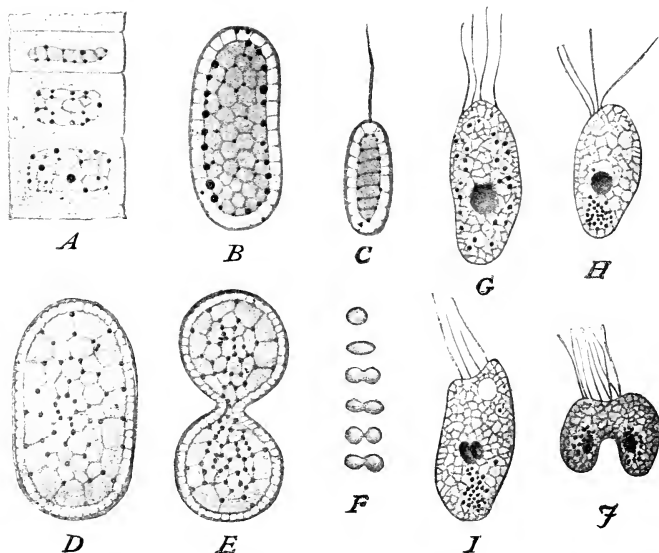


Fig. 37. Einige Formen von Cyanophyceen, Bakterien und Flagellaten, welche den sogenannten zerstreuten Kern zeigen. *A* Oscillaria. *B* Chromatium. *C* Bacterium lineola. *D* Achromatium. *E* dasselbe in Teilung. *F* Teilungsfolge der Chromatigranula. *G–J* Tetramitus und dessen Teilung. *A–C* nach BÜTSLI; *D–F* nach SCHEWIAKOFF; *G–J* nach CALKINS. Nach WILSON aus HEIDENHAIN.

die in ihrem Innern noch als besonderes Organ den Kern entwickelt haben. Die einen bezeichnete HAECKEL (I 1870, III 1866) als Cytoden und ihre einfachsten, einzellebenden Formen als Moneren, die anderen als Cellulae oder Cyten. Seitdem aber hat sich der Stand der Frage wesentlich verändert.

Dank den verbesserten optischen Hilfsmitteln und den vervollkommenen Färbungsmethoden ist die Existenz von Organismen ohne Kern sehr in Frage gestellt. Bei sehr vielen niederen Pflanzen (Algen, Pilzen) und bei Protozoen, Vampyrellen, Polythalamien, Myxomyceten, die früher allgemein als Beweisobjekte für das Fehlen des Kerns gegolten hatten, gelingt es mit leichter Mühe, Kerne nachzuweisen. Nach-

dem auch bei der reifen Eizelle der Kern gefunden worden ist (O. HERTWIG III 1875), können wir sagen, daß im gesamten Tierreich kein Fall von kernlosen Zellen existiert. Man wird uns vielleicht die roten Blutkörperchen der Säugetiere entgegenhalten. Freilich fehlt bei ihnen ein Kern, es fehlt ihnen aber ebensogut auch das Protoplasma, und es läßt sich mit guten Gründen die Ansicht verfechten, daß die Blutscheiben der Säugetiere nicht mehr den Wert von Elementarorganismen besitzen, sondern nur die Umwandlungs- oder Bildungsprodukte ehemals vorhandener kernhaltiger Zellen (Hämatoblasten) sind.

Eine Zuflucht findet jetzt die Lehre von der Kernlosigkeit nur noch bei den Mikroorganismen, bei den Bakterien und verwandten Formen, bei denen wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit die Unterscheidung von Protoplasma und Kernsubstanz auf Schwierigkeiten stößt. Von einigen Botanikern ist namentlich *Beggiatoa* als ein Objekt aufgeführt worden, bei dem es auch mit den modernsten Methoden nicht möglich gewesen ist, einem Kern vergleichbare Bestandteile nachzuweisen. Diesen Angaben stehen indessen die an anderen Objekten mit besserem Erfolg ausgeführten Untersuchungen von BÜTSCHLI, ZACHARIAS, SCHEWIAKOFF und CALKINS gegenüber, welche zwar keinen typischen, bläschenförmigen Kern, aber doch ein Äquivalent für ihn auffinden konnten. Als solches deutet BÜTSCHLI (III 1890) bei *Oscillaria* (A), bei *Chromatium* (B) und *Bacterium lineola* (C) einen membranlosen Körper (Fig. 37 A, B, C), welcher bei der Verdauung durch Magensaft nicht aufgelöst wird, einzelne in Farbstoff sich intensiv färbende Körnchen (wahrscheinlich Chromatinkörnchen) beherbergt und nur von einer dünnen Hülle von Protoplasma noch umgeben ist. BÜTSCHLIS Ansichten werden im allgemeinen von ZACHARIAS (III 1890), SCHEWIAKOFF (III 1893) und CALKINS geteilt. SCHEWIAKOFF beobachtete auch im Körper von *Achromatium* (Fig. 37 D) zerstreute, stark färbbare Körner, welche er als Chromatin deutet, und von denen er angibt, daß er sie durch Teilung sich hat vermehren sehen. Ähnliche zerstreute Chromatingranula hat CALKINS von *Tetramitus* (Fig. 37 G—I) beschrieben. Für derartige den bläschenförmigen Kern von pflanzlichen und tierischen Zellen ersetzende Äquivalente ist die Bezeichnung „verteilter oder zerstreuter Kern“ (distributed or scattered nucleus) von WILSON (I 1900) gebraucht worden.

Wer diese Angaben nicht als beweisend anerkennen will, wird zugeben müssen, daß die Annahme, welche die Mikroorganismen ganz oder vorzugsweise aus Kernsubstanz bestehen läßt, wenigstens ebensoviel, wenn nicht mehr, für sich hat, als die Annahme, sie seien nur kleinste, einfache Protoplasma Klümpchen. Dem für die erste Annahme fällt ihre außerordentliche Neigung, Farbstoffe in sich aufzunehmen, sehr in die Wagschale, sowie der Umstand, daß man bei der chemischen Analyse von Bakterienmassen viel Nuklein erhält.

### Die Zentralkörperchen (Zentriolen) der Zelle.

Häufig findet sich neben dem Kern im Protoplasma sehr vieler Zellen ein außerordentlich winziges, aber durch seine Funktion sehr wichtiges Gebilde, das Zentralkörperchen oder Zentriol (Fig. 38—44). Am frühesten ist es bei der Zellteilung, bei deren Darstellung es uns in späteren Kapiteln wieder beschäftigen wird, beobachtet worden, da es schon 1876 von O. HERTWIG (III 1875) und wenige Jahre später von FOE (VIII 1879) im

Echinodermenei beschrieben und abgebildet worden ist. Hier zieht es schon dadurch die Aufmerksamkeit auf sich, daß es den Mittelpunkt für eigentümliche Strahlungsfiguren und überhaupt einen Mittelpunkt in der Zelle bildet, um welchen die verschiedensten Zellbestandteile gewissermaßen zentriert sind. Bald darauf wurde es von VAN BENEDEN (VIII 1883) durch eine besondere Färbemethode gegen seine Umgebung schärfer differenziert und als eigenartiger Bestandteil der Kernteilungsfigur zur Geltung gebracht, zugleich aber auch die Hypothese ausgesprochen, daß die Zentralkörperchen ebenso wie die Kerne permanente Organe der Zellen seien und sich jederzeit im Protoplasma als selbständige Gebilde vorfinden müßten.

In seiner Größe steht das Zentralkörperchen an der Grenze des eben Sichtbaren und bleibt häufig unter dem Durchmesser kleinster Mikroorganismen zurück. Es scheint stofflich aus derselben Substanz wie das Mittelstück der Samenfäden zu bestehen, zu welchem sich übrigens auch beim

Fig. 38.

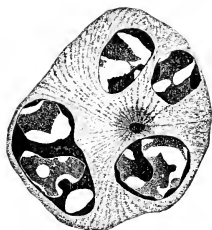


Fig. 39.

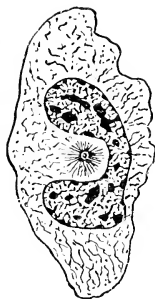


Fig. 38. Leukocyt von Salamandra mit Zentrosom und Sphäre. Vergr. 2500. (Sublimat, Eisenhämatoxylin). Nach HEIDENHAIN.

Fig. 39. Leukocyt aus dem Peritoneum einer Salamanderlarve. Der Zentralkörper in der strahligen Sphäre ist zur Verdeutlichung des Zinkdrucks von einem hellen Ring umgeben dargestellt, welcher in natura fortzudenken ist. Nach FLEMMING Fig. 5.

Befruchtungsprozeß genetische Beziehungen ergeben (siehe Kap. X). Bei den gewöhnlichen Kernfärbemethoden nimmt es keinen Farbstoff auf, läßt sich aber bei geeignetem Verfahren, namentlich durch saure Anilinfarben, wie Säurefuchsin, Safranin, Orange, besonders aber durch HEIDENHAIN'S Hämatoxylin, dessen man sich jetzt zu seinem Nachweis am häufigsten bedient, gut tingieren.

Das Zentralkörperchen ist gewöhnlich noch von einer homogenen Substanz umgeben, die sich vom übrigen Protoplasmakörper bald mehr bald weniger absetzt und von BOVERI als Zentroplasma unterschieden worden ist. Wenn dieses sich gegen seine Umgebung besser abgrenzen läßt, kommt nach der Terminologie von BOVERI ein Zentrosom zustande, das ist ein kleines Kügelchen, in dessen Mitte noch ein oder zwei allergeringste Kügelchen, die Zentriolen, eingeschlossen sind. Zu gewissen Zeiten, namentlich aber im Verlauf der Zellteilung, beginnt sich um das Zentralkörperchen das Protoplasma in Strahlen anzuordnen und eine Astrosphäre, eine protoplasmatische Strahlen- oder Sternfigur, zu bilden. Unter diesen Umständen ist das Zentriol in der Zelle auch ohne Anwendung von Färbemitteln nachweisbar, während es, wenn weder Strahlung noch Sphäre vorhanden sind, mit anderen Körnchen des Zellinhalts leicht verwechselt oder von ihnen überhaupt nicht unterschieden werden

samm. Sehr häufig ist es, daß in der ruhenden Zelle zwei Zentriolen dicht nebeneinander in einem gemeinsamen Zentroplasma beobachtet werden.

Im Gebrauch des Wortes Zentrosom ist in der Literatur eine recht unangenehme Verwirrung eingerissen, welche das gegenseitige Verständnis erschwert. BOVERI, welcher den Namen zuerst gebildet hat, bezeichnete mit ihm in seinen *Ascaris*-Untersuchungen das sich gegen seine Umgebung schärfer abgrenzende Zentroplasma und das in ihm eingeschlossene zentrale Korn als sein Zentriol. Als man nun später auch in tierischen Gewebszellen, sowohl während der Teilung als auch in der Ruhe kleinste Körnchen durch besondere Färbemethoden als Mittelpunkte von Strahlenfiguren nachzuweisen vermochte, nannte man sie ebenfalls nach der von BOVERI eingeführten Terminologie Zentrosomen. Wie indessen mit Recht FLEMMING, MEVES u. a. hervorgehoben haben, entsprechen letztere Gebilde nicht den vielfach größeren Zentrosomen BOVERIS im *Ascaris*, sondern den in ihnen eingeschlossenen Zentriolen. Man dürfte daher, streng genommen, bei Gewebszellen und ihren Teilungsfiguren nur von Zentriolen reden.

Fig. 40

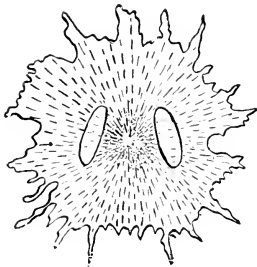


Fig. 41.

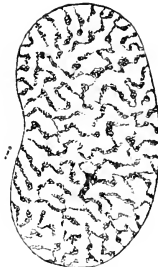


Fig. 42.



Fig. 40. Pigmentzelle des Hechts mit zwei Kernen und einem Zentralkörperchen (Zentriol) in einer Strahlensphäre. Nach SOLGER.

Fig. 41. Kern einer Endothelzelle des Peritoneums einer Salamanderlarve mit in der Nähe gelegenen Zentralkörperchen (Zentriolen). Nach FLEMMING Fig. 2..

Fig. 42. Kern einer Bindegewebszelle des Peritoneums einer Salamanderlarve mit in der Nähe gelegenen Zentralkörperchen (Zentriolen). Nach FLEMMING Fig. 4.

Das ist nun aber nicht geschehen, sondern man hat gewöhnlich die im Mittelpunkt einer Strahlung gelegenen kleinsten Körnchen, die mit den oben erwähnten Färbemethoden sichtbar gemacht werden können, Zentrosomen genannt. So bemerkt WILSON in seinem Buch über die Zelle: „Lastly, we must recognize the justice of the view urged by KOSTANECKI, GRIFFIN, MEAD, LILLIE, COE and others, that the term centrosome should be applied to the central granule and not to the sphere surrounding it (medullary zone), despite the fact, that historically the word was first applied by BOVERI to the latter structure. The obvious interpretation is that the central granule is the only structure that should be called a centrosome, the surrounding sphere being a part of the aster, or rather of the attraction sphere.“ Im Sinne von WILSON hat auch O. HERTWIG in den zwei ersten Auflagen seiner allgemeinen Biologie den Namen „Zentrosom“ gebraucht. Da nun aber HEIDENHAIN in seinem großen, 1907 erschienenen Werk „Plasma und Zelle“ dafür plädiert, das Wort „Zentrosom“ nur im Sinne seines Urhebers zu gebrauchen und die kleinsten färbbaren Zentralkörperchen

„Zentriolen“ zu nennen, so hat er sich von der 3. Auflage an diesen Vorschlag angeschlossen, um aus der Verwirrung in der Nomenklatur herauszukommen und zu einer einheitlichen Namengebung zu gelangen. Nur in diesem Sinne werden wir im folgenden von Zentrosomen, Zentrosphären und Zentrenstrahlung (Aster) oder strahliger Anordnung des Protoplasmas, von Zentriolen oder Zentralkörperchen, reden.

Wenn wir von der Zellteilung und dem Befruchtungsprozeß absehen, über welche spätere Abschnitte handeln, so ist das Zentralkörperchen (Centriol) zuerst in Lymphzellen (FLEMMING III 1881, 1891\* und HEIDENHAIN III 1892), in Pigmentzellen des Hechts (SOLGER III 1891), in sehr flachen Epithel-, Endothel- und Bindegewebszellen von Salamandarlaven (FLEMMING) aufgefunden worden.

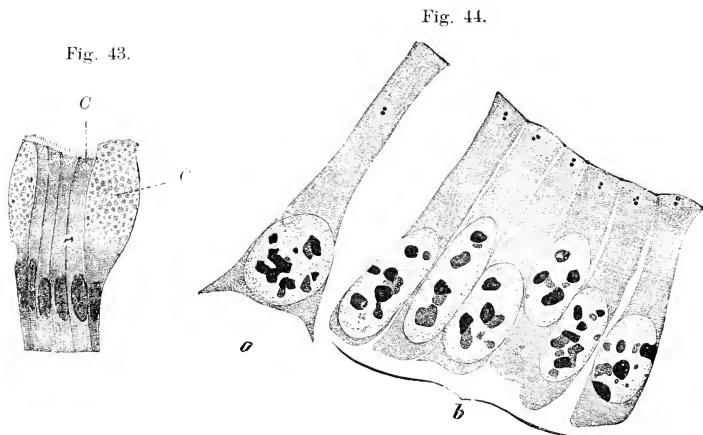


Fig. 43. Darmepithel aus dem Colon des Menschen. Nach ZIMMERMANN. C Zentren. Aus SCHNEIDER, Lehrb. d. vergl. Histologie.

Fig. 44. Urvirbelzellen von ca. 4tägigem Entenembryo mit zwei Zentriolen. Aus M. HEIDENHAIN.

In Lymphzellen kommt meist nur ein einziges Zentralkörperchen vor (Fig. 38), es ist außer der Färbung noch dadurch kenntlich gemacht, daß das Protoplasma in seiner nächsten Umgebung ein deutlich strahliges Gefüge zeigt und die später uns noch öfters beschäftigende Strahlensphäre oder Astrosphäre bildet. Das Zentralkörperchen liegt zuweilen in einer Einbuchtung des Kerns (Fig. 39) oder, wenn dieser in mehrere Stücke zerfallen ist, was bei den Lymphzellen häufig geschieht, bald zwischen ihnen an dieser oder jener Stelle des Protoplasma-körpers (Fig. 38). — Bei Pigmentzellen (Fig. 40) hat SOLGER (III 1891) nur die Astrosphäre als eine helle Stelle zwischen den strahlig angeordneten Pigmentkörnchen gesehen und daraus auf die Anwesenheit eines Zentralkörperchens geschlossen. — In den Epithelien der Lunge, in Endothel- und Bindegewebszellen des Bauchfells von Salamandarlaven (Fig. 41 und 42) fand FLEMMING anstatt eines einzigen fast stets zwei dicht zusammengelegene Zentralkörperchen, entweder in großer

Nähe des im Ruhezustand befindlichen Kerns oder sogar in einer Delle desselben in unmittelbarer Nachbarschaft der Kernmembran. Eine Zen-

Fig. 46.

Fig. 45.



Fig. 45. Zwei Zellen aus dem Kloakenepithel von *Salpa punctata*, von der Fläche gesehen, mit sichelförmigem Kern. Die Sphäre ist strahlig und enthält zwei Zentriolen. Nach BALLOWITZ.

Fig. 46. Spermatozyte I. Ordnung von *Myxine*. Nach Schreiner. Die beiden stäbchenförmigen Zentriolen sind auffälligerweise gekreuzt. Aus HEIDENHAIN 1907

trospäre war in diesen Fällen meist nicht nachweisbar; zuweilen waren die beiden Zentralkörperchen, anstatt sich fest zu berühren, ein wenig auseinandergerückt, und war dann der erste Anfang einer Spindelbildung (Zentrosedrose) zwischen ihnen wahrzunehmen.

Seit den ersten grundlegenden Beobachtungen sind Zentralkörperchen von Jahr zu Jahr häufiger bald in dieser, bald in jener Zellart nachgewiesen worden, sowohl bei Wirbeltieren als bei Wirbellosen: so von ZIMMERMANN in den verschiedenen Gewebszellen des Menschen (Fig. 43); von HEIDENHAIN und COHN in den Embryonalzellen von jungen Entenembryonen der ersten Bebrütungsstade (Fig. 44), von BALLOWITZ in Epithelzellen von Salpen (Fig. 45) und in den Endothelien der Descemetischen Membran, von LENHOSSEK in Ganglienzellen des Frosches, von RATH in Drüsenzellen bei Crustaceen, von GURWITSCH und WINI WATER in jungen Ovarialeiern bei Säugetieren usw.

Während die Zentriolen gewöhnlich runde Kügelchen sind, nehmen sie in manchen Tiergruppen die Form kurzer Stäbchen an. So sind Zentralstäbchen

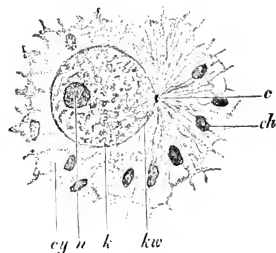


Fig. 47. Ein Zellkern und das ihm zunächst umgebende Protoplasma aus einer Zelle der Keimpflanze der braunen Meeresalge *Fuens serratus*. *k* Zellkern; *kw* Kernwandung; *u* Kernkörperchen; *c* Zentriol; *ch* Chromatophoren. Vergr. ca. 1000.

in den Spermatoocyten von Insekten, sowohl von Lepidopteren als auch von mehreren Coleopteren, ferner auch in den Samenzellen von Vögeln und von Myxine (Fig 46) durch mehrere Forscher nachgewiesen worden. Wenn zwei durch Teilung entstandene Stäbchen vorhanden sind, können sie zusammen die Äste eines Hakens bilden oder kreuzweise übereinander gelagert sein wie bei Myxine (Fig. 46).

Auf der anderen Seite sind die Versuche, Zentralkörperchen nachzuweisen, bei manchen Zellen und bei manchen Tierarten vergebliche gewesen. Auch bei den phanerogamen Pflanzen hat man nach ihnen während der Ruhe des Kerns und selbst auf dem Spindelstadium der Karyokinese bis jetzt umsonst gesucht. Dagegen ist ihr Nachweis in den Zellen niederer Kryptogamen gelungen, z. B. bei der braunen Meeresalge, *Fucus serratus* (Fig. 47). Hier ist das Zentriol, von einer Protoplasmastrahlung umgeben, dem Zellkern dicht angeschmiegt.

Das große Interesse, welches von den Histologen dem Zentralkörperchen entgegengebracht wird, ist zum großen Teil mit dadurch geweckt worden, daß bei seiner Entdeckung im *Ascarisei* ED. VAN BENEDEEN und

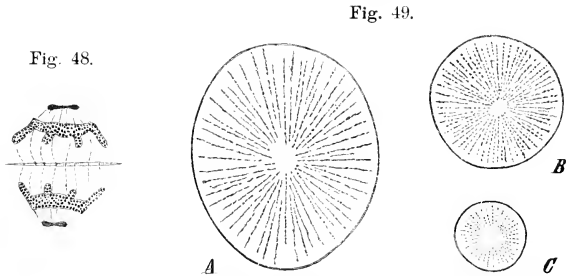


Fig. 48.

Fig. 49.

Fig. 48. Zwei Tochterkerne mit lappigen Fortsätzen aus dem Ei von *Ascaris megalocephala*. Die beiden Zentralkörperchen vermehren sich durch Selbstteilung. Nach VAN BENEDEEN und NEYT.

Fig. 49. Strahlungsfiguren aus kernlosen Bruchstücken des Eies von *Toxopneustes*, hervorgerufen durch Behandlung mit  $MgCl_2$ . Nach WILSON aus HEDENHAIN.

BOVERI die Hypothese aufgestellt haben, es sei wahrscheinlich das Gebilde gleich dem Kern ein konstantes Organ jeder Zelle und müsse sich daher wohl stets im Protoplasma neben dem Kern eingebettet finden. Zugunsten ihrer Ansicht machten sie geltend, daß die Zentralkörperchen sich durch Teilung vermehren, was sie beide unabhängig voneinander und ziemlich gleichzeitig hatten beobachten können. Nach ihrem Vorgang ist es in der Tat auch anderen Forschern häufig gelungen, am leichtesten auf gewissen Stadien der Karyokinese, eine Vermehrung des Zentralkörperchens auf dem Wege der Selbstteilung festzustellen (Fig. 48). Wie auch O. HERTWIG beim Studium der Spermio-genese von *Ascaris* Schritt für Schritt verfolgen konnte, streckt sich das Zentriol innerhalb der Sphäre, wird darauf bisquitförmig, die verdickten Enden rücken auseinander, der Verbindungsfaden reißt ein. Infolgedessen werden dann die Tochterzentriolen in einer gemeinsamen Hülle nebeneinander vorgefunden und liefern bei einer nachfolgenden Karyokinese wieder die Zentriolen an den entgegengesetzten Polen der entstehenden Spindel. Zugunsten der Hypo-



these von VAN BENEDEK und BOVERI spricht zweitens der Umstand, daß beim Befruchtungsprozeß durch den Samenkörper ein Zentralkörperchen in das Ei eingeführt wird und durch seine Teilung die Zentriolen der ersten Spindel liefert, von welchen sich wieder die Zentriolen bei allen späteren Kernteilungen der Embryonalzellen herleiten.

Vor Jahren wurde von O. HERTWIG die Vermutung ausgesprochen, daß in manchen Fällen und unter gewissen Verhältnissen die Zentriolen auch im Kern eingeschlossen sind und bei der Karyokinese in das Protoplasma übertreten. Indessen wird auf die Beobachtungen, die in dieser Richtung gemacht worden sind, besser erst in dem Kapitel über die Teilung der Zelle näher eingegangen werden.

Gegen die Hypothese, daß die Zentralkörperchen permanente Zellorgane wie der Kern sind und **nur** durch Teilung aus bereits vorhandenen Zentriolen entstehen können, haben MORGAN und WILSON gewichtige Einwände erhoben. Dadurch, daß sie unbefruchtete Eier von Seeigeln mit einem Gemisch gleicher Volumina von 12-proz. Lösung von Magnesiumchlorid und von Seewasser für einige Zeit behandelten und dann in reines Seewasser zurückbrachten, konnten sie nicht nur in der Umgebung des Eikerns, sondern auch an vielen Stellen des Dotters Strahlenfiguren hervorrufen, in deren Mitte sich ein färbbares Korn nachweisen ließ. Derartige Cytaster, wie sie WILSON nennt, entwickeln sich bei der angegebenen Behandlungsweise auch in abgesprengten Eistücken, die nur aus kernlosem Protoplasma bestehen (Fig. 49). Daß das in der Strahlung eingeschlossene, sich bei geeigneter Methode gut färbende Korn ein Zentriol ist, hält WILSON durch die von ihm beobachtete Teilfähigkeit für bewiesen. Er konnte nämlich feststellen, daß es die oben für Zentriolenteilung beschriebenen Veränderungen sowohl in ganzen Eiern als in Bruchstücken derselben nach Behandlung mit Magnesiumchlorid erfährt, und daß sich so aus einem Cytaster deren zwei und mehr hervorbilden können. Also können unter gewissen Bedingungen im Eiplasma — so folgern MORGAN und WILSON aus den von ihnen entdeckten Tatsachen — Zentriolen neu erzeugt werden.

Während auch BOVERI diesen Beweis durch WILSONS Entdeckung für erbracht hält, will MEVES an der Möglichkeit festhalten, daß durch den Reiz der Salzlösung eine Vermehrung oder Zerlegung der beiden Zentriolen des Eies zustande kommt, und daß die zahlreichen, auf diese Weise entstandenen Tochtergebilde sich im Protoplasma verteilen und mit Strahlungen umgeben. Auch wenn in einem abgesprengten, kernlosen Eifragmente Zentriolen gefunden werden, hält er an der Möglichkeit fest, daß sie doch von einem Zentriol des Eies abstammen, das in das Bruchstück mit hineingeraten war.

Daß in der Lehre von den Zentralkörperchen noch vieles unsicher ist, kann nicht wundernehmen, wenn man die außerordentliche Kleinheit der Gebilde, um die es sich handelt, berücksichtigt. Man vergleiche hierzu auch die Abschnitte 1. über die Organoide des Protoplasma (Chromatophoren der Pflanzenzelle, Granula, Mitochondrien usw., in Kap. IV), 2. über die Basalkörperchen der Flimmerzellen (Kap. V), 3. über das Zentralkörperchen des Samenfadens (Kap. X 1 A) und 4. über die Rolle der Zentriolen bei der Kern- und Zellteilung (Kap. VIII).

### Hypothesen über die Elementarstruktur der Zelle.

In den vorausgegangenen Abschnitten haben wir uns mit der Organisation der Zelle, ihres Protoplasmas und ihres Kerns, soweit sie uns durch chemisch-physikalische und mikroskopische Untersuchung sichtbar gemacht werden kann, beschäftigt. Gleichwohl werden wir sagen müssen, daß wir noch weit von dem Ziele entfernt sind, uns einen ähnlichen Einblick in den gesetzmäßigen Aufbau der Lebewesen zu verschaffen, wie es den Chemikern mit ihrer Lehre von den Strukturformeln chemischer Körper möglich ist. Wenn wir uns vergegenwärtigen, daß der nur mikroskopisch sichtbare Samenfaden unzählige komplizierte Eigenschaften des Vaters auf das Ei überträgt, und daß er auch bei der allerstärksten Vergrößerung uns wie eine homogene Substanz erscheint, die bei einem Tiere ebenso wie beim anderen aussieht, wenn wir uns weiter vergegenwärtigen, daß diese scheinbar gleichartige Substanz im Laufe der Entwicklung, in welcher die im Ei und Samenfaden latenten Anlagen allmählich erst offenbar werden, die allerverschiedensten Wirkungen ausübt, dann muß sich uns der Schluß aufdrängen, daß hier Organisationsverhältnisse vorliegen, in die wir mit dem Hilfsmittel auch unserer allerbesten Mikroskope überhaupt nicht einzudringen vermögen.

Wo die Kraft des leiblichen Auges versagt, sucht der Forscher durch Hypothesen das Verborgene verständlicher zu machen. Wie der Chemiker auf Grundlage der Atomtheorie eine Strukturchemie aufgebaut und dadurch die verschiedensten Vorgänge auf chemischem Gebiete für uns verständlicher gemacht hat, so haben auch biologische Forscher sich eine Vorstellung von einer noch jenseits des mikroskopischen Gebietes gelegenen elementaren Organisation der Zelle zu bilden versucht. Von den verschiedenen Hypothesen verdienen zwei unsere Beachtung, die Mizellarhypothese von NÄGELI und die Hypothese vom Aufbau der Zelle aus elementaren, ultramikroskopischen Lebenseinheiten, Bioblasten.

#### 1. Die Mizellarhypothese von NÄGELI (I 1884).

mag hier eine kurze Darstellung finden, welche sie schon allein wegen ihrer streng logischen Durchführung verdient.

Ausgehend von der Lehre GRAHAMS, nach welcher alle chemischen Stoffe sich in die beiden Gruppen der Kristalloide und der Kolloide einteilen lassen, und daß alle organisierten Körper sich durch Quellbarkeit auszeichnen (vgl. Kapl II, Chemische und chemisch-physikalische Analyse der Zelle), sucht NÄGELI die eigentümlichen Eigenschaften der lebenden Körper aus den Eigentümlichkeiten ihrer molekularen Organisation zu erklären. Wie Atome sich zu Molekülen verbinden, und so eine große Verschiedenheit chemischer Stoffe erzeugen, so läßt er, damit die komplizierten Eigenschaften der organisierten Körper zustande kommen, Gruppen von Molekülen zu noch höheren Einheiten, den Mizellen, zusammentreten. Im Verhältnis zum Molekül besitzt das Mizell eine beträchtlichere, wenn auch jenseits der Grenze mikroskopischer Wahrnehmung liegende Größe, und kann nicht bloß aus Hunderten, sondern aus vielen Tausenden von Molekülen aufgebaut sein.

NÄGELI schreibt den Mizellen einen kristallinischen Bau zu, gestützt auf die Erscheinungen der Doppelbrechung, welche viele organisierte Körper, Zellulosemembran, Stärke, Muskelsubstanz, selbst das Protoplasma im polarisierten Licht darbieten. Dabei kann ihre äußere

Gestalt alle möglichen Formen zeigen, wie auch ihre Größe eine sehr verschiedene sein wird.

Die Mizellen üben eine Anziehung sowohl auf das Wasser, als auch aufeinander aus, woraus die Quellungserscheinungen zu erklären sind. In einem trockenen, organisierten Körper liegen die Mizellen dicht aneinander, nur durch geringe Wasserhüllen getrennt; diese vergrößern sich beträchtlich bei der Imbibition, indem zunächst zwischen Wasser und Mizellen stärkere Anziehungskräfte wirksam sind als zwischen den Mizellen untereinander. Diese werden durch das eindringende Wasser wie durch einen Keil auseinander getrieben. „Zu einer Lösung kommt es aber im organisierten Körper nicht, weil die Anziehungskraft zum Wasser mit der Entfernung in einem schnelleren Verhältnis abnimmt, als die Anziehungskraft der Mizellen untereinander, und so, nachdem die Wasserhüllen eine gewisse Mächtigkeit erlangten, ein Gleichgewichtszustand, die Grenze der Quellung, erreicht wird.“

Wenn trotzdem durch geeignete Verfahren der Zusammenhang zwischen den Mizellen ganz aufgehoben wird, so erhält man eine Mizellarlösung. Dieselbe erscheint matt und opaleszierend, ein Beweis, daß das Licht ungleich gebrochen wird. NÄGELI vergleicht sie mit den schleimigen, opaleszierenden Massen, welche Spaltpilze durch Aneinanderlagerung erzeugen.

Die Unterschiede, die GRAHAM zwischen Lösungen kristalloider und kolloider Substanzen aufgestellt hat, beruhen nach NÄGELI darauf, daß bei jenen zwischen den Wasserteilchen vereinzelte Moleküle, bei diesen aber kristallinische Molekülgruppen, die Mizellen, verteilt sind. Die einen sind also Molekular-, die anderen Mizellarlösungen (Lösungen von Eiweiß, Leim, Gummi usw.). Die Mizellen selbst setzen dem Zerfallen in Moleküle einen größeren Widerstand entgegen. Gewöhnlich ist dieser Zerfall mit chemischen Umwandlungen verbunden. So kann Stärke durch Umsetzung in Zucker in eine Molekularlösung übergeführt werden, desgleichen Albuminate und leimgebende Substanzen, wenn sie sich in Peptone umwandeln.

In den organisierten Körpern sind die Mizellen zu regelmäßigen Verbänden vereinigt. In diesen können die einzelnen Mizellen aus derselben Substanz oder aus verschiedenen chemischen Substanzen bestehen, von verschiedener Größe und Form sein; sie können auch innerhalb der Verbände sich noch zu größeren und kleineren Mizellgruppen zusammenschließen. In den Mizellarverbänden scheinen sich im allgemeinen die Mizellen in Ketten aneinanderzuhängen, die sich wieder zu einem Gerüst oder Netzwerk mit engeren oder weiteren Maschen verbinden. In den Lücken oder Mizellarinterstitien ist Wasser eingeschlossen. „Nur auf diesem Wege ist es möglich, mit wenig Substanz und viel Wasser ein festes Gefüge herzustellen, wie es die Gallerte darbietet.“

Das in organisierten Körpern enthaltene Wasser kann sich in drei verschiedenen Zuständen befinden, die von NÄGELI als Konstitutions- oder Kristallwasser, als Adhäsionswasser und als Kapillillarwasser unterschieden werden. Unter dem ersten versteht man die Wassermoleküle, die wie bei einem Kristall mit den Substanzmolekülen sich zur Konstitution des Mizells fest und in bestimmter Menge verbunden haben. Adhäsionswasser wird gebildet von den Wassermolekülen, welche an der Oberfläche der Mizelle durch Molekularattraktion festgehalten

werden. „In der Wassersphäre, welche eine Mizelle umkleidet, ist in den konzentrischen Wasserschichten die Verdichtung und die Unbeweglichkeit des Wassers sehr verschieden, und diese erreicht natürlich unmittelbar an der Oberfläche der Mizelle ihren größten Wert“ (PFEFFER). Das Kapillarwasser endlich füllt außerhalb der attraktiven Wirkungssphäre der einzelnen Mizellen die Lücken zwischen den Mizellengerüsten aus. „Diese drei Arten von Wasser weichen in dem Grade der Beweglichkeit ihrer Moleküle voneinander ab. Das kapillare Wasser hat die vollen Molekularbewegungen des freien Wassers; in dem Adhäsionswasser sind die fortschreitenden Bewegungen der Moleküle mehr oder weniger vermindert, und in dem Konstitutionswasser befinden sich die Moleküle in einem starren, unbeweglichen Zustande.“ Die „Diosmose durch eine Membran kann also nur durch das kapillare und das Adhäsionswasser vermittelt werden.“

Wie an der Oberfläche der Mizelle Wasserteilchen durch Molekularattraktion festgehalten werden, so können sich ihnen auch andere Stoffe (Kalk- und Kieselsalze, Farbstoffe, stickstoffhaltige Verbindungen usw.) anlagern, nachdem sie in gelöstem Zustand in den organisierten Körper aufgenommen worden sind. Das Wachstum organischer Substanz durch Intussuszeption stellt sich NÄGELI in der Weise vor, daß Substanzteilchen in gelöstem Zustand in den organisierten Körper eindringen, so z. B. Zuckermoleküle in eine Zellulosemembran, und hier entweder sich den vorhandenen Mizellen anlagern und zu ihrer Vergrößerung dienen oder zwischen den vorhandenen Mizellen zu neuen Mizellen gewissermaßen auskristallisieren. Hierbei würden die als Beispiel benutzten Zuckermoleküle sich in Zellulosemoleküle chemisch umsetzen.

## 2. Die Hypothese von elementaren Lebenseinheiten der Zelle, den Bioplasten (Protomeren).

Im Vergleich zu der Lehre NÄGELIS von den Mizellen, die sich ganz auf dem Molekulargebiet bewegt, bietet die jetzt zu besprechende Hypothese den großen Vorzug dar, daß sie an eine Reihe wohl erforschter Tatsachen aus dem Zellenleben anknüpft, sie zu einer allgemeinen Hypothese erweitert und dadurch auch der zukünftigen Forschung einen gangbaren und aussichtsvollen Weg für weitere Entdeckungen weist. Sie bildet, um einen Ausspruch von WILSON (I 1900, S. 328) zu gebrauchen, eine legitime Arbeitshypothese, da sie durch Tatsachen genügend gestützt ist.

In den folgenden Kapiteln werden wir als drei fundamentale Eigenschaften des lebenden Zellorganismus das Vermögen der Assimilation, des Wachstums und der Teilung kennen lernen. Durch Assimilation, Wachstum und Teilung unterscheiden sich lebende von leblosen Körpern. Behalten wir diesen Unterschied im Auge, so läßt sich leicht an den uns schon jetzt bekannten Tatsachen zeigen, daß die Zelle nicht die einfachste Lebenseinheit ist, welche die oben aufgeführten drei Eigenschaften in sich vereinigt. Denn ein tieferes Studium hat uns schon mit verschiedenartigen kleineren Bestandteilen der Zelle bekannt gemacht, welche gleichfalls assimilieren, wachsen und sich selbsttätig teilen. In erster Linie ist hier auf den Zellkern zu verweisen, von dem ja der Satz gilt: „Omnis nucleus e nucleo.“ Im Kern ist wieder die chromatische Substanz enthalten, von welcher wir beweisen können, daß sie von einer

Teilung bis zur nächsten sich genau auf das Doppelte vermehrt (Gesetz des proportionalen Kernwachstums), und hierauf Mutterchromosomen bildet, die sich durch Längsspaltung in zwei Tochterchromosomen teilen. Die Teilbarkeit der Chromosomen aber beruht wahrscheinlich wieder darauf, daß sie aus Chromatinkügelchen, den Chromiolen oder Chromomeren, zusammengesetzt sind, die sich durch Einschnürung vermehren, wenn sie durch Wachstum eine bestimmte Größe erreicht haben. Von den färbaren Körnchen im Körper der Oscillarien, welche wir oben als eine Vorstufe der Kernbildung, als eine zerstreute Kernsubstanz gedeutet haben, gibt SCHEWIAKOFF an, eine Vermehrung durch Teilung bei Achromatium beobachtet zu haben (Fig. 37 F).

Als teilungsfähige Körperchen sind ferner im Inhalt der Zelle die winzig kleinen Zentriolen erkannt worden, endlich im Protoplasma der Pflanzenzellen verschiedenartige Einschlüsse, die Stärkebildner, die Chlorophyllkörner, die Farbkörner, welche von den Botanikern unter dem Namen der Trophoplasten zusammengefaßt werden und uns im 4. Kapitel noch beschäftigen werden. Unter den Trophoplasten aber versteht man individualisierte Differenzierungsprodukte des Protoplasma, welche wie der Kern eine große funktionelle Selbständigkeit besitzen und gleich ihm assimilieren, wachsen und sich durch Teilung vermehren.

In derartigen sichergestellten Tatsachen ist dem Biologen eine gute Grundlage für eine allgemeine Hypothese von dem elementaren Aufbau der Zelle gegeben. Eine solche ist schon von verschiedenen Forschern, am klarsten aber und in einer Weise, die sich dem hier vorgetragenen Gedankengang am engsten anschließt, von WIESNER in seinem 1892 erschienenen Buch: „Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz“ entwickelt worden. Mit WIESNER können wir sagen: „Wenn im Leben der Organismen der Teilung eine so große Bedeutung und eine so weit ausgedehnte Wirksamkeit zufällt, und wenn man den Gang der Forschung erwägt, der uns fortwährend mit neuen Formen der Teilung und mit neuen Teilkörpern bekommt macht, so muß wohl zugestanden werden, daß wir in der Teilungsfrage noch nicht ans letzte Ziel gelangt sind, und daß es im Organismus noch Teilungsvorgänge gibt, die sich bis jetzt der direkten Wahrnehmung entzogen haben.“ „Es ist deshalb eine, ich möchte sagen, durch den Entwicklungsgang der neueren Forschung uns förmlich aufgenötigte Annahme, daß das Protoplasma noch andere teilungsfähige, organisierte Individualitäten birgt, ja daß es ganz und gar aus solchen lebenden Teilungskörpern bestehe.“ „Innerhalb des Organismus muß aber der Teilungsfähigkeit eine Grenze gesetzt sein.“ „Die letzten lebenden Teilkörper der Zelle sind es nun, welche ich als die wahren Elementarorgane der Lebewesen betrachte.“ WIESNER hat ihnen den Namen Plasome gegeben; wir werden uns im folgenden dafür des Wortes Bioplasten oder kleinster Teilkörperchen bedienen.

Zur Annahme ähnlicher elementarer Lebensseinheiten sind auch DARWIN, SPENCER, DE VRIES, WEISMANN, ROUX, HEIDENHAIN geführt worden, veranlaßt hauptsächlich durch das Bestreben, die komplizierten Erscheinungen der Vererbung zu erklären. Fast jeder hat seinen hypothetischen Einheiten einen anderen Namen beigelegt, obwohl sie unter denselben im wesentlichen etwas Ähnliches verstehen. DARWIN nennt sie in seiner provisorischen Hypothese der Pangenesis Keimchen oder Gemulac, SPENCER spricht in seinen Prinzipien der Biologie von physiologischen Einheiten, DE VRIES von Pangenien in Anlehnung an DARWIN'S

Pangenesen, WEISMANN von Biophoren, HEIDENHAIN von Protomeren. Mit logischer Konsequenz nehmen alle Forscher Wachstum und Teilbarkeit für ihre elementaren Lebenseinheiten, für die Keimchen, Pangene, Biophoren usw. an.

Gehen wir jetzt noch etwas näher auf die Charakteristik unserer Bioblasten (Protomeren) ein. Obwohl Kern, Chromosomen, Zentriolen, Trophoplasten usw. individualisierte Teilkörper der Zelle sind, so wird angenommen, daß wir bei ihnen noch nicht an der Grenze der Teilbarkeit in Lebenseinheiten angekommen sind. Sie sind daher schon Aggregate von mehr oder minder zahlreichen Bioblasten. Ein Bioblast (Protomer) ist der letzte kleinste, lebende Körper der Zelle, über welchen hinaus die Teilbarkeit nicht weiter fortgesetzt werden kann, ohne die ihn charakterisierenden Eigenschaften zu zerstören. Diese aber sind, wie oben auseinandergesetzt wurde, das Vermögen der Assimilation, des Wachstums und der Vermehrung in Tochterbioblasten.

Der Bioblast ist eine Lebenseinheit, die unter der Grenze des mikroskopisch Sichtbaren liegt, dabei aber von den Atomen und Molekülen der Chemie und Physik durch seine Lebenseigenschaften (Assimilation, Wachstum und Vermehrung durch Teilung) streng unterschieden ist. Die Atome sind ja unteilbar, die Moleküle lassen sich zwar zerlegen, aber nur in Teile, welche nicht mehr die Eigenschaften des Ganzen besitzen. Ein bestimmtes Eiweißmolekül kann nicht wachsen, ohne seine Natur zu verändern; denn wenn es sich neue Atomgruppen anlagert, tritt es in neue Verbindungen ein, wodurch sein früheres Wesen aufgehoben wird, und ebensowenig kann es in zwei gleichartige Eiweißmoleküle zerfallen, da jede Teilung des Moleküls ungleichwertige Atomgruppen liefert. Daher müssen die Bioblasten zusammengesetzte Einheiten, wenigstens Molekülgruppen sein. In dieser Grundanschauung stimmen alle oben aufgeführten Forscher überein. So bemerkt SPENCER: „Es scheint nichts anderes übrig zu bleiben, als anzunehmen, daß die chemischen Einheiten sich zu Einheiten unendlich viel komplizierterer Art zusammensetzen, als sie selbst sind, so kompliziert sie auch sein mögen, und daß in jedem Organismus die durch eine solche weitere Verbindung hoch zusammengesetzter Moleküle erzeugten physiologischen Einheiten einen mehr oder weniger verschiedenen Charakter besitzen.“

Über die Stellung der Bioblasten zu der Mizellarhypothese kann auf eine Bemerkung von NÄGELI selbst verwiesen werden, welche er in bezug auf DARWIN'S Keimchen gemacht hat: „Ebensowenig wie Moleküle, können sie einzelne Mizellen (kristallinische Molekülgruppen) sein; denn wenn diese auch als Gemenge von verschiedenen Albuminatmodifikationen ungleiche Eigenschaften besäßen, so würde ihnen doch die Fähigkeit, sich zu vermehren und neue gleiche Mizellen zu bilden, mangeln. Wir finden alle Bedingungen für die Beschaffenheit der Keimchen bloß in unlöslichen und festverbundenen Gruppen von Albuminatmizellen; nur diese können vermöge ihrer ungleichen Anordnung alle erforderlichen Eigenschaften annehmen und vermittelt Einlagerungen von Mizellen in beliebigem Maße wachsen und durch Zerfall sich vermehren.“

Was die Größe betrifft, so müssen jedenfalls die Bioblasten außerordentlich klein sein, da in dem winzigen Samenfaden alle erblichen Anlagen eines hoch zusammengesetzten Organismus vorhanden sein müssen. NÄGELI (I 1884) hat versucht, sich auf Grund von Berechnungen

eine ungefähre Vorstellung über diesen wichtigen Punkt zu machen. Er geht von der Annahme aus, daß die hypothetische Formel des Eiweißes ( $C_{22}H_{106}N_{18}SO_{22}$ ) nicht das Eiweißmolekül, sondern schon ein kleinstes, aus mehreren Molekülen kristallinisch gebautes Mizell darstellt. Das absolute Gewicht desselben beträgt nach ihm den trillionsten Teil von 3,53 mg. Das spezifische Gewicht des trockenen Eiweißes ist 1,344. Daraus folgt, daß 1 Kubikmikromillimeter nahezu 400 Millionen Mizellen einschließt. Das Volum eines solchen Mizelles berechnet NÄGELI auf Grund einiger weiterer Voraussetzungen auf 0,0000000021 Kubikmikromillimeter. Unter der Voraussetzung ferner, daß die Mizellen prismatisch und bloß durch zwei Schichten von Wassermolekülen überall getrennt sind, würden auf einen Flächenraum von 0,1 Quadratmikromillimeter 25000 Mizellen Platz finden. In einem Körperchen von der Größe eines Samenfadens würde daher immerhin eine beträchtliche Menge gruppenweise vereinter Mizellen oder Bioblasten Platz haben können. Nach dieser Richtung stößt demnach die vorgetragene Hypothese der Bioblasten auf keine Schwierigkeiten; sie läßt sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen:

**Wie Pflanzen und Tiere sich in Milliarden und aber Milliarden von Zellen zerlegen lassen, so ist die Zelle selbst wieder aus sehr zahlreichen elementaren Lebenseinheiten aufgebaut, die unter dem mikroskopisch Sichtbaren liegen, voneinander chemisch verschieden sind, hier das Protoplasma und seine zahlreichen Differenzierungsprodukte, dort den Kern, die Kernmembran, die Lininfäden, die Chromosomen, die Trophoplasten usw. bilden, und dabei als integrierte Teile eines Organismus in organischen Beziehungen zueinander stehen. „Wie die Physik und die Chemie auf die Moleküle und die Atome zurückgehen, so haben die biologischen Wissenschaften zu diesen Einheiten durchzudringen, um aus ihren Verbindungen die Erscheinungen der lebenden Welt zu erklären“ (DE VRIES).**

Von den im letzten Abschnitt entwickelten Gedankengängen hat sich auch HEIDENHAIN bei Abfassung seines 1907 erschienenen, vortrefflichen Werkes über Plasma und Zelle leiten lassen: er ist gleich uns fest davon überzeugt, daß die Erschließung der Metastruktur der lebendigen Masse, die Zerlegung der Zelle in ultra- (oder meta-)mikroskopische, elementare Lebenseinheiten, ein unabweisbares Bedürfnis geworden ist, und daß die gesamte Biologie auf der ganzen Linie diesem Ziele zuzustreben im Begriffe ist. Dem Namen Bioblasten, welchen wir für die assimilierende, wachsende und sich teilende, kleinste, unsichtbare Lebenseinheit gebrauchen, zieht er das von ihm neu geschaffene Wort Protomer vor und bespricht daher am Schluß der ersten Abteilung seines Werkes (I 1907) die Theorie der kleinsten Teilkörper als „die Protomerentheorie“. Die zu ihren Gunsten geltend gemachten Gesichtspunkte sind im allgemeinen dieselben, wie sie auf den vorausgehenden Seiten kurz zusammengestellt wurden. Auch für ihn beruht die Organisation der lebenden Masse und der Zelle in histologischem Sinne auf einer Architektonik, welche sich aus einer Aneinanderreihung der Protomeren zu einem Gefüge ergibt, das den mannigfachen funktionellen Ansprüchen genügt. „Architektonik, das ist jener kunstreiche Bau, von welchem BRÜCKE (1862) sprach und von welchem er vermutet, daß er aus kleinsten, nicht sichtbaren Werkstückechen zusammengefügt sei.“

Endlich sei auch mit einigen Sätzen auf die Vital- oder Mionenhypothese eingegangen, welche in dem schon mehrfach genannten Werk

über die Analyse der Zelle ARTH. MEYER zur Erklärung der Lebens- und Vererbungsercheinungen aufgestellt hat. In ihr weicht MEYER in mehreren Punkten von seinen Vorgängern ab und geht dabei, wie er selbst hervorhebt, von einer naturwissenschaftlich-metaphysischen Annahme aus. „Als die kleinsten Raum erfüllenden Realitäten, welche zum Aufbau der in sich geschlossenen und Vitule genannten Systeme dienen“, nimmt er diesen ähnliche, nur viel kleinere Gebilde, die Mionen, an. Sie sind noch kleiner als die Elektronen. Da die Masse eines Elektron 2000 mal kleiner als die eines Wasserstoffatoms ist, so müßte nach seiner Hypothese ein Mion wohl mehr als 2000 mal weniger Masse besitzen als ein Elektron, wenn die Mione zum Aufbau eines so komplizierten Systems, wie es das Vitul sein muß, brauchbar sein sollen. Auch ist MEYER nicht abgeneigt, ihnen „Energieformen zuzuschreiben, welche die Physik noch nicht untersucht hat, und welche die Eigenartigkeit der Lebenserscheinungen mit hervorrufen.“ Das aus Mionen aufgebaute Vitul läßt er ferner in jeder Zelle mehrfach vorhanden sein und zwar unterscheidet er besonders gebaute Protoplasma-, Kern- und Trophoplastenvitule (S. 450—463). Die Vitule sind demnach etwas ganz anderes als die mit dem Vermögen der Assimilation, des Wachstums und der Teilbarkeit ausgestatteten und aus biologischer Verbindung chemischer Moleküle entstandenen Teilkörperchen der Bioblastenhypothese.

---



## VIERTES KAPITEL.

### Die Lebenseigenschaften der Zelle.

Die Grundrätsel des Lebens, welche Pflanzen und Tiere darbieten, treten uns auch schon in der einfachen Zelle entgegen. Wie der zusammengesetzte ganze Organismus, hat auch jede einzelne Zelle ihr eigenes Leben. Wollen wir daher noch tiefer in das Wesen von Protoplasma und Kern eindringen, so müssen wir uns vor allen Dingen noch mit dem Wichtigsten von allem, mit ihren Lebenseigenschaften, bekannt machen. Das Leben aber, auch das Leben des allereinfachsten Elementarorganismus, ist ein außerordentlich zusammengesetztes und schwer definierbares Phänomen; es äußert sich, im allgemeinen ausgedrückt, darin, daß die Zelle kraft ihrer eigenen Organisation und unter den Einflüssen der Außenwelt beständig Veränderungen erfährt und die verschiedenartigsten Kräfte entfaltet, wobei ihre organische Substanz auf der einen Seite unter bestimmten Kraftäußerungen zerstört, auf der anderen Seite wieder neu erzeugt wird. Auf dem beständigen Ineinandergreifen organischer Zerstörung und organischer Neubildung beruht, wie CLAUDE BERNARD (I 1885) sich ausdrückt, der ganze Lebensprozeß.

Am zweckmäßigsten läßt sich dieses komplizierteste aller Phänomene in vier Gruppen von Erscheinungen zerlegen. Jeder einzelne Elementarorganismus zeigt uns nämlich vier verschiedene Grundfunktionen oder Grundeigenschaften, in denen sich sein Leben zu erkennen gibt:

- 1) er kann sich ernähren, Stoffe aufnehmen, umwandeln und wieder abgeben; indem er dabei Substanzen formt, welche zum Wachstum, zur Gewebebildung und für spezifische Leistungen des Lebens dienen, übt er eine formative Tätigkeit aus;
- 2) er kann seine Form verändern und Bewegungen ausführen;
- 3) er reagiert auf bestimmte Reize der Außenwelt in verschiedener Weise, ist mithin reizbar;
- 4) endlich kann er sich durch Fortpflanzung vermehren.

Die Lebenseigenschaften der Zelle besprechen wir daher in sechs Kapiteln in folgender Reihenfolge:

- 1) den Stoffwechsel und die formative Tätigkeit (Kap. IV),
- 2) die Bewegungserscheinungen (Kap. V),
- 3) die Reizerscheinungen (Kap. VI und VII),
- 4) die Fortpflanzung (Kap. VIII und IX).

Daran schließen sich noch Kapitel über den Befruchtungsprozeß (Kap. X, XI), über die Zelle als Anlage eines Organismus (Kap. XII) und über die Wechselwirkungen von Protoplasma und Kern (Kap. XIII).

## I. Der Stoff- und Kraftwechsel der Zelle.

### Der Anbau-, der Ersatz- und der Betriebsstoffwechsel; ihre Größe und wechselseitigen Beziehungen.

Jede lebende Zelle steht mit ihrer Umgebung in einem steten Stoff- und Kraftaustausch. Sie nimmt aus der Umgebung Nahrungssubstanzen auf, verändert sie, fügt Baustoffe ihrem Körper ein, sei es als Ersatz für unbrauchbar gewordene Zellbestandteile, die nach außen abgeschieden werden (Ersatzstoffwechsel), sei es zum Aufbau neuer Körpersubstanz beim Wachstumsprozeß (Anbaustoffwechsel). Andere Nahrungsstoffe wieder werden dazu benutzt, um die Energie für den Lebensprozeß zu liefern, so daß wir neben dem Baustoffwechsel mit W. PFEFFER einen Betriebsstoffwechsel unterscheiden können. Denn so lange die Zelle lebt, vollführt sie dauernd energetische Leistungen, die sich in Bewegungserscheinungen des Protoplasma, in Form- und Lageveränderungen, in der Sekretionstätigkeit, in der Produktion von Wärme, Licht und Elektrizität äußern. Um die hierbei meist in Form von Wärme nach außen abgegebene Energie zu ersetzen, um aber auch chemisch gebundene Energie für die Synthese der Baustoffe zu hochkomplizierten Zellbestandteilen zu gewinnen, muß die Zelle dauernd Betriebsstoffe verarbeiten, aus denen chemisch gebundene Energie freigemacht werden kann, wenn sie nicht, wie die grüne Pflanzenzelle die Sonnenenergie sich nutzbar macht. „Denn ohne die notwendige Betriebsenergie kommt das Getriebe des Lebens ebenso zum Stillstand, wie die Maschine, unter der das Feuer erlischt“ (PFEFFER).

Es ist nun von fundamentaler Wichtigkeit und ermöglicht überhaupt erst eine exakte Erforschung des Stoff- und Kraftwechsels der Zelle, daß auch für den lebenden Organismus genau so wie im anorganischen Reich das Gesetz von der Erhaltung von Kraft und Stoff gilt. Das Verdienst von RUBNER ist es, durch langwierige und mühevollte Versuche die Gültigkeit dieses Gesetzes auch für den Stoff- und Kraftwechsel des tierischen Organismus nachgewiesen zu haben.

Wenn wir auf diesem Gesetz fußend uns zunächst eine Vorstellung über die Größe des Stoff- und Kraftwechsels der Zelle zu bilden versuchen, so ergibt schon eine oberflächliche Betrachtung, daß diese je nach der Intensität des Lebensprozesses in weiten Grenzen schwanken kann. Hierbei spielen einmal außerhalb der Zelle gelegene Momente eine wichtige Rolle, die Temperatur, die Belichtung, die Art und oft auch die Konzentration der Nahrung, kurz also die später zu betrachtenden Reize der Umwelt. Ebenso wichtig ist aber auch der innere Zustand der Zelle. Die lufttrockenen Samen vieler höherer Pflanzen, die Sporen der Moose, der Pilze und Algen, viele einzellige und einige wenige vielzellige Tiere im sogenannten encystierten Zustand haben nur einen minimalen oder gar nicht mehr nachweisbaren Stoffwechsel, so daß man bei ihnen auch von einem latenten Leben sprechen kann. Dabei schützen sich die genannten Organismen während dieser Zeit durch Abcheidung dichter, schwer durchlässiger Hüllen gegen die Einwirkungen der Außenwelt; viele verlieren auch einen großen Teil ihres Wassergehaltes. So enthalten die lufttrockenen Zellen der Pflanzensamen gewöhnlich nur noch 8 bis 14% Wasser.

Ebenso wie hier sind innere, aber in ihren Einzelheiten noch fast

völlig unbekannte Faktoren bestimmend für die Fähigkeit der Zelle, zu wachsen und sich zu vermehren, auf der ja allein die Kontinuität des Lebensprozesses auf der Erde beruht. Im vielzelligen pflanzlichen, noch mehr aber im höheren tierischen Organismus verlieren viele Zellen mit dem Alter des Individuums diese wichtige Fähigkeit, die den jugendlichen Zellen des Embryo, allerdings mit fortschreitender Differenzierung in verschiedenem Maße, zukommt. Aber auch bei den Einzelligen, selbst bei reichlichster Ernährung, schwankt die Wachstums- und Vermehrungsrate. Auf Zeiten gleichmäßiger und rascher Vermehrung folgen andere, wo das Wachstum sich stark verlangsamt, wo die Zellen in einen Zustand der Depression geraten. Wir werden bei der Besprechung der Fortpflanzung auf diese durchaus noch nicht geklärten Verhältnisse zurückkommen; hier mögen nur einige Angaben über die Größe und die Schnelligkeit des Zellwachstums folgen, um so einen Einblick in den Umfang des Anbaustoffwechsels zu gewinnen.

Ein durch Teilung entstandenes Bakterium vermag sich oft nach 20 Minuten abermals zu teilen, nachdem es in dieser kurzen Zeit durch Wachstum seine Körpermasse verdoppelt hat. Bei vielen Protozoen sind hierfür mehrere Stunden erforderlich; viele Algen teilen sich in einem regelmäßigen Rhythmus von 24 Stunden. Auch bei einigen vielzelligen, rasch wachsenden Organismen hat man die Verdoppelungszeiten ihrer Körpermasse berechnet und so z. B. für die Fliegenlarve *Calliphora* 12,8 Stunden, die Bienenlarve 14,5 Stunden, die Seidenraupe 6,8 Stunden gefunden. Bei einem Hühnerembryo im Alter von 4—6 Tagen beträgt die Verdoppelungszeit 13,6 Stunden, bei einem älteren 10-tägigen Embryo dagegen schon 29,2 Stunden, d. h. die Wachstumsintensität hat hier schon erheblich abgenommen.

Indem man nun den Energiegehalt der aufgenommenen Nahrung und der neugebildeten Zellsubstanz feststellte, konnte man aus ihrem Verhältnis den sogenannten ökonomischen Wachstumskoeffizienten für den Hühnerembryo auf  $\frac{100}{56}$  Kalorien berechnen, d. h. es werden 100 Kalorien mit den Nährstoffen zugeführt, um Zellsubstanz mit 56 Kalorien Energiegehalt zu bilden. Der energetische Nutzeffekt des Anbaustoffwechsels beträgt also in diesem Fall rund 50%, die übrigen 50% werden für den Ersatz- und Betriebsstoffwechsel verbraucht, der unter anderem für die Wachstumsleistung erforderlich ist. Für eine größere Anzahl neugeborener Säugetiere wie Pferd, Schwein, Hund, Katze, Kaninchen hat RUBNER für die erste Verdoppelung des Körpergewichts nach der Geburt den Wachstumskoeffizienten auf 34% berechnet; er hat ferner die wichtige Tatsache ermittelt, daß zur Bildung von 1 kg Tiergewicht während der Verdoppelungszeit von den genannten verschiedenen Säugetierarten stets rund 4800 kg Kalorien verbraucht wurden. Trotz des sehr verschiedenen raschen Wachstums, den die einzelnen Tierspezies nach der Geburt aufweisen, ist also der Energieaufwand für die Gewichtsverdoppelung ungefähr derselbe.

Während wir für die Größe des Anbaustoffwechsels in dem Verdoppelungswert einen festen Anhaltspunkt besitzen, sind wir bezüglich des Ersatzstoffwechsels nicht in der gleichen glücklichen Lage. Ob der Lebensprozeß an einen dauernden Zerfall und Wiederaufbau der lebenden Substanz geknüpft ist, oder ob das lebende Protoplasma relativ stabil ist

und mit Hilfe und auf Kosten der durch die Nahrung zugeführten leblosen Betriebsstoffe die Lebensarbeit verrichtet, vermögen wir schon aus dem Grunde nicht zu entscheiden, weil wir, wie BENECKE mit Recht hervorhebt, nicht wissen, was in der Zelle eigentlich lebt und was tote Reservestoffe sind. Als Beweis, daß die lebende Substanz bei ihrer Tätigkeit sich dauernd abnutzt und zugrunde geht, ist die Beobachtung verwertet worden, daß, auch wenn den nicht mehr wachsenden Zellen Kohlehydrate und Fette im Überschuß als Betriebsstoffe zur Verfügung stehen, stets stickstoffhaltige Abbauprodukte entstehen, die von der Zersetzung von Eiweißsubstanzen herrühren. Zu ihrem Ersatz muß ja auch allen Zellen, die nicht aus anorganischem Material Eiweiß synthetisieren können, in der Nahrung stets Eiweiß bzw. Aminosäuren zugeführt werden. Aber aus dieser Beobachtung läßt sich nur der Schluß ziehen, daß für gewisse Teilvergänge des Lebensprozesses die Zersetzung von Eiweißsubstanzen notwendig ist und die Kohlehydrate bzw. Fette trotz ihrer Isodynamie hierfür nicht eintreten können. Ob aber dieses Eiweiß aus dem Zerfall von lebendem Protoplasma oder aus dem Nahrungs-eiweiß bzw. dem nicht lebenden Reserve-eiweiß der Zelle her stammt, darüber erfahren wir nichts.

Wenn daher auch nicht geleugnet werden soll, daß beim Lebensprozeß lebendes Protoplasma zugrunde gehen kann und durch neugebildetes ersetzt wird, so scheint uns die andere Anschauung den Vorzug zu verdienen, daß das Protoplasma relativ stabil ist und daß der Lebensprozeß bestritten wird durch nicht organisierte Betriebsstoffe, vor allem also Eiweiß, Fett und Kohlehydrate, die zur Gewinnung der Betriebsenergie zersetzt werden. Zu gunsten dieser Ansicht spricht auch sehr, daß der Gewinn der Betriebsenergie nicht ausschließlich aus Kohlenstoffverbindungen zu erfolgen braucht, sondern daß auch anorganische Verbindungen, bei gewissen Bakterien Ammoniak, salpetrige Säuren und Schwefelwasserstoff, dem gleichen Zweck dienen, wobei sie direkt und nicht erst nach Umwandlung in lebende Substanz verwandt werden.

### Die Nahrungsstoffe und ihr Kreislauf.

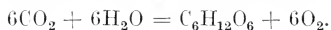
Wenn wir nach diesen mehr allgemeinen Bemerkungen über den Stoffwechsel zunächst uns einmal die Stoffe ansehen, die die Zellen für ihren Lebensunterhalt aus ihrer Umgebung beziehen, so zeigen sich bei den einzelnen Zellarten die größten Unterschiede. Während die grüne Pflanzenzelle aus der Luft die Kohlensäure, aus dem Wasser des Erdbodens Nitrate und andere Salze, also anorganisches Nährmaterial zu ihrem Aufbau entnimmt, vermögen die tierischen Zellen dieses nicht zu verwerten, sind vielmehr auf höhere organische Moleküle als Kohlenstoff- und Stickstoffquellen angewiesen, die ihnen von den Pflanzen oder anderen Tieren als Eiweiß, Fett und Kohlehydrate geliefert werden. Selbst bei so niedrigen Organismen wie den Spaltpilzen oder Bakterien begegnen wir in bezug auf die Nahrungsstoffe einer großen Mannigfaltigkeit. So gibt es sogenannte autotrophe Bakterien, die sowohl Kohlehydrate als Eiweiß aus Kohlensäure und stickstoffhaltigen anorganischen Verbindungen aufbauen können; andere Bakterien bedürfen organischer Kohlenstoffquellen, können aber ihren Stickstoffbedarf mit anorganischen Salzen decken. Die Mehrzahl der Spaltpilze dagegen, so alle krankheitserregenden Bakterien, vermögen nur dort zu leben, wo ihnen organische Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen zur Verfügung stehen.

Aber gerade dieser Bedarf der einzelnen Organismen an verschiedenen Nahrungsstoffen ist für den Kreislauf derselben im Naturhaushalt von der größten Wichtigkeit. Während einerseits von allen Lebewesen im Atmungsprozeß dauernd organische Stoffe unter Bildung von Wasser und Kohlensäure zertrümmert werden, werden andererseits in eben demselben Umfang von den grünen Pflanzen Kohlehydrate mit Hilfe der Sonnenenergie und des Chlorophylls aus Kohlensäure aufgebaut; und das gleiche gilt für die stickstoffhaltigen Abbauprodukte der tierischen Zellen, die in Form von Harnstoff und Harnsäure ausgeschieden von den Harnstoffbakterien in Ammoniak übergeführt werden, dann wieder von den nitrifizierenden Bakterien zu Nitriten und Nitraten oxydiert und schließlich von den grünen Pflanzen zu organischen Eiweißverbindungen synthetisiert werden. Und wenn auch ein Teil der Nitratre von den denitrifizierenden Bakterien zu freiem Stickstoff reduziert wird, so gibt es andererseits auch stickstofffixierende Bakterien, wie die Knöllchenbakterien an den Wurzeln der Leguminosen, die den Luftstickstoff wieder in Nitratre überzuführen vermögen. So spielt sich ein dauernder wechselseitiger Stoffaustausch zwischen belebter und lebloser Materie ab. Das Anorganische wird organisch, um wieder anorganisch zu werden, indem die Ausscheidungs- und Zerfallsprodukte der Tiere die Nährstoffe der grünen Pflanzen darstellen, mithin die Endglieder der regressiven Stoffmetamorphose der Tiere wieder die Anfangsglieder der progressiven Stoffmetamorphose der Pflanzen liefern. —

Ehe die organischen Nahrungsstoffe der tierischen Zellen, die Kohlehydrate, die Fette und Eiweißverbindungen als Bau- oder Betriebsstoffe Verwendung finden können, müssen sie erst ihrer spezifischen Struktur, die sie als Bestandteile der fremden, zur Nahrung dienenden Zellen besitzen, entkleidet werden. Es ist von fundamentaler Wichtigkeit für das Verständnis der tierischen Stoffwechselvorgänge, daß nie die Nahrungsstoffe unverändert in den Stoffbesitz von einer Zelle in die andere übergehen, sondern stets einen Abbau in relativ einfach gebaute Verbindungen erfahren. So werden Kohlehydrate meist in Traubenzucker, Eiweißverbindungen in Aminosäuren umgewandelt. Das zellfremde Eiweiß wird so zu indifferenten Bausteinen verarbeitet; erst dann kann es von den Zellen als Baustoff benutzt werden. Wir können diesen Assimilationsprozeß auch als Verdauung bezeichnen. Jede Zelle produziert für ihre Verdauungsarbeit bestimmte Stoffe, die Fermente oder Enzyme, mit denen sie die meist unter Wasseraufnahme vor sich gehenden Spaltungsprozesse ausführt. Fermente treten dabei entweder im Innern der Zelle in Wirksamkeit oder werden von der Zelle nach außen abgeschieden, spalten dort schon die Nahrungsstoffe und machen sie dadurch oft erst resorbierbar. Während bei den einzelligen Organismen jede einzelne Zelle die gesamte Verdauungsarbeit leisten muß und dafür eine größere Anzahl spezifisch auf die verschiedenen Nahrungsstoffe wirksame Fermente besitzt, sind bei höheren Tieren infolge der Arbeitsteilung besondere Zellen in den Dienst der Verdauung getreten. Sie vermögen dann oft nur ein einziges, z. B. nur für Kohlehydrate oder für Fette oder Eiweißstoffe wirksames Enzym zu produzieren. Dadurch, daß in den verschiedenen Abschnitten des Verdauungskanalns diese verschiedenen wirksamen Zellen gesetzmäßig lokalisiert sind, wird die Verdauung und Assimilation der verschiedenartigen Nahrungsstoffe bewirkt.

Während der soeben besprochene Verdauungsprozeß durch einen

Abbau hochkomplizierter chemischer Verbindungen zu einfacher gebauten Bausteinen charakterisiert ist, begegnen wir bei allen mit Blattfarbstoff versehenen Pflanzenzellen einem entgegengesetzt wirkenden Assimilationsprozeß, einer progressiven Stoffmetamorphose, durch den die Kohlensäure der Luft zu Kohlehydraten synthetisiert wird. Folgende chemische Gleichung veranschaulicht das Endresultat dieser in ihren Zwischenstufen noch nicht geklärten Synthese:



Kohlensäure + Wasser = Traubenzucker + Sauerstoff. Der Traubenzucker wird dann meist in Stärke umgewandelt:  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 = \text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5 + \text{H}_2\text{O}$ , die als Assimilationsprodukt sich auch mikroskopisch nachweisen läßt (S. 102). Während nun bei der Verbrennung von Zucker zu Kohlensäure und Wasser Wärme frei wird, muß umgekehrt bei deren Synthese Wärme gebunden, Energie also in chemisch gebundene überführt werden. Weil diese kinetische Energie der grünen Pflanze durch das Sonnenlicht geliefert wird, sprechen wir von einer Photosynthese, während eine Chemosynthese vorliegt, wenn z. B. die Nitrobakterien die aus der Reduktion von  $\text{NO}_3$  bzw.  $\text{NO}_2$  frei werdende Energie zur Synthese von Kohlenhydraten aus Kohlensäure verwenden. Während aber die Chemosynthese von Kohlensäure auf einzelne Bakterien beschränkt ist, liefert der Prozeß der Photosynthese fast allen Organismen, den pflanzlichen direkt, den tierischen indirekt, die für den Lebensprozeß notwendige potentielle Betriebsenergie, die also letzten Endes stets gespeicherte Sonnenenergie darstellt. Er sorgt daher dauernd für die Neubildung des organischen aus dem anorganischen Material und spielt dadurch im Stoffhaushalt der Natur eine so wichtige Rolle, daß eine kurze Besprechung in der „allgemeinen Biologie“ wohl gerechtfertigt ist. —

Die Fähigkeit zur Photosynthese ist, wenn wir von den Purpurbakterien absehen, an den Besitz der schon früher besprochenen besonderen Zellorgane, die Chlorophyllkörner geknüpft, die in ihren eiweißhaltigen Stroma einen grünen Farbstoff, das Chlorophyll, gelöst enthalten. Nach den Untersuchungen von WILLSTÄTTER kommt dem Chlorophyll die chemische Formel  $\text{C}_{55}\text{H}_{72}\text{O}_6\text{N}_4\text{Mg}$  zu, es enthält also Magnesium, dagegen keinen Phosphor und kein Eisen, wie man früher annahm, und stellt eine Mischung eines gelbgrünen und eines blaugrünen Farbstoffes dar.

Die Bildung und Erhaltung des Chlorophylls ist vom Licht abhängig; Pflanzenkeimlinge ergrünen nicht im Dunkeln und grüne Pflanzenteile blassen dort rasch ab und zeigen eine Entfärbung der Chlorophyllkörner. Es wird angenommen, daß das Chlorophyll unter dem photochemischen Einfluß des Lichtes aus einer farblosen Muttersubstanz entsteht; dabei ist die Menge des gebildeten Farbstoffes proportional der Lichtmenge, die hierfür schon in geringen Quantitäten sich wirksam erweist. So konnte schon nach einer Belichtung von 1—5 Sekunden mit diffusum Tageslicht in etiolierten, vergelbten Keimpflanzen Chlorophyll spektroskopisch im alkoholischen Extrakt nachgewiesen werden. Bei allzu intensivem Licht wird dagegen der grüne Farbstoff zerstört und auch das Ergrünen der Chloroplasten ungünstig beeinflußt.

Spielt so schon das Licht bei der Bildung des Chlorophylls eine entscheidende Rolle, so ist seine Bedeutung als Energielieferant für

die Assimilation der Kohlensäure zu Kohlehydraten eine noch viel wichtigere. Welche gewaltigen von Sonnenlicht gelieferten Energiewerte bei dem photosynthetischen Prozeß von den grünen Pflanzen gespeichert werden, davon geben uns folgende Zahlen eine gute Vorstellung: In unserem Klima speichert 1 ha Wald jährlich etwa 2500—3000 kg, 1 ha Wiese rund 3500 kg Kohlenstoff in organischen Verbindungen, die Jahresernte des Deutschen Reiches wird auf etwa 14 Millionen Tonnen Kohlenstoff in organischer Form berechnet.

Die Größe des assimilatorischen Effektes ist nun einmal von der Quantität und zweitens von der Qualität des Lichtes abhängig. BLAKMAN hat zeigen können, daß die Menge der zersetzten Kohlensäure proportional mit wachsender Lichtintensität ansteigt, vorausgesetzt, daß die Temperatur und die Kohlensäurekonzentration der umgebenden Luft optimale sind. Erst bei sehr hoher Lichtintensität macht sich eine Schädigung des Chlorophyllfarbstoffes bemerkbar, die zu einer Abnahme der Assimilationswerte führt. ENGELMANN konnte ferner in seinen klassischen Untersuchungen nachweisen, daß nur dasjenige Licht bei der Assimilation wirksam ist, das von dem Chlorophyll absorbiert wird. Die ultraroten und ultravioletten Strahlen werden nun von dem Blattgrün gar nicht, die grünen Strahlen des sichtbaren Spektrums nur wenig, die roten und blauvioletten dagegen stark absorbiert. Deshalb sind die unsichtbaren Strahlen des Spektrums auch assimilatorisch völlig unwirksam, die grünen haben nur einen geringen und die roten und blauvioletten einen starken assimilatorischen Effekt. Diejenigen Lichtqualitäten sind also am stärksten assimilatorisch wirksam, die zur Farbe der Chromatophoren komplementär sind, d. h. mit andern Worten von ihnen am stärksten absorbiert werden. ENGELMANN hat ferner den Nachweis zu führen versucht, daß die Wellenlänge des Lichtes nur insofern die Größe des Assimilationseffektes bestimmt, also von ihr die Absorptionsgröße durch den Blattfarbstoff bestimmt wird, daß dagegen die Assimilationswirkung gleicher absorbierter Lichtmengen von verschiedener Wellenlänge einander völlig gleich ist. Wengleich die Untersuchungen von KNIPE und MINDER zugunsten dieser Ansicht sprechen, so darf andererseits doch nicht unerwähnt bleiben, daß namentlich PFEFFER und REINKE gegen diese Hypothese Widerspruch erhoben haben; soviel ist wohl als festgestellt anzusehen, daß nicht, wie ENGELMANN annahm, die gesamte absorbierte Lichtmenge, sondern nur ein geringer Bruchteil beim Assimilationsvorgang als potentielle chemische Energie gespeichert wird.

### Die Betriebsenergie liefernden Prozesse der Atmung und Gärung.

Nachdem wir in der Kohlensäureassimilation den Hauptfaktor für die Energiespeicherung kennen gelernt haben, wollen wir uns jetzt mit den energetisch entgegengesetzt wirkenden Prozessen beschäftigen, mit der Atmung und Gärung, welche chemisch gebundene potentielle Energie in kinetische umwandeln und dadurch der Zelle die zu ihrem Leben notwendige Betriebsenergie liefern. Während der Abbau der Nahrungsstoffe zu einfachen Bau- und Betriebsstoffen, wie wir ihn bei dem Verdauungsprozeß kennen gelernt haben, zwar auch exotherm verläuft, sind die hierbei frei werdenden Energiemengen doch äußerst geringfügig. Große Energievorräte werden dagegen frei, wenn die Endpro-

dukte des Verdauungsprozesses bzw. die durch Synthese von den grünen Pflanzen gewonnenen einfachen Kohlenhydrate gespalten, bzw. zu Wasser und Kohlensäure oxydiert werden. So hat RÜBNER für die völlige Verbrennung zu Wasser und Kohlensäure für 1 g Fett 9,1 Kalorien, für 1 g Kohlehydrate 4,1 Kalorien, für 1 g Eiweiß 5,7 Kalorien berechnet. Da das Eiweiß aber im tierischen Körper meist nicht völlig abgebaut wird, und die stickstoffhaltigen Ausscheidungsprodukte wie Harnstoff und Harnsäure noch potentielle nicht ausgenutzte Energie von etwa 1,5 Kalorien enthalten, so ist die physiologische Verbrennungswärme von 1 g Eiweiß nur auf 4,1 anzusetzen.

Neben den für den Betriebsstoffwechsel wichtigsten Betriebsstoffen können gewisse Zellen auch noch andere Energiequellen sich nutzbar machen. So wird der Alkohol unter Essigsäurebildung von den Essigbakterien, der Harnstoff von den Harnstoffbakterien unter Ammoniakproduktion verwertet; andere Bakterien benutzen anorganische Betriebsstoffe, wie Schwefelwasserstoff, Kohlenoxyd, Methan und Wasserstoff, um durch ihre Oxydation Energie zu gewinnen.

Als Verbrennungsmittel können die Zellen entweder freien oder chemisch gebundenen Sauerstoff, wie er z. B. in den sauerstoffreichen Betriebsstoffen selber enthalten ist, benutzen. Im ersten Fall sprechen wir von Atmung, im anderen von intramolekularer Atmung oder Gärung (PASTEUR). Es gibt Zellen, die wie die Hefe sowohl atmen wie gären können, solche die nur atmen und andere, wie viele Bakterien und Pilze, die nur gären. Bei diesen wirkt dann freier Sauerstoff oft giftig. Wir nennen solche Organismen daher obligate Anaërobier, weil sie nur unter Fernhaltung des freien Sauerstoffs leben und sich vermehren können. Ihnen stehen die obligaten Aërobier gegenüber, zu denen die Mehrzahl der Tiere und Pflanzen gehört, die ohne freien Sauerstoff, „die Lebensluft“, nicht zu existieren vermögen. Aber auch bei ihnen kann der Sauerstoff, allerdings erst in viel höheren Konzentrationen, als Gift wirken; so sterben z. B. die Samenfäden des Frosches nach den Beobachtungen von G. HERTWIG und LIPSCHITZ (1921) in einer Kochsalzlösung ab, durch die drei Stundenlang reiner Sauerstoff unter Atmosphärendruck hindurchgeleitet wurde. Offenbar sind alle Zellen an diejenigen Sauerstoffmengen angepaßt, unter denen sie gewöhnlich leben. Spaltpilze, die im Innern des tierischen Körpers an sauerstoffarmen Orten leben. Darmparasiten, die wie die Aseariden im Speisebrei in einer fast sauerstofffreien Umgebung sich aufhalten, sind daher gegen größere Mengen freien Sauerstoffs sehr empfindlich und gewinnen ihre Betriebsenergie durch gärungsartige Prozesse (BUNGE, WEINLAND).

Die als Atmung und Gärung bezeichneten chemischen Umsetzungen spielen sich nun ebenso wie die Verdauung und Assimilation unter der Mitwirkung von Fermenten ab. WARBURG und MEYERHOF haben zeigen können, daß in den Zellen eine Substanz enthalten ist, das sog. Coferment, das für Atmung und Gärung anscheinend identisch die Betriebsstoffe erst für die Oxydation vorbereitet; erst dann werden sie durch Oxydationsfermente, die für Atmung und Gärung wahrscheinlich verschieden sind, weiter zerlegt.

Schon im Jahre 1903 machte BUCHNER die wichtige Entdeckung, daß zellfreier Hefepreßsaft noch fähig ist, Zucker in Alkohol zu vergären; und WARBURG zeigte 1913 und 1914, daß es auch eine zellfreie Atmung gibt, indem er die Struktur von Seeigelleiern und Leberzellen



durch Schütteln und Zerreiben mit Sand völlig zerstörte. WARBURG hat ferner nachgewiesen, daß Schwermetalle, vor allem Eisen, bei diesen oxydativen Atmungsvorgängen als Katalysator beteiligt sind. Wichtig ist nun aber, daß die Gärungs- bzw. Atmungsgeschwindigkeit dieser zellfreien Filtrate nur wenige Prozent von derjenigen beträgt, die die gleiche Menge intakter Zellen entwickelt. Offenbar spielt neben den Fermenten nicht nur die Zell-, sondern namentlich ihre Oberflächenstruktur eine wichtige gärungs- und atmungsbeschleunigende Rolle. WARBURG hat zuerst auf diese Bedeutung der Zellstruktur für den geordneten Ablauf der energieliefernden Prozesse hingewiesen und zugleich eine Beobachtung mitgeteilt, die sehr zugunsten seiner Annahme spricht. Wenn man Seeigelleier befruchtet, und diese nach dem Eindringen des Samenfadens eine Befruchtungsmembran bilden (siehe Kap. X), so schnell plötzlich die Atmung der Eier um mehrere hundert Prozent in die Höhe. Da nun alle chemischen Stoffe, die entwicklungsregend wirken und die Eioberfläche in gleicher Weise verändern, gleichzeitig auch denselben atmungssteigernden Effekt auf die unbefruchteten Eier ausüben, so ist es äußerst wahrscheinlich, daß der plötzliche gewaltige Atmungsanstieg bei der Befruchtung die Folge der Membranbildung und der dadurch bewirkten Oberflächenveränderung ist. WARBURGS Schlußfolgerung gewinnt noch dadurch an Beweiskraft, daß die Zerstörung der Membran durch Schütteln der Eier die Oxydationsbeschleunigung wieder aufhebt. Neben den katalytisch wirksamen Fermenten sind daher die Oberflächenstrukturen der Zelle, wobei wir aber nicht nur an die äußere Zellmembran, sondern auch an die „inneren“ Oberflächen von den Plasmakolloiden denken müssen, bei der Atmung und Gärung von großer Bedeutung; sie sind gleichsam die Verbrennungsorte, die die verbrennbare Substanz, die Betriebsstoffe und die chemischen Katalysatoren, die Fermente, an ihre Oberfläche binden, sie dort konzentrieren und dadurch die oxydativen Prozesse beschleunigen.

WARBURG hat zur Illustration seiner Ansicht ein „Atmungsmodell“ konstruiert. Wässrige Lösungen von Oxalsäure oder Aminosäuren werden mit Blutkohle gemischt, von dieser adsorbiert und verbrennen dann bei gewöhnlicher Zimmertemperatur unter Sauerstoffverbrauch zu denselben Endprodukten wie in der lebenden Zelle. Das in der Blutkohle adsorbierte Eisen wirkt als Schwermetallkatalysator, die fein verteilte Blutkohle als Oberflächenkatalysator. Es ist nun von großem Interesse, daß Narkotika, die die Zellatmung hemmen, auch im Modellversuch die Zersetzung der Aminosäuren hintenanhalten. Für beide Vorgänge ist die Erklärung wohl die gleiche. Dadurch, daß die Narkotika an der Oberfläche der Blutkohle bzw. der Zelle adsorbiert werden, und die Oberflächen dadurch „bedecken“, verkleinern sie die freien Oberflächen, die für die Reaktionsteilnehmer am Oxydationsprozeß, die verbrennbare Substanz, den chemischen Katalysator (Ferment) und den Sauerstoff verfügbar sind. Tatsächlich läßt sich denn auch die Wirksamkeit verschiedener Narkotika aus ihrer Adsorptionskonstante und ihrem Molekularvolumen im voraus berechnen. Nur die Blausäure macht hier eine Ausnahme, die sowohl in Modellversuch wie an der lebenden Zelle die Atmung viel stärker hemmt. WARBURG nimmt daher an, daß die Blausäure einen andern Wirkungsmechanismus besitzt, und daß sie den Schwermetallkatalysator (das Ferment) direkt außer Funktion setzt.

Nach Besprechung der Einzelfaktoren, die bei der Atmung und Gärung beteiligt sind, sei noch auf die Frage kurz eingegangen, inwieweit ein Vergleich dieser beiden energieliefernden, katenergetischen Prozesse möglich ist, wenn wir die chemischen Teilvorgänge, die sich bei ihnen abspielen, näher ins Auge fassen. Während man früher annahm, daß bei der Atmung der Luftsauerstoff in die Peroxydform übergeführt und z. B. als Wasserstoffsperoxyd direkt oxydierend auf die Betriebsstoffe einwirken würde, hat BREDIG und vor allem WIELAND (1914) die Hypothese aufgestellt, daß der Mechanismus der biologischen Oxydationen nicht vorwiegend auf einer Anlagerung von Sauerstoff, sondern auf einer Abspaltung von Wasserstoff, einer Dehydrierung beruhe. Ihre Hypothese hat den großen Vorteil, daß sie für Atmung und Gärung ein gemeinsames Prinzip in der Dehydrierung aufdeckt. Bei beiden Prozessen wird durch fermentative Wirkung Wasserstoff abgespalten, bei der Atmung dient als Wasserstoffakzeptor der Luftsauerstoff, bei der Gärung der in den sauerstoffreichen Betriebsstoffen chemisch gebundene Sauerstoff.

WIELANDS Hypothese hat durch die Untersuchungen von LIPSCHITZ (1920, 1921) eine wertvolle Stütze gefunden. LIPSCHITZ hat zeigen können, daß Dinitrobenzol sowohl durch atmende, wie durch gärende Zellen zu  $\beta$ -Nitrophenylhydroxylamin reduziert wird. In beiden Fällen dient also der in Dinitrobenzol chemisch gebundene Sauerstoff als Wasserstoffakzeptor. Es hat sich ferner gezeigt, daß der freie Sauerstoff bei der Atmung in weitgehendem Maße durch chemisch gebundenen ersetzbar ist. Dem Froschspermatozoön, die in einer Wasserstoffatmosphäre infolge Sauerstoffmangel bewegungslos geworden sind, können sofort wieder zu kräftiger Bewegung angeregt werden, wenn ihnen das eine Mal Luftsauerstoff, das andere Mal Dinitrobenzol zugeführt wird (G. HERTWIG u. LIPSCHITZ 1921).

Wenn demnach auch manche Berührungspunkte zwischen Atmung und Gärung bestehen, so sei andererseits doch auf die Unterschiede hingewiesen. Die Gärung ist gegen Blausäure viel weniger empfindlich als die Atmung, was auf einen Unterschied der Fermente hinweist. Die Gärung arbeitet ferner vom energetischen Standpunkt viel unökonomischer. Um den gleichen Energiegewinn zu erzielen, muß die gärende Zelle erheblich größere Mengen Betriebsstoffe zerlegen, da ja die Energie derselben nur zum kleinen Teil ausgenutzt wird; so ist bei der Zerlegung von Zucker in Alkohol in diesem noch ein großer Energievorrat unbenutzt geblieben. Schließlich scheint auch in den Fällen, wo eine Zelle sowohl atmen wie gären kann, der Atmungsprozeß nicht für alle vitalen Zellfunktionen durch die Gärung ersetzbar zu sein; denn die Hefezellen können wohl ihren Betriebsstoffwechsel ohne freien Sauerstoff allein durch Gärung vollziehen, in ihrem Wachstum sind sie dagegen ohne Zufuhr von Luftsauerstoff stark gehemmt und gehen schließlich zugrunde, wenn ihnen nicht Gelegenheit zum Atmen gegeben wird.

### Der Salzstoffwechsel der Zellen.

Wie schon bei der Besprechung der chemischen Analyse des Plasmas gezeigt wurde, enthalten alle Zellen neben Eiweiß-, Fett- und Kohlehydratverbindungen stets anorganische Salze, die entweder als freie Ionen oder aber in chemisch gebundener Form in ihnen vorkommen.

Sie erfüllen im Leben der Zelle die vielseitigsten Funktionen, indem sie u. a. den osmotischen Druck im Zellinnern bestimmen, den Quellungszustand der Zellkolloide bedingen und die Durchlässigkeit der Zelloberflächen regulieren. Dabei üben die zweiwertigen Metalle, wie namentlich das Ca oft eine antagonistische Wirkung gegenüber den einwertigen Leichtmetallionen wie des Na aus; denn wenn letztere die Plasmakolloide mehr verflüssigen, so festigen umgekehrt die Ca-Ionen dieselben, indem sie der Quellung entgegenwirken. Wir müssen uns überhaupt vorstellen, daß jedes Kation — und dasselbe gilt auch von den verschiedenen Anionen — ganz bestimmte Funktionen im Leben der Zelle zu erfüllen hat, die entweder nicht oder nur zum Teil durch andere, chemisch ähnlich wirkende Kationen ersetzbar sind. So ist z. B. bei niederen Pflanzen und Schimmelpilzen Mg, K, Fe, P, S lebensnotwendig, wozu bei höheren Pflanzen und Tieren noch Ca, Na und Cl kommen. Bei den Schimmelpilzen ist das Kalium durch Rubidium voll vertretbar, nicht dagegen durch Natrium.

Zuweilen können einzelne Leistungen eines Salzes durch ein anderes vollbracht werden, wenn dasselbe in überschüssiger Menge, d. h. mehr als in der minimalen, zum Leben der Zelle unbedingt notwendigen Konzentration dargeboten wird. Wie gering solche minimalen Mengen sein können, geht z. B. aus der Angabe hervor, daß *Bacillus pyocyaneus* volle Entwicklungsfähigkeit zeigt, wenn nur  $\frac{1}{10}$  mg K in Liter Nährflüssigkeit vorhanden ist. Erwähnenswert ist auch noch, daß gute Nährlösungen, die alle lebenswichtigen Salze enthalten, oft durch Zusatz geringster Spuren in größerer Konzentration sonst giftig wirkender Salze in ihrer günstigen Wirkung für das Zellwachstum eine erhebliche Steigerung erfahren können. So wächst das Infusor *Stylo-nychia* bei Zusatz von Spuren von Arseniksäureanhydrid rascher als ohne denselben; Schimmelpilze bilden in guter Nährlösung dreimal soviel Pilzsubstanz in derselben Zeit, wenn ein Zusatz von 0,13%  $\text{FeSO}_4$  gemacht worden ist. Die Gärtätigkeit der Hefe wird schließlich, um noch ein Beispiel zu nennen, durch Sublimat 1 : 300000, Kupfersulfat 1 : 600000 gefördert; beides Salze, die in höherer Konzentration außerordentlich giftig wirken, die aber in Übereinstimmung mit den Befunden an der Hefe auch bei denselben minimalen Konzentrationen die Beweglichkeit der Spermien des Frosches und damit ihre Atmungsgröße zu steigern vermögen (G. HERTWIG 1922).

Wenn auch die Salze, die die Zellen zu ihrem Leben brauchen, wie wir gesehen haben, fast durchweg identische sind, so ist ihr Mengenverhältnis doch von Zellart zu Zellart ein häufig sehr wechselndes. Jede Zelle stellt eine in sich abgeschlossene Einheit dar, welche aus dem Flüssigkeitgemisch, das sie umgibt, einige Salze — und dasselbe gilt auch für andere Nährstoffe — mehr, andere minder reichlich in ihr Inneres aufnimmt, andere auch ganz abweist. Verschiedene Zellen können dabei sehr ungleich reagieren; mit einem Wort, die Zellen verhalten sich nicht passiv, sondern treffen unter den ihnen dargebotenen Stoffen gewissermaßen eine Auswahl.

Ein solches, oft sehr verschiedenartiges Wahlvermögen ist sehr leicht nachzuweisen: Unter den niedersten einzelligen Organismen bilden sich einige ein Skelett aus Kieselsäure, andere aus kohlensaurem Kalk. Gegen beide Stoffe, die in geringen Mengen im Wasser gelöst vorkommen, zeigen sie demnach ein ganz entgegengesetztes Wahlvermögen, das in

der Bildung der Kreide und der aus Kieselshalen bestehenden Erdschichten zu einem großartigen Gesamtergebnis geführt hat. Ebenso nehmen die Zellen verschiedener Pflanzen, die in demselben Wasser unter gleichen Bedingungen nebeneinander gedeihen, sehr verschiedene Salze und in ungleichen Mengen in sich auf. Man kann die hier vorkommenden relativen Verhältnisse leicht berechnen, wenn man die Pflanzen trocknet, verbrennt und die Gesamtasche in Prozenten der Trockensubstanz und die einzelnen Aschenbestandteile wieder in Prozenten der Reinasche ausdrückt. So führte die Aschenuntersuchung von Fucusarten, die an der Westküste von Schottland gesammelt wurden, zu folgenden Ergebnissen, welche PFEFFER (1881) in seiner Pflanzenphysiologie tabellarisch zusammengestellt hat:

Reinasche Proz.	Fucus vesiculosus	Fucus nodosus	Fucus serratus	Laminaria digitata
K <sub>2</sub> O	13,89	14,51	13,89	18,64
Na <sub>2</sub> O	15,23	10,07	4,51	22,40
CaO	24,54	26,59	31,37	24,09
MgO	9,78	12,80	16,36	11,86
MgO	7,16	10,93	11,66	7,44
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	0,33	0,29	0,34	0,62
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	1,36	1,52	4,40	2,56
SO <sub>3</sub>	28,16	26,69	21,06	13,26
SiO <sub>2</sub>	1,35	1,20	0,43	1,56
Cl	15,24	12,24	11,39	17,23
J	0,31	0,46	1,13	3,08

Überhaupt lehren die Meerespflanzen am besten, in wie ungleichem Maße sie aus dem Gemenge von Salzen, das ihnen das Meerwasser bietet, das ihnen zum Leben Notwendige entnehmen. Denn vom Kochsalz, das etwa zu 3% gelöst ist, speichern die Zellen nur wenig in sich auf, dagegen relativ viel größere Mengen von Kalium-, Magnesium- und Calciumsalzen, die im Meerwasser nur in Spuren vorhanden sind. Und ebenso gestalten sich sehr verschieden die Aschenanalysen der auf demselben Boden nebeneinander gedeihenden Landpflanzen.

Zu demselben Ergebnis führt die Stoffwechseluntersuchung des tierischen Körpers. Nur bestimmte Zellen haben die Neigung, sich der Kalksalze zu bemächtigen, die in kaum nachweisbaren Mengen in der Säftemasse des Körpers enthalten sind, und sie im Knochengewebe aufzuspeichern; bestimmte Zellgruppen des Nierengewebes bemächtigen sich der im Blutstrom zirkulierenden, zur Harnbildung dienenden Stoffe; andere Zellen des Körpers wieder stapeln Fette in sich auf usw.

### Die Aufnahme fester Stoffe ins Zellinnere.

Die Aufnahme fester, geformter Bestandteile ins Zellinnere ist eine Fähigkeit, die nicht allen Zellen zukommt, aber gerade bei den einzelligen tierischen Organismen weitverbreitet ist und bei ihrer Nahrungsaufnahme die Hauptrolle spielt. Als Beispiel sei die Nahrungsaufnahme einer Amöbe im Anschluß an RHUMBLER geschildert. „Kommt mit dem zähflüssigen Leib einer Amöbe (Fig. 2) ein fester Körper, etwa ein Bakterium in Berührung, das zu der Substanz der Oberflächenschicht der Amöbe eine größere Adhäsion besitzt, als das umgebende Medium, so muß an der Berührungsstelle die Oberflächenspannung der Amöbe

herabgesetzt werden und ein Pseudopodium oder Scheinfüßchen wird sich dem Fremdkörper durch die Adhäsion dicht anschmiegen und nach ihm vorfließen. Da bei der Anschmiegung immer neue Teile der Amöbenoberfläche mit dem Fremdkörper in Berührung gebracht werden, so muß unter fortwährender Herabminderung der Oberflächenspannung die Anschmiegung der Pseudopodien eine immer engere und ausgedehntere, schließlich allseitig werden, d. h. der Fremdkörper muß von der Amöbe allseitig umflossen werden.“

Etwas anders gestaltet sich der Mechanismus, wenn die Amöbe längere fadenförmige Körper in ihr Inneres aufnimmt. So ist beobachtet worden, wie ein 90  $\mu$  großes Exemplar einer solchen einen Algenfaden von 540  $\mu$  Länge frißt. Die Amöbe legt sich mit ihrer Breitseite (Fig. 50) mantelartig um einen Teil des Algenfadens herum; dann streckt

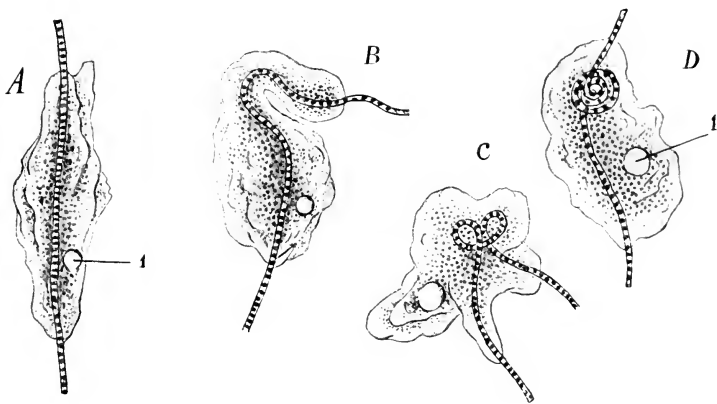


Fig. 50. A—D. *Amöba verrucosa*, mit dem Fressen und der Aufnahme von *Oscillaria*fäden beschäftigt. A—C ein Exemplar in viertelstündigen Pausen gezeichnet. D. Dasselbe Exemplar nach mehreren Stunden. Nach RHUMBLER aus WINTERSTEINS Handbuch. Artikel von BIEDERMANN. Bd. II 1. Fig. 15.

sie zwei Fortsätze in einander entgegengesetzten Richtungen nach den beiden freien Enden des Algenfadens pseudopodienartig vor. Darauf krümmen sie sich nach der Körperhauptmasse zurück (Fig. 50 B) und knicken so den Algenfaden ein oder sie fließen zurück und ziehen den Algenfaden ein Stück ins Innere herein. Dieser Vorgang wiederholt sich solange, bis der ganze Algenfaden zu einem Knäuel aufgerollt, im Zellinnern verschwunden ist (Fig. 50 C u. D).

Nach RHUMBLER spielen bei der Nahrungsaufnahme der Amöben die Herabminderung der Oberflächenspannung am Orte der Berührung und die Oberflächenbeschaffenheit des betreffenden festen Körpers, also im wesentlichen physikalische Kräfte, die Hauptrolle. Es ist ihm denn auch gelungen, in einem Modellversuch an leblosem Material (Fig. 51) den Vorgang täuschend nachzuahmen, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß tatsächlich die physikalischen Oberflächen- und Adhäsionskräfte den Mechanismus der Nahrungsaufnahme bestimmend beein-

flussen. Dafür spricht schon die Beobachtung, daß die Amöbe nicht nur Bakterien und andere feste Nahrungsbestandteile, sondern auch andere Partikelchen, wie Farbstoffkörnchen aufnimmt, wenn eben die physikalischen Bedingungen hierzu gegeben sind, obwohl dieselben, weil unverdaulich, für sie ganz nutzlos, ja unter Umständen sogar schädlich sind. Trotzdem ist auch die Amöbe fähig, eine Nahrungsauswahl zu treffen, indem sie — und das unterscheidet sie prinzipiell von dem Chloroformtropfen — die Beschaffenheit ihrer Oberfläche verändern kann. Die lebende Zelle ist eben keine unveränderliche konstante Größe, sondern kann sich aktiv durch chemisch-physikalische Zustandsänderung ihrer Hautschicht gegen den schädlichen Import von Fremdkörpern schützen.

In ähnlicher Weise wie die Amöben fressen auch manche Gewebszellen der Metazoen feste, ihnen dargebotene Substanzen auf. Namentlich bei wirbellosen Tieren ist diese Art der Nahrungsaufnahme weit verbreitet und läßt sich leicht durch Fütterungsversuche mit leicht kenntlichen Substanzen, Farbstoffkörnchen, Fettkügelchen, Pilzsporen usw. feststellen. Bei einigen Coelenteraten nehmen sowohl Ektoderm- als Entodermzellen feste Körper auf. Die Tentakelzellen der Aktinien können sich mit Karminkörnern beladen. Solche findet man auch bei Aktinienlarven nach vorgenommener Fütterung im ganzen Entoderm verteilt. In der Klasse der Würmer finden sich im Darm der Trikladen neben körnigen Sekretionszellen reichlich einschichtige Epithelzellen, die

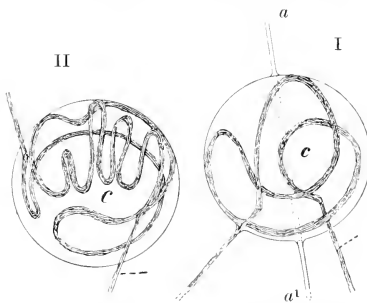


Fig. 51. Ein im Wasser liegender Chloroformtropfen nimmt einen Schellackkladen unter Aufrollung in sich auf. I früheres, II späteres Stadium. *aa<sup>1</sup>*, die Lage in welcher der Faden ursprünglich in den Tropfen hineingelegt worden war. Nach RUMBLER aus WINTERSTEINS Handbuch. II 1. Artikel von BIEDERMANN. Fig. 18.

die Fähigkeit der amöboiden Formveränderung in hohem Maße besitzen und feste Nahrungspartikelchen durch Aussenden von Pseudopodien zu ergreifen vermögen (METSCHNIKOFF, 1878).

Wegen ihrer Fähigkeit, feste Körper aufzunehmen und zu verdauen, verdienen die weißen Blutkörperchen, die Lymphzellen und die Wanderzellen des Mesoderms sowohl bei Wirbellosen als bei Wirbeltieren unsere Beachtung. Die wichtige Tatsache ist zuerst durch HAECKEL (IV 1862) festgestellt worden. Als er eine Molluske (*Tethys*) mit Indigo injizierte, fand er nach kurzer Zeit Indigokörnchen im Innern von Blutkörperchen auf. METSCHNIKOFF (IV 1884) hat diese Erscheinungen sehr eingehend weiter untersucht. Bei einer anderen Molluskenart, der durchsichtigen Phyllirhoë, fand er, nachdem pulverisiertes Karmin unter die Haut gespritzt worden war, die kleinen Körnchen von einzelnen Wanderzellen gefressen; um größere Karminklumpen aber hatten sich immer viele Wanderzellen eingefunden und waren untereinander zu einem Plasmodium oder einer vielkernigen Riesenzelle verschmolzen. Von derselben Erscheinung kann man sich auch bei Wirbeltieren leicht überzeugen, wenn man einem Frosch in den dorsalen

Bei wirbellosen Tieren ist diese Art der Nahrungsaufnahme weit verbreitet und läßt sich leicht durch Fütterungsversuche mit leicht kenntlichen Substanzen, Farbstoffkörnchen, Fettkügelchen, Pilzsporen usw. feststellen. Bei einigen Coelenteraten nehmen sowohl Ektoderm- als Entodermzellen feste Körper auf. Die Tentakelzellen der Aktinien können sich mit Karminkörnern beladen. Solche findet man auch bei Aktinienlarven nach vorgenommener Fütterung im ganzen Entoderm verteilt. In der Klasse der Würmer finden sich im Darm der Trikladen neben körnigen Sekretionszellen reichlich einschichtige Epithelzellen, die

Lymphsack etwas Karmin einspritzt, nach einiger Zeit einen Lymphtröpfchen entnimmt und mikroskopisch untersucht. Der Vorgang des Fressens läßt sich sogar unter dem Mikroskop direkt verfolgen. Man setzt etwas Karminpulver oder etwas Milch zu einem frisch entleerten Tropfen von Lymphe oder Blut unter Beobachtung einiger Vorsichtsmaßregeln. Handelt es sich um ein Präparat von einem Säugetier oder vom Menschen, so muß man dasselbe auf dem heizbaren Objektisch von MAX SCHULTZE (IV 1865) vorsichtig bis auf 30—35° erwärmen. Indem jetzt die weißen Blutzellen amöboide Bewegungen auszuführen beginnen, ergreifen sie mit ihren Scheinfüßchen die Farbstoffkörnchen oder Milchkügelchen, mit denen sie in Berührung kommen und ziehen sie in ihren Körper hinein. Sie sind daher von METSCHNIKOFF als Phagoocyten und der ganze Vorgang als Phagoocytose bezeichnet worden.

Die Fähigkeit der amöboiden Elemente des tierischen Körpers, feste Substanzen aufzunehmen, ist von einer sehr hohen physiologischen Bedeutung; denn hierin besitzt der Organismus ein Mittel, um aus seinen Geweben ihm fremdartige und schädliche, geformte Teile zu entfernen. Es gibt besonders drei verschiedene, teils normale, teils pathologische Zustände des Körpers, bei welchen die Phagoocyten ihre Tätigkeit entfalten.

Erstens kommt es im Laufe der Entwicklung bei vielen Wirbellosen und auch bei Wirbeltieren vor, daß einzelne Larvenorgane ihre Bedeutung verlieren und unter Verfettung zugrunde gehen. So schwinden einzelne Teile bei der Metamorphose der Echinodermlarven und der Nemertinen, so wandelt sich die Kaulquappe in den jungen Frosch um, indem sie ihren ansehnlich entwickelten Ruderschwanz verliert. In allen diesen Fällen erleiden die Zellen in den zur Rückbildung bestimmten Organen eine fettige Metamorphose, sterben ab und zerfallen. Währendem haben sich in der Nachbarschaft schon reichlich Wanderzellen oder Phagoocyten eingefunden, welche die Gewebstrümmer zu verschlingen und zu verdauen anfangen. Bei durchsichtigen Meertieren kann man den ganzen Vorgang während des Lebens genau verfolgen.

Zweitens besorgen die Phagoocyten, ähnlich wie in den normalen Vorgängen der Entwicklung, auch die Resorption abgestorbener und in Zerfall befindlicher Teile überall, wo solche aus normalen oder pathologischen Ursachen im Körper entstehen. Rote Blutkörperchen zerfallen, wenn sie eine Zeitlang im Blutstrom gekreist haben. Im Milzblut hat man ihre Trümmer im Körper von weißen Blutkörperchen aufgefunden, die auch hier ihre Aufgabe, das Abgestorbene zu entfernen, erfüllen. Wenn infolge einer Verletzung sich ein Bluterguß in das Gewebe bildet und Tausende von Blutkörperchen und Elementarteilen zugrunde gehen, dann machen sich auch wieder die Wanderzellen an die Arbeit und vermitteln die Resorption und Heilung.

Drittens endlich bilden die Phagoocyten bei Infektionskrankheiten eine Schutztruppe des Körpers, um der Verbreitung von Mikroorganismen im Blut und in den Geweben entgegenzuwirken. Es ist ein großes Verdienst von METSCHNIKOFF, auf diesen Gegenstand die Aufmerksamkeit gelenkt zu haben (IV 1884 und IV 1892). Es gelang ihm zu zeigen, daß bei Erysipel die Kokken, bei Rückfalltyphus die Spirillen, bei Milzbrand die Bazillen von Wanderzellen gefressen und dadurch unschädlich gemacht werden (Fig. 52). Die gefressenen Mikroorganismen, deren Zahl in einer Zelle oft 10—20 betragen kann, zeigen nach einiger Zeit deut-

lich erkennbare Spuren der Auflösung. Befinden sich die Mikroorganismen im Blut, so geschieht ihre Vernichtung vorzugsweise in der Milz, in der Leber und in dem roten Knochenmark. Ist ihre Ansiedlung an einer Stelle im Gewebe erfolgt, so sucht sich der Körper der Eindringlinge dadurch zu entledigen, daß infolge der reaktiven Entzündung zahlreiche Wanderzellen auf dem Platz erscheinen. Zwischen Mikroorganismen und Phagozyten wird, wie sich METSCHNIKOFF ausdrückt, ein lebhafter Kampf geführt, welcher zugunsten der einen oder anderen Partei entschieden wird, und je nachdem die Heilung oder den Tod des von der Infektion betroffenen Tieres herbeiführt.

Die Fähigkeit der Wanderzellen, bestimmte Arten von Mikroorganismen zu vernichten, scheint bei einzelnen Tieren eine sehr verschiedene zu sein und auch sonst noch von den verschiedensten Bedingungen abzuhängen; so spielen namentlich die chemischen Reizwirkungen, welche später noch zu besprechen sind, (negativer und positiver Chemotropismus) eine Rolle.

Etwas anders gestaltet sich der Prozeß der Aufnahme geformter Bestandteile bei den Infusorien, bei denen infolge ihrer höheren Organisationsstufe nicht mehr die gesamte Zelloberfläche, sondern nur ein bestimmter Bezirk, welcher Zellmund, Cytostom (*o*) genannt wird, zur Nahrungsaufnahme dient (Fig. 53 *o*). Hier senkt sich die sonst feste, als Pellicula bezeichnete Zellmembran samt ihrer Bewimperung trichterartig in das Körperinnere herein; sie ist nun nach der üblichen Darstellung am Grunde des Trichters unterbrochen; doch treten deswegen Wasser und Zellplasma nicht direkt in Berührung miteinander;

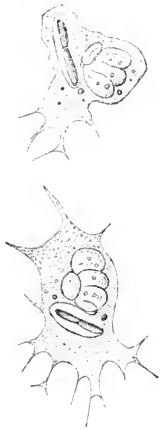


Fig. 52. Ein Leukozyt des Frosches, in dem ein Bakterium eingeschlossen ist und verdaut wird. Das Bakterium durch Vesuvium gefärbt. Die beiden Figuren repräsentieren zwei Stadien der Bewegung ein und derselben Zelle. Nach METSCHNIKOFF Fig. 54.

denn dieses ist ja noch an seiner freien Fläche von der früher besprochenen protoplasmatischen Hautschicht bedeckt. Werden nun durch den nach innen gerichteten Flimmerstrom feste Partikelchen in die Mundöffnung hereingestrudelt, so werden sie gegen die Hautschicht gepreßt, und es entsteht an ihr ohne Kontinuitätsunterbrechung eine Aussackung, welche sich bei zunehmendem Druck allmählich ganz absehnürt und einen rings von Plasma umgebenen Sack, die sogenannte Nahrungsvakuole (Fig. 53 u. 54), mit dem gefressenen Körper als Inhalt liefert.

Nach dieser Darstellung würden also alle festen, geformten Bestandteile, die durch Umfließen, Einziehen oder Einpressen ins Zellinnere gelangt sind, von abgeschnürten Teilen der Zelloberfläche umgeben sein; sie würden nicht im eigentlichen Endoplasma liegen. Die Zelle hätte sich auf diese Weise gleichsam aus ihrer äußeren inneren Zelloberflächen geschaffen, an denen nun die intrazelluläre Verdauung, wie dieselbe METSCHNIKOFF genannt hat, vor sich geht und ebenso wie die extrazelluläre Verdauung, die sich an der freien Oberfläche vollzieht, dazu dient, die festen Nahrungsbestandteile löslich und damit erst für das wirkliche Zellinnere re-



sorbierbar zu machen. Tatsächlich ist denn auch die Übereinstimmung zwischen intra- und extrazellulärer Verdauung eine vollständige. Verfolgen wir nämlich das Schicksal der Nahrungsvakuole, so sehen wir, wie zunächst ihr Inhalt, soweit er etwa aus vielen Einzelpartikeln besteht, zusammengeballt wird und bei Vitalfärbung des Infusor mit Kongorot sich intensiv blau färbt, was für das Vorhandensein einer freien Säure im Innern spricht. Nach vorübergehender Verkleinerung vergrößert sich später wieder das Volumen der Vakuole und ihr Inhalt nimmt alkalische Reaktion an, die mit Neutralrot als Indikator nachweisbar ist; außerdem sehen wir kleine Körnchen aus dem Endoplasma in das Vakuoleninnere eindringen. Alle diese,

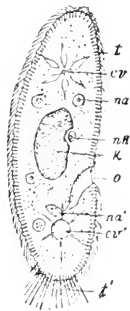


Fig. 53. *Paramaecium caudatum* (halbschematisch). R. HERTWIG, Zoologie. *k* Kern, *nk* Nebenkerne, *o* Mundöffnung ('ytostom), *na* Nahrungsvakuole in Bildung begriffen *na'* Nahrungsvakuole, *cr* kontraktile Vakuole im kontrahierten *cr'* im ausgedehnten Zustand, *t* Trichocysten bei *t'* hervorgeschleudert.

besonders von NIERENSTEIN genau geschilderten Beobachtungen sprechen dafür, daß Fermente von der Zelle in die Vakuole abgesondert werden, die teils bei saurer, teils bei alkalischer Reaktion ihre Verdauungstätig-

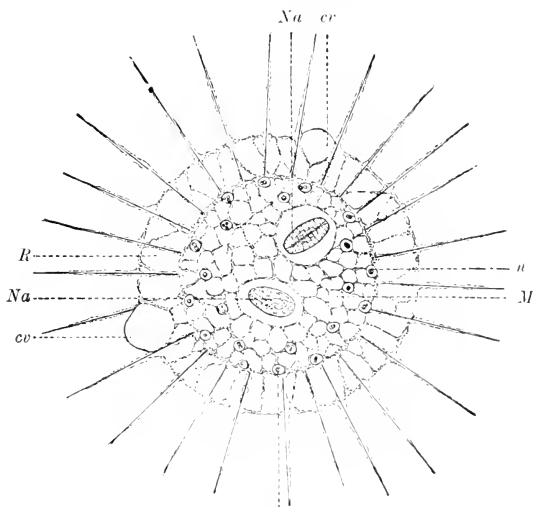


Fig. 54. *Actinospharium Eichhorni*. Nach R. HERTWIG, Zoologie. *M* Marksubstanz mit Kernen (*u*). *R* Rindensubstanz mit kontraktile Vakuolen (*cr*), *Na* Nahrungskörper.

keit ausüben, genau so wie etwa bei den höheren Tieren erst im Magen bei saurer Reaktion das Pepsin, später im Darm bei alkalischer Reaktion die andern Darmfermente ihre Wirkung entfalten. Denn jedes Ferment ist bei einer ganz bestimmten H-Ionenkonzentration am wirk-

samsten (L. MICHAELIS). Nachdem so die festen Nahrungsbestandteile in der Nahrungsvakuole durch die intrazelluläre Verdauung so weit als möglich löslich gemacht und resorbiert worden sind, wird der unverdauliche Rest schließlich wieder aus der Zelle ausgestoßen. Bei den Infusorien geschieht dies an einer ganz bestimmten Körperstelle, die als Zellafter bezeichnet wird.

### Die Aufnahme flüssiger, gelöster Bestandteile in das Zellinnere.

Wie wir soeben gesehen haben, gelangen auch bei der sogenannten intrazellulären Aufnahme grob dispers geformter Bestandteile nur gelöste oder fein disperse Stoffe ins wirkliche Zellinnere; selbst hochkolloidalen Bestandteilen ist der Eintritt ins Zellinnere verwehrt, und der ganze Prozeß der fermentativen Verdauung, mag er sich nun intra- oder extrazellulär abspielen, dient vornehmlich dem Zweck, feste oder kolloidale, nicht resorbierbare Nahrungsbestandteile resorbierbar zu machen.

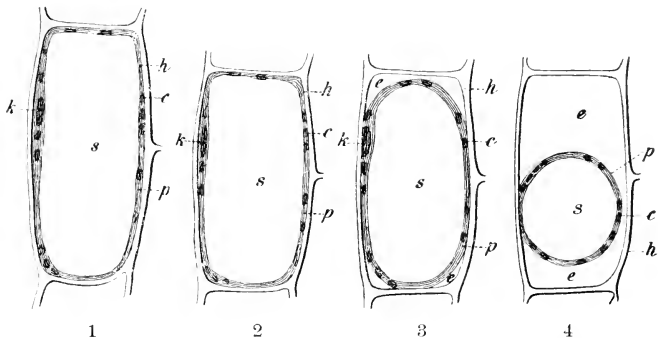


Fig. 55. Nr. 1. Junge, erst halbwegs erwachsene Zelle aus dem Rindenparenchym des Blütenstiels von *Cephalaria leucantha*. Nr. 2. Dieselbe Zelle in 4proz. Salpeterlösung. Nr. 3. Dieselbe Zelle in 6proz. Lösung. Nr. 4. Dieselbe Zelle in 10proz. Lösung. Nr. 1 und 4 nach der Natur. Nr. 2 und 3 schematisch. Alle in optischem Längsschnitt. *h* Zellhaut, *p* Protoplasmatischer Wandbelag, *k* Zellkern, *c* Chlorophyllkörner, *s* Zellsaft, *e* Eingedrungene Salzlösung. Nach DE VRIES (IV 1877).

Im folgenden soll uns daher die augenblicklich viel diskutierte Frage der Aufnahme, Abgabe und Speicherung flüssiger Stoffe von seiten der lebenden Zelle beschäftigen, wobei natürlich das schwierige Problem nur in seinen Grundlinien skizziert werden soll.

Schon auf S. 22 wurde die Theorie besprochen, daß die Zellen an ihrer Oberfläche eine besonders differenzierte Hautschicht besitzen und es wurden bereits einige Angaben gemacht, die für das tatsächliche Vorhandensein einer solchen Grenzschicht als Abschluß nach außen sprechen. Besonders beweiskräftig scheinen aber folgende Experimente PFEFFERS, die zugleich auch die wichtige Funktion der Hautschicht für den Import und Export gelöster Substanzen erkennen lassen: „Wenn Pflanzenzellen, die einen größeren Saft Raum enthalten, in eine 5—20-proz. Lösung von einem geeigneten Salz oder von Zucker oder Glykose gebracht werden (Fig. 55), so verkleinern sie sich etwas, indem Wasser von innen

nach außen abgegeben wird; darauf hebt sich, wenn die Wasserentziehung weiter fortgeht, der Protoplasmaschlauch von der Zellulosehaut ab, die selbst vermöge ihrer größeren Festigkeit nicht weiter zusammenschrumpfen kann (DE VRIES IV 1877). Die Salz- oder Zuckerlösung ist also jetzt durch die Zellulosehaut hindurchgetreten und fährt fort, dem Protoplasmaschlauch weiter Wasser zu entziehen. Derselbe schrumpft daher je nach der Konzentration der Zusatzflüssigkeit auf einen immer kleineren Raum zusammen. Der in ihm eingeschlossene Saft wird dementsprechend konzentrierter. Trotz dieser unter dem Namen der Plasmolyse zusammengefaßten Veränderungen kann der Protoplasma Körper wochenlang am Leben bleiben und das Strömungsphänomen zeigen; er kann sich selbst mit einer neuen Zellulosehaut umgeben, verarrt aber in dem kollabierten Zustand.

Wenn die durch Plasmolyse schlaff gewordenen Zellen wieder vorsichtig in reines Wasser übertragen werden, so tritt jetzt der umgekehrte Prozeß ein. Die innerhalb der Zellulosemembran eingeschlossene Salz- oder Zuckerlösung usw. diffundiert in das Wasser. Ebenso dehnt sich hierauf der Protoplasmaschlauch aus, weil jetzt der in ihm enthaltene Zellsaft an osmotisch wirksamen Stoffen reicher als seine Umgebung ist und so eine entgegengesetzte Wasserströmung verursacht. Die Ausdehnung schreitet allmählich durch Wasseraufnahme so weit fort, bis sich der Protoplasmaschlauch wieder an die Zellulosemembran fest angelegt hat und bis sich schließlich auch die ganze Zelle wieder zur ursprünglichen Größe gestreckt hat.

Andere Experimente haben gelehrt, daß die Innenfläche der Zellmembran unter einem hydrostatischen Druck von 2—4 Atmosphären steht. Derselbe bewirkt den natürlichen Turgor oder die Turgeszenz von Pflanzenteilen. Er wird dadurch hervorgerufen, daß im Zellsaft osmotisch sehr wirksame Substanzen enthalten sind, wie Salpeter, Pflanzensäuren und ihre Kalisalze, welche auf Wasser eine kräftige Anziehung ausüben (PFEFFER I 1881, DE VRIES IV 1877).

Somit läßt sich der den Zellsaft umschließende Protoplasmaschlauch einer dünnwandigen, sehr dehnbaren Blase vergleichen, die mit einer konzentrierten Salzlösung gefüllt ist. Wird eine solche Blase in reines Wasser gelegt, so muß die Salzlösung Wasser anziehen und dadurch einen Strom hervorrufen, der zur Folge hat, daß die Blase unter dem steigenden Druck ihres sich durch Anziehung vergrößernden Inhalts anschwillt und ihre Wand immer mehr verdünnt wird. Die Dehnung der Blase findet erst ihr Ende, wenn äußere und innere Flüssigkeit sich in osmotischem Gleichgewicht befinden. So müßte auch der Protoplasmaschlauch vieler Pflanzenzellen durch den von innen wirkenden Druck (Turgor) mächtig ausgedehnt werden, wenn dieser Dehnung durch die weniger nachgiebige Zellulosemembran keine Schranke gesetzt würde.

Es könnte nun freilich ein Gleichgewichtszustand zwischen Zellsaft und umgebender Flüssigkeit hergestellt werden, wenn aus der Zelle die osmotisch wirksamen Stoffe in das Wasser diffundieren würden, wodurch die Ursache für den inneren Druck entfernt worden wäre. Dies wird aber ebenfalls durch die Eigenschaften der lebenden plasmatischen Hautschicht verhindert. Wie dieselbe darüber entscheidet, ob ein Körper in das Innere der Zelle gelangt, so besitzt sie auf der andren Seite auch, wie schon oben erwähnt und an einem Beispiel gezeigt wurde, die wichtige Eigenschaft, im Zellsaft gelöste Stoffe zurückzuhalten, welche ohne

diese Eigenschaft vom umspülenden Wasser ausgewaschen werden müßten (PFEFFER I 1881).

Daß der Zellsaft in der Tat unter einem höheren Druck steht, bei Wasserpflanzen z. B. unter einem höheren Druck als das umgebende Wasser, davon kann man sich durch einfache Experimente leicht überzeugen, wie NÄGELI (IV 1855) angegeben hat. Wenn in einer Spirogyra eine Zelle durch einen Schnitt geöffnet wird, so daß ihr Inhalt zum Teil ausfließt, so werden die Querwände der beiden angrenzenden Zellen nach dem Hohlraum des verletzten Gliedes vorgewölbt. Der Druck in den unverletzten Zellen muß daher jetzt größer sein als in der angeschnittenen Zelle, in welcher der Druck infolge der Verletzung auf die Spannung des umgebenden Wassers herabgesunken ist.

Aus dem Verlauf der Plasmolyse kann man zwei Schlüsse ziehen: einmal, daß die Zellulosehaut für die angewandten Salzlösungen durchlässig ist, zweitens, „daß nennenswerte Mengen des gelösten Salzes durch die Plasmamembran nicht diosmieren, denn ein solches Eindringen in den Protoplasmakörper oder in den Zellsaft würde eine Vermehrung osmotisch wirkender Stoffe im Innern der Plasmamembran und damit eine Volumzunahme des Protoplasmakörpers zur Folge haben (PFEFFER).“

Die Zelloberfläche verhält sich nach diesen Beobachtungen wie eine semipermeable Membran, die von PFEFFER im Modellversuch im Anschluß an TRAUBE dadurch hergestellt wurde, daß er Kupfersulfat und Ferrocyankalium in wässriger Lösung im Inneren eines Tonzylinders miteinander reagieren ließ und so in Poren des Zylinders eine Niederschlagsmembran erzeugte, die ebenfalls für Wasser durchlässig, für Salze dagegen impermeabel ist.

Für das tatsächliche Vorhandensein einer semipermeablen Hautschicht auch bei tierischen Zellen sprechen eine große Reihe von Beobachtungen. So brachten O. WARBURG und E. N. HARVEY mit Neutralrot vital rot gefärbte Seegeleier in Seewasser, das durch Natronlauge oder eine andere starke Base alkalisch gemacht war. Die rote Farbe der Seegeleier blieb unverändert, obgleich auf Spuren von Alkali die rote Farbe des Neutralrots in gelb umschlägt, ein deutlicher Beweis, daß die Natronlauge bzw. die OH-Ionen nicht ins Zellinnere eindringen. Das gleiche gilt übrigens auch für Paramaecien und pflanzliche Zellen. Einen weiteren zwingenden Beweis, daß „an der Zelloberfläche eine Barriere existiert, welche die Salze im Inneren hindert, frei hinauszudiffundieren“, bilden nach HÖBER die Beobachtungen ABDERHALDENS, daß die roten Blutkörperchen der Säugetiere oft einen ganz anderen prozentualen Salzgehalt haben als das umgebende Blutserum, trotzdem „die Salze nur zum kleinen Teil chemisch an das Plasma gebunden, zum größten Teil vielmehr frei gelöst, d. h. in Ionenform im Zellinneren vorhanden sind“ und ohne die besondere Hautschicht ohne weiteres hinauszudiffundieren müßten.

Über die Zusammensetzung und den Bau dieser Hautschicht existieren nun sehr verschiedene Theorien. Nach der Ansicht OVERTONS besteht sie aus Lipoiden. Alle Stoffe, die lipoidlöslich sind, vermögen daher ins Zellinnere einzudringen, was tatsächlich für eine große Reihe von Substanzen, Alkohol, Aldehyd, viele basische Farbstoffe an den verschiedenartigsten tierischen und pflanzlichen Zellen sich nachweisen ließ. Dasselbe trifft auch für die Narkotika zu, und gerade auf diese Tatsache haben OVERTON und H. H. MEYER ihre berühmte Lipoidtheorie der

Narkose aufgebaut. Es konnte von beiden Forschern der Nachweis geführt werden, daß die Wirksamkeit eines Narkotikums gerade so wie seine Permeabilität in die Zelle von seinem Verteilungsquotienten auf ein Öl-Wassergemisch abhängt, oder mit anderen Worten: es besteht eine sehr weitgehende Parallelität zwischen narkotischer Kraft und dem Verteilungsquotienten Öl-Wasser. Folgende Tabelle OVERTON'S illustriert diese Verhältnisse für Alkohole mit steigender Länge der Kohlenstoffkette, wobei als Testobjekt Kaulquappen benutzt wurden. Man erkennt ohne weiteres, wie die kritische Narkotikumskonzentration, in der die Froschlarven unbeweglich wurden, parallel mit der zunehmenden Löslichkeit in Öl und der abnehmenden Löslichkeit in Wasser ansteigt.

Narkotikum	Kritische Konzentration in g-Mol.	Löslichkeit Wasser : Öl
Methylalkohol	0,52 - 0,62	Löslichkeit in Wasser $\infty$ , erst in über 50 Teilen Öl löslich.
Athylalkohol	0,27 - 0,31	30 : 1.
Propylalkohol	0,11	8 : 1.
Butylalkohol	0,038	löst sich in 12 Vol. Wasser, in Öl $\infty$
Caprylalkohol	0,0004	löst sich in 2000 Vol. Wasser, in Öl $\infty$

Nun ist der Teilungsquotient Öl-Wasser von der Temperatur abhängig und sinkt z. B. für Chloralhydrate bei abnehmender Temperatur. Dementsprechend sinkt wie H. H. MEYER beobachtet hat, auch die kritische Narkosekonzentration und es erklärt sich so die auf den ersten Blick merkwürdige Tatsache, daß Froschlarven, die bei 30° C in  $1/250$  Normal-Chloralhydratlösung völlig gelähmt waren, bei bloßem Abkühlen der Lösung wieder beweglich wurden.

Trotzdem die Lipoidtheorie der Zelloberfläche eine ganze Reihe von Erscheinungen gut erklärt, ist sie jedoch sicher nicht für alle Fälle ausreichend. Teilweise im Gegensatz zu ihr hat neuerdings J. TRAUBE (1908, 1913) darauf aufmerksam gemacht, daß die narkotische Grenzkonzentration eines Stoffes nicht bloß seiner relativen Lipoidlöslichkeit, sondern auch seiner Oberflächenaktivität parallel geht. Alle Narkotika erniedrigen, in Wasser gelöst, die Oberflächenspannung, sammeln sich an den Grenzflächen in stärkerer Konzentration an, so auch an der Grenze von Zelle und Wasser. Das tun sie um so reichlicher, je oberflächenaktiver sie sind, je geringer ihr „Haftdruck“ zu dem Wasser ist, und damit wächst auch ihre Chance, von dem Plasma bzw. der Zelloberfläche aufgenommen zu werden, namentlich wenn ihr Haftdruck größer ist. Das trifft nun für Lipoide zu, aber auch für Eiweißkolloide. TRAUBE erblickt daher einen Vorzug seiner Theorie gegenüber der Lipoidtheorie in dem Umstand, daß sie das Eindringen und Austreten von Zucker, Salzen und anderen Stoffen, die nicht lipoidlöslich sind und doch wenigstens zeitweise sicher permeieren, erklärt. Namentlich die Salze und der Zucker haben einen großen Haftdruck an Wasser und sollen demzufolge auch nur langsam durch die Zellhaut hindurchdiffundieren können.

Immerhin befriedigt auch die Haftdrucktheorie TRAUBES nicht, wie bereits HÖBER hervorhebt. Denn zeitweise sind die Zelloberflächen, wie wir bereits geschildert haben, nicht nur schwer, sondern gar nicht für Salze durchgängig. Ganz versagt aber auch die Haftdrucktheorie, wenn sie uns den Unterschied zwischen der lebenden und der toten

Zelle erklären soll. Denn sobald eine Zelle abstirbt, diffundieren sofort die für Oberflächen inaktiven Salze unbehindert aus dem Zellinneren hinaus oder umgekehrt in dasselbe hinein. Die Zellen verlieren damit die Fähigkeit zur Plasmolyse und durch Diffusion stellt sich rasch ein Gleichgewichtszustand zwischen Zellinneren und umgebenden Medium ein. „An der Oberflächenaktivität hat sich durch den Tod nichts geändert, aber die Phasengrenze Wasser-Zelle hat eine andere Beschaffenheit angenommen“, bemerkt HÖBER mit Recht.

Die Zelle ist eben kein starres unveränderliches Gebilde, sondern im lebenden Zustand steten Veränderungen unterworfen, die bedingt durch den wechselnden Zustand ihres Inneren und der äußeren Umgebung ihre Grenzschicht bald mehr, bald weniger durchlässig machen. Hier sei nur auf die wichtigen Untersuchungen von EMBDEN und seiner Schüler hingewiesen, daß die Permeabilität der Muskelfasergrenzschichten unter verschiedenen physiologischen Bedingungen eine sehr wechselnde ist. Im Augenblick der Kontraktion tritt unter Steigerung der Permeabilität Phosphorsäure aus dem quergestreiften Muskel aus; im ermüdeten Muskel ist die Permeabilität dauernd gesteigert und sinkt erst wieder während der Ruheperiode zur Norm ab. K- und Ca-Ionen in der umspülenden Flüssigkeit setzen die Permeabilität herab. Eine ähnliche, mit Phosphorsäureausscheidung verbundene Permeabilitätsveränderung konnte neuerdings von H. LANGE und M. SIMON auch für die Zellen der Retina, wenn sie einem Lichtreiz ausgesetzt wurden, festgestellt werden. Schon früher haben LIPESCHKIN und TRÖNDLE gezeigt, daß bei Pflanzenzellen die Permeabilität für Salze und Traubenzucker durch Belichtung steigt. Ebenso sinkt nach Beobachtungen von OSTERHOUT bei Pflanzenzellen die Permeabilität durch Zusatz von Kalziumchlorid.

Daher erscheint uns folgende von PFEFFER, LIPESCHKIN, LILLIE u. a. vertretene Ansicht über die Beschaffenheit der Zelloberfläche zurzeit die am besten begründete zu sein, daß sie aus einem Gemisch von Lipoiden und Eiweißkolloiden besteht, die unter dem Einfluß der stets wechselnden inneren und äußeren Umgebung sich in verschiedenem Quellungsgrad befinden und damit die Bedingungen für eine Permeabilität auch nicht lipoidlöslicher bzw. oberflächeninaktiver Stoffe schaffen. Die Plasmahaut wirkt dann ähnlich wie ein Ultrafilter, dessen Porenweite mit dem Quellungsgrad der Kolloide sich ändert. Diesen Vergleich hat als erster RUHLAND gebraucht und durch Untersuchung der Permeabilität zahlreiche Farbstoffe von verschiedener Teilchengröße nachgewiesen, daß tatsächlich die hochkolloidalen Farbstoffe gar nicht oder nur schwer, dagegen die molekulardispersen rasch und leicht eindringen.

### Die Speicherung von gelösten Stoffen im Inneren der Zelle.

(Die vitale Färbung.)

Nachdem wir so in der Hautschicht ein wichtiges Organ kennen gelernt haben, das die Stoffaufnahme und -Ausscheidung reguliert, wollen wir jetzt die Faktoren besprechen, welche die Speicherung der eingedrungenen Substanzen im Zellinneren bewirken. Daß hierin die einzelnen Zellen sich ganz verschieden verhalten, zeigen ja schon ihre chemischen Analysen, ebenso auch die wechselnden morphologischen Bilder. Die einen

Zellen sind befähigt, Fett, andere wiederum besonders Glykogen oder Stärke zu speichern, einige lagern Kalksalze in ihrem Inneren ab usw. Offenbar spielt hierbei die Verschiedenheit des lebenden Zellprotoplasma die Hauptrolle, und so lange wir so wenig von seinen Eigenschaften wissen, wird eine ins Einzelne gehende Analyse der wechselvollen chemischen und chemisch-physikalischen Prozesse, die meist an den als Nährstoffe ins Zellinnere gelangten Substanzen und an dem Protoplasma vor sich gehen, ganz unmöglich sein. Immerhin hat man versucht, dieses wichtige, für das volle Verständnis des Zellstoffwechsels grundlegende Problem einer physiologischen Untersuchung zu unterziehen, und hat dazu in erster Linie Farbstoffe benutzt, weil wir ihr Schicksal im Inneren der Zelle besonders leicht mikroskopisch verfolgen können. Eine gute kritische Darstellung der bisher mit der „vitalen“ Färbung an tierischen und pflanzlichen Zellen gewonnenen Resultate ist von W. v. MÖLLENDORFF (1920) unter Benutzung zahlreicher eigener Untersuchungen veröffentlicht worden.

Bringt man Pflanzen, Infusorien, kleine vielzellige Tiere, wie z. B. Daphnien und Froschlärven, in eine wässrige Farblösung oder injiziert man größeren Tieren Farblösungen subkutan, so beobachtet man, falls die Farbstoffkonzentration nicht giftig wirkt, daß eine von Fall zu Fall wechselnde Zahl von Zellen in ihrem Inneren den Farbstoff speichert und ihm dadurch erst mikroskopisch sichtbar werden läßt. Benutzt man saure, möglichst lipoidunlösliche Farbstoffe, wie z. B. das sehr geeignete Trypanblau, so werden stets nur wenige Zellen vital gefärbt, besonders leicht die sekretorisch tätigen Nierenzellen, die Sternzellen der Leber u. a. In ihnen beobachtet man zunächst kleinste, blaß gefärbte Tröpfchen, deren Zahl, Größe und Farbdichte allmählich zunimmt. Hat der benutzte Farbstoff kolloidale Eigenschaften, so zeigen die größeren Farbstoffkügelchen oft eine Ausflockung, sodaß in der gefärbten Flüssigkeitsvakuole feste Farbstoffeinschlüsse sich bilden. Nach der Ansicht v. MÖLLENDORFFS sind die Farbstoffvakuolen in der Zelle nicht präformiert, sondern werden neu extraplasmatisch, d. h. zwischen dem aktiven Protoplasma durch die Lebenstätigkeit der Zelle neu gebildet, genau so wie ein Fett- oder Glykogen-tröpfchen. Die Speicherung ist ein rein chemisch-physikalischer Vorgang, in dem keinerlei chemische Bindung an präformierte Zellbestandteile dabei erfolgt.

Anders verhalten sich dagegen die basischen Farbstoffe, die im Gegensatz zu den sauren alle Zellen bald mehr oder minder stark mikroskopisch sichtbar vital färben. Dabei erscheint der Farbstoff einmal mehr diffus in der Zelle verteilt, namentlich im Anfang seiner Einwirkung und außerdem um so stärker, je lipoidlöslicher er ist. Nach der Ansicht von NIERENSTEIN und MÖLLENDORFF wird dabei der Farbstoff an die Protoplasmalipide gebunden, tritt also mit dem aktiven Protoplasma in direkte Verbindung, wird dabei auch von demselben chemisch verändert und unter Umständen entfärbt, wie das Methylenblau. Ein anderer Teil des basischen Vitalfarbstoffs wird außerdem aber granular gespeichert und zwar ein um so größerer Teil, je weniger lipoidlöslich er ist. Werden z. B. Froschlärven in eine Lösung von Methylenblau (1:100000) gebracht, so erzielt man nach einigen Tagen eine intensive Blaufärbung der ganzen Tiere (O. SCHULTZE, 1887). A. FISCHEL (1901) verwandte zu dem gleichen Zweck das noch geeignetere, weil weniger giftige Neutralrot. Der Farbstoff findet sich, wie Fig. 56 und Fig. 57 zeigen, nach einiger Zeit nament-

lich im Protoplasma der Epithelzellen in Form kleinster Tröpfchen abgeschieden. Wie die Figur deutlich zeigt, sind in den LEYDIGSchen Zellen die Drüsengranula besonders intensiv rot gefärbt; in Eizellen speichern besonders die Dotterkörnchen den vitalen Farbstoff, wie die Beobachtungen von O. HERTWIG an Seeigeln (1890), von MÖLLENDORFF am Froschei und von GRÄPER (1911) am Hühnerei lehren. Schließlich sei daran erinnert, daß der Inhalt der Nahrungsvakuolen sich ebenfalls besonders stark färbt.

Im Gegensatz zu den sauren Farbstoffgranula sind die basisch gefärbten offenbar in den Zellen bereits vorher vorhanden, sind aber keine lebenswichtigen Zellorgane, wie vielfach angenommen wird, sondern totes Einschlußmaterial, was entweder der pro- oder der regressiven Stoffmetamorphose angehört (Nährmaterial, Exkretstoffe). Dasselbe hat entweder eine saure oder amphotere Reaktion und geht so chemische

Fig. 56.



Fig. 57.



Fig. 56. Partie aus der um die Nasenöffnung gelegenen Flimmerepithelzone von der Salamanderlarve nach Vitalfärbung mit Neutralrot. Nach ALFRED FISCHEL. Vergr. 300.

Fig. 57. Tiefere Schicht der Epidermis der Salamanderlarve nach Neutralrotfärbung. Nach A. FISCHEL. LZ LEYDIGSche Zellen. ZZ Zwischenzellen.

Bindungen mit den basischen Farbstoffen ein. So ist es denn auch v. MÖLLENDORFF gelungen, die sauren Farbstoffgranula mit basischen Farbstoffen vital doppelt zu färben, wobei der saure Farbstoff intrazellulär genau so wie im Reagensglas mit dem basischen Farbstoff reagierte, d. h. zum Teil als Neutralprodukt ausflockte, bzw. im Überschuß des einen Farbstoffes sich wieder löste und so ein Mischgranulum bildete. Anders dagegen fiel das Resultat aus, wenn v. MÖLLENDORFF nicht wie in dem soeben geschilderten Versuch zuerst den sauren, sondern umgekehrt zunächst den basischen Farbstoff einwirken ließ. Dann wurden basische Farbstoffe an die präformierten anderweitigen Zellgranula angelagert; es bildeten sich nun nach Zufuhr des sauren Farbstoffes neu die sauren Farbstoffgranula aus; da aber der basische Farbstoff bereits chemisch anderweitig gebunden war, so kam es nicht zur Bildung von Mischgranula. Mit Recht erblickt v. MÖLLENDORFF in diesem verschiedenen Anfall der beiden soeben beschriebenen Experimente eine gute Stütze für seine Ansicht von der verschiedenen Genese der sauren und basisch gefärbten Zellgranula.



Da nun der Gehalt an granulären Zelleinschlüssen, ebenso auch der Lipoidreichtum der einzelnen Zellen ein verschiedener ist, so sind damit schon Momente gegeben, die den vitalen Färbungsprozeß beeinflussen. Sehr wichtig ist ferner noch die H- und OH-Ionenkonzentration, d. h. die saure oder basische Reaktion des Zellinneren. Ist doch nach BETHE (1916, 1922) und ROUDE (1917) das Speicherungsvermögen saurerer Zellen, z. B. der Zellen von Äpfeln und Stachelbeeren, besonders groß für saure Farbstoffe, während alkalisch reagierende Zellen viel besser basische Farbstoffe speichern. Ja, es ist den genannten Forschern gelungen, dadurch, daß sie die Zellen künstlich durch Vorbehandlung mit schwachen Säuren oder Basen in ihrer Reaktion umstimmen, den Farbstoffeffekt umzudrehen. PFEFFER hat ferner gezeigt, daß in dem Saft von Pflanzenzellen häufig Gerbsäuren vorhanden sind, die mit Anilinfarben teils unlösliche (Methylenblau), teils schwer diosmierbare (Fuchsin) chemische Verbindungen eingehen und daß dadurch der Farbstoff im Zellinneren und im Zellsaft besonders angereichert wird.

Wie hier die Gerbsäure, so werden auch in vielen anderen Zellen besondere chemische Verbindungen vorhanden sein, die eine besonders große Affinität zu gewissen in die Zelle hineingelagerten Stoffen besitzen und sie mittels derselben verankern und speichern. EHRLICH hat die Annahme solcher mit bestimmten chemischen Affinitäten ausgestatteten Zellsubstanzen, die er Chemorezeptoren nennt, zur Grundlage seiner erfolgreichen Chemotherapie gemacht. Er stellt sich vor, daß die Affinität oder Avidität der Zelle auf besonderen, in ihr vorhandenen chemischen Gruppierungen beruht, durch welche sie andere mit ihr in Berührung kommende Stoffe bindet. Je mehr eine Zelle solche Chemorezeptoren besitzt, welche EHRLICH in der Sprache der Chemiker auch als Reaktionsketten oder Seitenketten bezeichnet, um so zahlreichere Angriffsstellen bietet sie zu anderen chemischen Körpern dar.

Bei Krankheiten, die auf dem Eindringen fremder parasitischer Zellen, wie der Malariaplasmodien, der Trypanosomen, der Spirochäten, der Recurrensspirillen usw. beruhen, ist es Aufgabe der Chemotherapie, Stoffe ausfindig zu machen, zu denen die Parasiten eine besondere Avidität, also besondere Chemorezeptoren zu ihrer Verankerung besitzen und durch deren Bindung sie zugleich geschädigt oder abgetötet werden. Damit diese Stoffe aber als wirkliche Heilmittel Verwendung finden können, ist es notwendig, daß zwischen ihnen und den Zellen des tierischen Körpers, in welchen die Parasiten eingedrungen sind, eine geringere oder gar keine Affinität besteht, damit der Kranke nicht selbst geschädigt wird.

Es kommt also, um eine Heilwirkung zu erzielen, darauf an, ob die benutzten chemischen Stoffe eine größere Avidität zum Parasiten oder zu den Körperzellen, oder wie sich EHRLICH ausdrückt, eine größere Parasitropie oder Organotropie zeigen. Das distributive Moment wird somit für den Heilerfolg der Chemotherapie entscheidend.

Um das Verhältnis an einem Beispiel zu erläutern, so werden durch Arsenverbindungen (Salvarsan) sowohl bestimmte einzellige Parasiten, als auch Organe der höheren Tiere geschädigt. Beide sind mit Chemorezeptoren für Arsen ausgerüstet. „Injiziert man also einer mit Trypanosomen infizierten Maus das betreffende arsenhaltige Heilmittel, so wird eine Verteilung des Arsenikals zwischen dem Parasiten und dem Organismus eintreten. Überwiegt die Aufnahme-fähigkeit der Parasiten, so

werden dieselben im Organismus abgetötet werden: findet das Gegenteil statt, so wird eine Abtötung der Parasiten nicht erfolgen. Der kurative Erfolg stellt wieder im normalen Heilversuch den Ausdruck des Differentials zweier Aviditäten dar“, d. h. um einen Heileffekt zu erzielen, muß man einer trypanosomenkranken Maus ein Arsenikal injizieren, das in einer für Trypanosomen tödlichen Dosis den Organismus der Maus nicht mehr schädigt.

Als parasitrope Substanzen haben sich bisher in der inneren Medizin vorzugsweise Chinin gegen Malariaplasmodien, Quecksilber und Arsenverbindungen gegen Syphilis (Spirochäten), gegen Recurrens (Recurrens-spirillen), gegen Schlafkrankheit (Trypanosomen), gegen Hühnerspirillose, Frambösie usw. bewährt.

## 2. Zur Morphologie der Substanzen, die bei der chemischen und formativen Tätigkeit der Zelle gebildet werden.

Die Substanzen, die von der Zelle während ihres Lebens aufgenommen, in verschiedenster Weise chemisch verändert und zum Teil auch durch ihre formative Tätigkeit in organisierte und mit einer feineren Struktur versehene Gebilde umgewandelt werden, fallen in das Bereich der mikroskopischen Untersuchung, sobald sie im Protoplasma und Kern optisch unterscheidbar werden. Sie sind es wesentlich, welche durch ihre Anhäufung und ungleiche Ausbildung die Größe und das besondere Aussehen der zahlreichen verschiedenen Zellenarten im histologischen System bestimmen.

Zur besseren Orientierung auf dem umfangreichen Gebiet, das jüngst eine ausführliche Besprechung nebst einem großen Schriftenverzeichnis in A. MEYERS Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere gefunden hat, lassen sich am besten zwei Gruppen von Gebilden unterscheiden, die für die Leistungen der Zelle sehr verschieden zu bewerten und von einer dementsprechenden Bedeutung sind.

Zur ersten Gruppe gehören die Betriebsstoffe und Produkte des Stoffwechsels. Da sie sich in einem rein chemischen, molekularen Zustand in der Zelle befinden, sind sie selbst lebloser Natur. Eingeschlossen in den lebenden Körper, treten sie in ihm dem Mikroskopiker meist in einem ungeformten, entweder flüssigen oder mehr konsistenten Zustand, seltener in Kristallform entgegen.

In der zweiten Gruppe werden Gebilde zusammengefaßt, die selbst mit eigentümlichen Organisationen, wie sie sich nur im Reiche der Lebewesen beobachten lassen, ausgestattet und dadurch am Lebensprozeß der Zelle in einer unmittelbaren Weise als die Betriebsstoffe teilzunehmen befähigt sind. Sie spielen die Rolle von besonderen Arbeitsorganen oder Werkzeugen im Organismus, die sich im Zusammenhang mit der später zu besprechenden Arbeitsteilung und histologischen Differenzierung entwickeln und mit besonderen Teilfunktionen des Lebensprozesses betraut sind. Je nachdem dies geschieht, können in der zweiten Gruppe dann wieder zwei Untergruppen unterschieden werden, einerseits die Organoide der Zelle, andererseits die Differenzierungsprodukte des Protoplasma, die *formed matter* von BEALE, die Metaplasmen HEIDENHAINS, die alloplasmatischen Substanzen MEYERS.

### a) Erste Gruppe.

Die leblosen, ungeformten Betriebsstoffe und Produkte des Stoffwechsels der Zelle.

Wenn wir uns eines Vergleichs zur Erläuterung ihrer Rolle im Organismus bedienen, so würden die jetzt zu besprechenden Substanzen sich den in eine Dampfmaschine zu ihrem Betrieb eingeführten Heizmaterialien, Holz, Steinkohle, Naphtha, Petroleum, ferner dem Wasser, das durch Erhitzen in Dampf verwandelt wird, und den Schmierölen, welche die Reibung der Maschinenteile verhindern, vergleichen lassen. Sie werden von A. MEYER als „ergastische Substanzen“ und ihre kleinsten, mikroskopischen Massenteilchen als „Ante“ bezeichnet. Unter diesen werden dann wieder je nach ihrer chemischen Beschaffenheit und physiologischen Verwandlungsweise „Fettante, Eiweißante, Sekretante, Abfallante“ usw. unterschieden. Wir werden uns, so lange die neue Terminologie nicht allgemein eingeführt ist, der in den früheren Auflagen der Biologie gebräuchteren Namen auch in dieser Auflage bedienen.

Das Wasser ist mit den in ihm gelösten Salzen der allgemeinste und ganz unentbehrliche Betriebsstoff jeder Zelle. Es wird sowohl in kleinsten, mikroskopisch eben noch sichtbaren Tröpfchen, als auch in größeren Tropfen abgeschieden. Dadurch werden in ihm die Wabenhohlräume, auf denen BÜTSCHLI seine Wabentheorie des Protoplasma begründet hat, und die Vakuolen von verschiedener Größe hervorgerufen. Waben- und Vakuolenhohlräume sind aber nichts prinzipiell voneinander Verschiedenes, sondern gehen ineinander über, wenn durch Saftzunahme sich die Waben ausdehnen und durch Einreißen ihrer Zwischenwände zu allmählich größer werdenden Vakuolen zusammenfließen.

Die Wasseransammlung ist besonders wichtig für die Morphologie der Pflanzen. Kann doch eine einzelne Pflanzenzelle (Fig. 1) sich durch Saftabscheidung in sehr kurzer Zeit um mehr als das Hundertfache vergrößern. Auf der summierten Wirkung zahlreicher derartiger Zellvergrößerungen beruht das beträchtliche Wachstum, welches man während der Hauptvegetationsperiode im Frühjahr bei Betrachtung einzelner Pflanzenorgane oft mit Erstaunen wahrnimmt. Der Gehalt an fester Substanz kann in einem sehr wasserreichen Pflanzenteil schließlich nur 5 oder sogar nur 2 Proz. betragen. Am besten kann man die Vakuolenbildung im Protoplasma Schritt für Schritt verfolgen, wenn man die Zellen am Vegetationskegel eines Zweiges oder einer Wurzelspitze mit den weiter davon entfernten, sukzessive älter werdenden Zellen vergleicht. Am Vegetationskegel selbst sind die pflanzlichen Elementarteile kaum größer als die tierischen; es sind kleine Protoplasma Klümpchen mit Kern, eingehüllt in eine sehr dünne Zellulosemembran (Fig. 1). In einiger Entfernung von ihm vergrößern sie sich allmählich, indem im Protoplasma kleine Safttropfen ausgeschieden werden, die mit dem Alter der Zelle an Größe rasch zunehmen. Das Protoplasma gewinnt dadurch ein schaumiges Aussehen, wie Fig. 1 B s zeigt. Von einer Protoplasmaanhäufung, in welcher der Kern liegt, gehen dickere und feinere Häutchen aus, welche als Scheidewände die einzelnen Saft Räume voneinander trennen, sich an der Oberfläche zu einer zusammenhängenden Wandschicht (Primordialschlauch) verbinden und sich mit ihr der Innenfläche der vergrößerten und durch Wachstum verdickten Zellulosemembran (*h*) anschmiegen.

Hiervon lassen sich zwei verschiedene Zustände ableiten, welche

die ausgewachsene Pflanzenzelle darbietet. Durch weitere Vermehrung des Zellsaftes werden die Vakuolen vergrößert und die Scheidewände verdünnt. Diese reißen endlich teilweise ein, so daß die einzelnen Safräume sich durch Öffnungen in Verbindung setzen und einen einzigen zusammenhängenden Safräum bilden. Der Protoplasmakörper hat sich mithin jetzt umgewandelt in eine ziemlich dünne, der Zellulosemembran anliegende Schicht und mehr oder minder zahlreiche Protoplasmabalken und Fäden, welche den einheitlichen großen Flüssigkeitsraum durchsetzen (Fig. 1 C rechts und Fig. 58). In anderen Fällen endlich sind auch diese Protoplasmabalken im Innern der Zelle geschwunden. Der Protoplasmakörper besteht dann einzig und allein noch aus einem dünnen Schlauch, welcher die Innenfläche des Kämmerchens, um einen Ausdruck



Fig. 58. Eine Zelle aus einem Staubfadenhaar von *Tradescantia virginica*. Vergr. 240. Nach STRASBURGER, Botanisches Praktikum.

von SACHS (1 1882) zu gebrauchen, wie eine Tapete die Zimmerwand bedeckt und einen einzigen großen Safräum einschließt (Fig. 1 C links untere Zelle und Fig. 55). In sehr großen Zellen ist der Primordialschlauch, wie ihn früher die Botaniker nannten, zuweilen so dünn, daß man ihn, vom Zellkern abgesehen, selbst bei starker Vergrößerung kaum wahrnimmt, und daß man, um ihn klar zur Anschauung zu bringen, besondere Untersuchungsmethoden anwenden muß.

Eine ebenso reiche Vakuolenbildung und Saftabscheidung, wie sie sich in Pflanzenzellen findet, zeigt uns zuweilen auch das hüllenlose Protoplasma niederer, einzelliger Organismen, namentlich einzelliger Rhizopoden und Radiolarien. So bietet uns der in Fig. 54 abgebildete Körper eines Aktinosphaerium ein völlig schaumiges Aussehen dar, ähnlich einem durch Schlägen hergestellten feinen Eiweiß- oder Seifenschaum.

Durch die Vakuolenbildung wird der Protoplasmakörper aufgelockert und werden Flächen in ihm geschaffen, an denen die Protoplasmateilchen in unmittelbare Wechselwirkung zu dem in den Vakuolen enthaltenen Saft treten können. Durch die ganze Einrichtung wird offenbar die Stoffaufnahme und -abgabe ungemein erleichtert. Sie kann als innere Oberflächenvergrößerung der äußeren Oberflächenvergrößerung gegenübergestellt werden, welche sich uns (wie bei den Rhizopoden, Fig. 105) in der Bildung reich verzweigter Pseudopodien darbietet und wohl dem gleichen Zweck dient.

In bezug auf seine chemischen Eigenschaften ist der Zellsaft eine zusammengesetzte Nährlösung. Bei Pflanzen sind in ihr Pflanzensäuren und ihre Salze, salpeter- und phosphorsaure Salze, Zucker, in geringer Menge auch gelöste Proteinstoffe usw. enthalten. Zwischen Protoplasma und Saft wird daher ein ständiger Stoffwechsel stattfinden, indem jenes bald Substanzen zum Verbrauch aus dieser Quelle bezieht, bald andere Substanzen wieder an sie abgibt. Wenn der Saft eine konzentrierte Lösung osmotisch wirksamer Substanzen darstellt, übt er auf Wasser eine kräftig anziehende Wirkung und auf die ihm umgebenden Hüllen einen so bedeutenden inneren Druck aus, daß sie in einem prallen Zu-

stand, der schon früher (Fig. 85) als Turgor besprochen wurde, erhalten werden.

Manche Botaniker, wie namentlich DE VRIES (IV 1885) und WENT, erblicken in den Vakuolen besondere Zellorgane, die sich nicht zufällig im Zellkörper neu bilden, sondern nur durch Teilung hervorgebracht werden können. Schon in den allerjüngsten Pflanzenzellen sind nach ihrer Annahme außerordentlich kleine Vakuolen vorhanden, sie sich durch Teilung fortwährend vermehren und bei der Teilung der Zelle auf die Tochterzellen verteilt werden. Infolgedessen sollen sich von den Vakuolen des Meristems die sämtlichen Vakuolen der ganzen Pflanze herleiten, was von anderen Forschern indessen in Abrede gestellt wird. Wie das Protoplasma sich nach außen durch eine Hautschicht abgrenzt, besitzen nach DE VRIES auch die Vakuolen eine eigene Wand (den Tonoplasten), welche die Ausscheidung und Anhäufung der im Zellsaft vorhandenen, gelösten Stoffe regelt. (Man vergleiche auch die Hypothese über die Entstehung einer besonderen inneren Grenzschicht der „Verdauungsvakuolen“ S. 82.)

In geringer und konstanter Anzahl vorkommende Vakuolen können, so namentlich häufig bei Infusorien, eine mit besonderer Kontraktibilität ausgestattete Wandschicht erhalten und werden dann als kontraktile Vakuolen oder Behälter bezeichnet. Sie bilden dann, da sie von Konstanz und mit einer Funktion begabt sind, besondere Organoide des Protoplasmas.

Im Gegensatz zu den pflanzlichen Zellen kommt in den tierischen Elementarteilen Vakuolenbildung und Saftausscheidung außerordentlich selten vor. Am häufigsten wird sie noch in Organen angetroffen, die im Körper eine gewisse Stützfunktion zu erfüllen haben. Die Tentakeln mancher Cölenteraten, gewisse Körperanhänge von Anneliden besitzen in ihrer Achse, ebenso wie die Chorda dorsalis der Wirbeltiere, verhältnismäßig große, blasige Zellen, die nach außen durch eine feste Membran abgegrenzt sind und im Innern fast nur Zellsaft und eine sehr geringe Quantität Protoplasma nebst Kern enthalten. Auch hier werden, wie bei den Pflanzen, die festen Zellwände infolge osmotisch wirksamer Substanzen des Saftes prall gespannt sein. Obwohl über die Turgeszenz der hier in Frage kommenden Organe noch keine experimentellen Untersuchungen vorgenommen worden sind, läßt es sich doch nur in dieser Weise verstehen, daß die Chorda als ein stützender Stab im Körper der Wirbeltiere Verwendung findet. Indem die zahlreichen turgeszenten, kleinen Chordazellen nach außen durch eine feste, elastische Scheide zu einem Organe verbunden und gegen die Umgebung abgegrenzt sind, werden ihre einzelnen Turgorkräfte sich summieren und durch inneren Druck die gemeinsame Scheide in Spannung erhalten.

Saftaufnahme findet sich, wie beim Protoplasma, auch bei der Kernsubstanz und dient wohl hier dem Zweck, den aktiven Substanzen, dem Linin und Chromatin, eine größere Oberfläche zu verleihen und sie mit Nährflüssigkeit in direktere Beziehung zu setzen. Einen wie großen Umfang die Saftaufnahme erreichen kann, erfährt man am besten, wenn man das Volumen der kompakt gewordenen Kernsubstanz im Kopt eines Samenfadens mit dem Volumen vergleicht, welches der Samenkernel kurze Zeit nach der Befruchtung im Ei zeigt (s. Kapitel Befruchtung).

Während die Bildung von größeren Saftvakuolen in tierischen Zellen selten ist, werden bei ihnen dagegen häufig weiche oder feste Substanzen:

Fett, Glykogen, Schleim, Albuminate und Gemische von mehreren festen Substanzen, abgesondert und aufgespeichert. Dadurch wird das Protoplasma bei reichlicher Entwicklung von Einschlüssen ebenfalls zu einem Schaum- und Netzwerk, wie bei einem Aktinosphaerium (Fig. 54) umgewandelt, nur daß die Zwischenräume anstatt mit Saft mit dichteren Substanzen erfüllt sind.

Fett wird, wie der Zellsaft in jungen Pflanzenzellen, zuerst in kleinen Tröpfchen im Protoplasmakörper ausgeschieden. Wie dort die Saftvakuolen, vergrößern sich später die Fettröpfchen, verschmelzen unter-

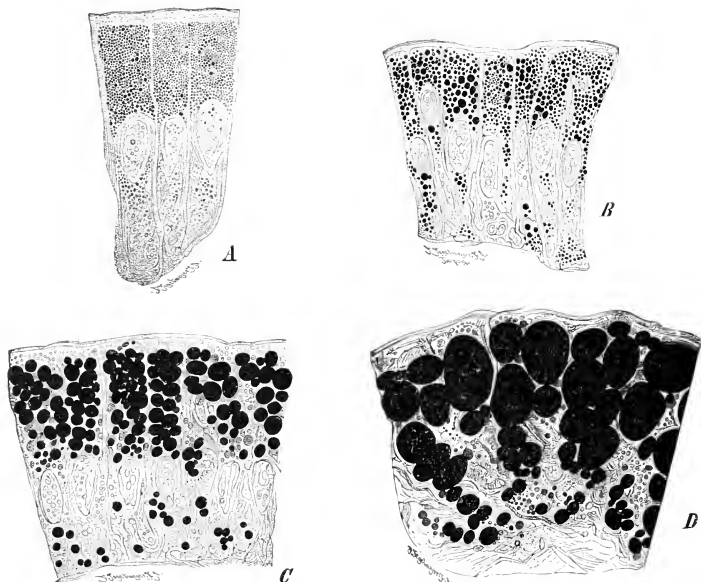


Fig 59. A—D Fettresorption beim Frosch nach KREHL.

einander und stellen schließlich einen einzigen großen Tropfen dar. Dieser füllt in der typischen Fettzelle des Fettgewebes ihren ganzen Binnenraum aus und wird nach außen nur von einer dünnen Protoplasmaschicht mit Kern und einer feinen Zellmembran umschlossen. Von den Veränderungen, die bei der Resorption fettreicher Nahrung in den Epithelzellen des Darmkanals zu beobachten sind, gibt KREHL eine lehrreiche Zusammenstellung aufeinanderfolgender Stadien, gestützt auf experimentelle Untersuchungen, die er am Darm des Frosches angestellt hat. Am Anfang der Resorption zeigt die Epithelzelle in dem Bezirk zwischen Kern und Kutikularsaum äußerst zahlreiche, kleinste Fettkörnchen, die infolge von Osmiumbehandlung als schwarze Punkte kenntlich werden (Fig. 59 A). Auf einem zweiten Stadium sind einzelne Körner erheblich vergrößert (Fig. 50 B), während die kleinsten in Abnahme begriffen sind.

Später (Fig. 59 C und D) entstehen durch Verschmelzung noch größere und weniger zahlreiche Tropfen; endlich haben sich einige wenige, intensiv durch Osmium geschwärzte, kolossale Fettkugeln gebildet, welche in großen Vakuolen des Protoplasma eingebettet sind und den Zellkörper stellenweise auftreiben.

Glykogen sammelt sich in den Leberzellen in einzelnen Tropfen an, die bei Zusatz von Jodjodkalium eine mahagonibraune Farbe annehmen und sich dadurch kenntlich machen lassen.

Schleimbildende Substanz (Mucigen) wird zuerst im Protoplasma in kleinen Tröpfchen abgeschlossen und nimmt allmählich an Menge oft so zu, daß die mit ihrer Bereitung betrauten Zellen (Fig. 60) zu Blasen angeschwollen sind oder die Form eines Bechers angenommen haben. Das Protoplasma ist meist an der Basis der Zelle, wo sich dann auch der Kern befindet, noch etwas reichlicher vorhanden, umgibt von hier die mucigene Substanz mit einer dünnen Hülle und breitet sich auch mit einzelnen Fäden netzartig in ihr aus. Durch Färbung mit manchen Anilinfarben läßt sich die mucigene Substanz vom Protoplasma schärfer unterscheiden.

Fig. 60.



Fig. 61.



Fig. 60. Becherzelle aus dem Blasenepithel von *Squatina vulgaris* in Müllerscher Flüssigkeit erhärtet. Nach LIST, Taf. I, Fig. 9.

Fig. 61. Dotterelemente aus dem Ei des Huhns. Nach BALFOUR. A Gelber Dotter. B Weißer Dotter.

Eiweißsubstanzen können ferner als kleinste kolloidale Körnchen und Fädchen in das Protoplasma eingelagert werden. Das bekannteste Beispiel hierfür sind die NISSL'schen Körner der Ganglienzellen, welche erst durch besondere Färbemethoden sichtbar werden und meist in spindlicher oder zackiger Form (Tigroid) zwischen den Neurofibrillen des Zellkörpers und der dickeren Ursprungsstämme der Dendriten zerstreut sind. Daß sie zu den vergänglichen Stoffwechselprodukten gehören, läßt sich aus den über sie gesammelten experimentellen Erfahrungen mit ziemlicher Sicherheit schließen, nämlich aus ihrem Schwund in Zellen, die längere Zeit stärker gereizt und überangestrengt sind, sodann aus ihrer Neubildung im Stadium der Ruhe.

In die gleiche Kategorie mögen wohl auch noch viele andere, entsprechend kleine Gebilde gehören, welche als Granula, Chondriosomen, Mitochondrien in der tierischen und pflanzlichen Histologie beschrieben, aber gewöhnlich zu den „Organoiden“ gerechnet und daher uns erst in der zweiten Gruppe beschäftigen werden (Fig. 65 u. 66). ARTHUR MEYER will in ihnen, wenigstens bei pflanzlichen Zellen, fast ausschließlich leblose Eiweißstoffe (Eiweißanten) als Abscheidungen im Protoplasma sehen.

Eine bedeutendere Größe und Festigkeit gewinnen die geformten

Produkte des Stoffwechsels sehr häufig in den Eizellen, die sich in der verschiedensten Weise mit Reservestoffen beladen. Nach ihrer Form werden sie als Dotterkügelchen (Fig. 60), Dotterkörner, Dotterplättchen unterschieden und stellen meist in chemischer Hinsicht ein Gemisch von Albuminaten und Fetten dar. Oft scheint die Eizelle fast ganz aus ihnen zu bestehen. Das Protoplasma füllt nur die kleinen Lücken zwischen ihnen aus, wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerkes; auf dem Durchschnitt durch ein Ei erscheint es als zartes Netzwerk, in dessen kleineren und größeren Maschen die Reservestoffe liegen. Nur an der Oberfläche des Eies und in der Umgebung des Keimbläschens findet sich Protoplasma als eine dickere, zusammenhängende Schicht.

Fig. 62.

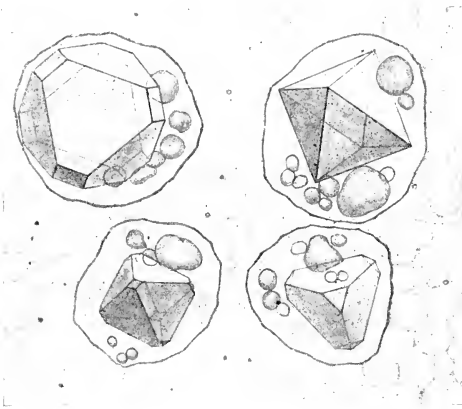


Fig. 62. Schnitt durch das Endosperm von *Ricinus communis* mit vier großen im Protoplasma eingebetteten Aleuronkörnern, die je einen Eiweißkristall enthalten. Das Protoplasma zeigt Schaum- oder Wabenstruktur, da die zahlreichen Öltröpfchen in ihm durch absoluten Alkohol herausgelöst sind. Nach ARTH. MEYER (l. c. 1920, Fig. 65.)

Ähnliche Plasmaprodukte, wie in tierischen, kommen auch in pflanzlichen Zellen vor, hier aber gewöhnlich nur in einzelnen Organen, die entweder speziell zur Aufspeicherung von Reservestoffen oder wie die Samen zur Reproduktion dienen. Dann finden sich die Zellen mit Öltröpfchen erfüllt (ölige Samen) oder mit Körnern verschiedener Eiweißsubstanzen (Vitellin, Kleber, Aleuron) oder mit Stärkekörnern, auf die an anderer Stelle noch genauer einzugehen ist (Fig. 69 *al*, *am*).

Zuweilen sind auch leblose Stoffwechselprodukte in der Form von Kristallen im Protoplasma, seltener im Kern, bei Pflanzen und Tieren beobachtet worden. Sie können aus Eiweiß- oder Salzverbindungen bestehen; sind nadel-, stab-, tafel- oder würfelförmig, bald kugelig oder polygonal.

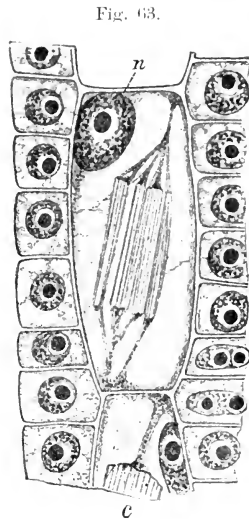
Eiweißkristalle werden häufiger in den Zellen verschiedener pflanzlicher Organe, in Blättern, Wurzeln, Knollen, namentlich aber im



Endosperm von Samen aufgefunden. Ein Beispiel hierfür gibt Fig. 62, ein Schnitt durch das Endosperm von *Ricinus communis*. In dem mit Reservestoffen der verschiedensten Art angefüllten Protoplasma finden sich außer vielen Öltröpfchen vier Aleuronkörner, in welchen je ein polygonal geformter Eiweißkristall mit scharfen Ecken und Kanten eingebettet ist. Über die Funde von Eiweißkristallen bei zahlreichen Tierarten (namentlich in Eiern, in interstitiellen Zellen des Hodens, in Epithelzellen usw.) findet sich eine gute Zusammenstellung mit Literaturnachweisen in MEYERS Buch.

Unter den im Protoplasma ausgeschiedenen Salzkristallen sind wegen ihrer großen Verbreitung im Pflanzenreich besonders die Kalziumoxalatkristalle zu erwähnen. Sie sind lange, feine, spitze Nadeln, die sogenannten Raphiden. Zu kleinen Bündeln vereint, von einer dünnen Protoplasmahülle umschlossen und durch Fäden mit der Zellulosewand verbunden, liegen sie scheinbar frei im Safttraum einer Raphidenzelle und dienen, wie STAHL nachgewiesen hat, den Pflanzen, bei denen sie in großer Menge vorkommen, in gewissem Grad zum Schutz gegen Tierfraß (Fig. 63).

Fig. 63. Raphidenzelle aus der Wurzel von *Hyacinthus*. *n* Zellkern, *c* Raphidenbündel. Aus ARTH. MEYER (l. c. 1920, Fig. 126).



### b) Zweite Gruppe.

Die organisierten, in gewissem Grade mit einem Eigenleben begabten Bestandteile der Zelle.

Inwieweit manche der vielen Gebilde, die bald hier, bald dort in der Zelle zu beobachten sind, zumal wenn sie eine nur ihnen eigentümliche Struktur besitzen, zu den toten oder lebenden Bestandteilen und damit in unsere erste oder zweite Gruppe gehören, ist unter Umständen eine schwer zu entscheidende Frage.

Zwar wird man in vielen Fällen um die Antwort nicht verlegen sein. Auf der einen Seite wird man ein Tröpfchen von Flüssigkeit, von Fett, von Glykogen, oder Dotterplättchen, auch wenn sie aus Albuminaten bestehen, oder Stärkekörner nicht zu den eigentlich lebenden Bestandteilen der Zelle rechnen; auf der anderen Seite wird man kein Bedenken tragen, die vom Plasma differenzierten Muskel- und Nervenfibrillen als ebenso belebt wie dieses zu bezeichnen. Bei den Zellhäuten und Grundsubstanzen dagegen werden viele in Zweifel geraten, wie sie sich entscheiden sollen. Wir tragen kein Bedenken, ihnen, soweit sie mitwirkende Teile eines lebenden Organismus und Produkte seiner formativen Tätigkeit, sein Metaplasma, sind, bis zu einem gewissen Grade, bald in mehr, bald in minder abgeschwächter Weise Leben zuzuschreiben. Ohne uns in die schwierige und undankbare Aufgabe einer Definition, was das

Wesen des lebenden und leblosen Zustandes sei, des näheren einzulassen, wird man wohl nicht bezweifeln können, daß es zwischen beiden Übergänge gibt, z. B. zwischen den in voller Aktivität befindlichen Zylinderzellen des Stratum cylindricum der Epidermis und den vollständig keratinisierten Schüppchen der obersten Lage des Stratum corneum, zwischen der in Bildung begriffenen Cuticula eines Arthropoden und dem zur Abstoßung reifen Altersprodukt bei der Häutung. Und so sind auch, wie mir scheint, die verschiedenen Arten von Metoplasma, die durch die formative Tätigkeit des Protoplasma entstehen, je nach ihrer größeren oder geringeren Aktivität und je nach dem Grad, in welchem das Protoplasma selbst nach unserer oben entwickelten Ansicht an ihrer Zusammensetzung noch beteiligt ist, Träger des Lebens. Im übrigen verweisen wir auf die ausführlicheren Erörterungen, welche von HEIDENHAIN (I 1907, S. 33—48) hierüber angestellt worden sind und uns in manchen Beziehungen berechtigt zu sein scheinen.

In der zweiten Gruppe werden wieder die Organoide von den mit eigentümlicher Organisation versehenen inneren und äußeren Differenzierungsprodukten der Zelle, „den Metoplasmen“, unterschieden.

### z) Die Organoide,

Im Lebensprozeß der Zelle entstehen neben dem nie fehlenden Kern kleinste Gebilde, die wie dieser mit einer wenn auch viel mehr spezialisierten Teilfunktion betraut und meist in größerer Anzahl vorhanden sind. Sie können daher auch wie der Kern als Organoide der Zelle gedeutet werden. Zurzeit ist es noch unmöglich, alle verschiedenen Gebilde, die vielleicht zu ihnen gehören und häufig an der Grenze des mikroskopisch Sichtbaren stehen, auf ein gemeinsames, einheitliches Bildungsprinzip zurückzuführen. Der Forscher befindet sich hier etwa in derselben Lage, wie vor 100 Jahren bei der Frage nach dem elementaren Aufbau der Organismen, also vor der Entdeckung des Prinzips der Zellenbildung.

Am besten erforscht sind manche Organoide der Pflanzenzellen, soweit sie sich schon durch eine beträchtlichere Größe auszeichnen, wie die Chromatophoren, Trophoplasten, Amyloplasten, Chloroplasten; dagegen sind die ihnen in der tierischen Zelle vielleicht entsprechenden Gebilde, die als Granula, Chondrosomen und unter vielen anderen Namen beschrieben werden, von solcher Kleinheit, daß unsere Kenntnisse über sie trotz zahlreicher Untersuchungen noch wenig Befriedigung gewähren. Es muß sogar noch als eine offene Frage betrachtet werden, ob viele unter ihnen nicht zu den in der ersten Gruppe besprochenen, durch Ausfällung gewonnenen und durch Färbung deutlicher gemachten kolloiden Stoffwechselprodukten gerechnet werden müssen. Wir beginnen daher mit der Besprechung der leichter zu erforschenden und daher besser bekannten größeren Organoide der Pflanzenzelle.

1. Die Organoide in pflanzlichen Zellen. Dieselben sind zum Teil wegen ihrer Größe besser als die tierischen untersucht. So sind die Trophoplasten oder Chromatophoren hochorganisierte Differenzierungsprodukte des pflanzlichen Protoplasma; ihnen kommt dieselbe Konstanz wie dem Zellkern und eine große funktionelle Selbständigkeit zu. Sie dienen als Unterlage für spezifische chemische Prozesse, vermöge derer sie ganz besondere Aufgaben im Stoffwechsel der Zelle verrichten; daher können sie geradezu als Stoffwechselorganoide

bezeichnet werden. Ein Teil von ihnen ist sogar für die pflanzliche Ernährung besonders wichtig, da sich die Kohlensäureassimilation und die Stärkebildung in ihnen vollzieht (MEYER IV 1881, 1883). Die Trophoplasten (Fig. 64) sind kleine, meist kugelige oder ovale Körner aus einer dem Protoplasma verwandten, aber doch von ihm unterscheidbaren Substanz. Sie werden leicht durch Wasser und Reagentien bei der Präparation zerstört und lassen sich am besten durch Jodtinktur oder durch konzentrierte Pikrinsäure fixieren. In Nigrosin färben sie sich alsdann stahlblau, so daß sie sich vom Protoplasmakörper scharf abheben. Sie finden sich oft in großer Anzahl in der Zelle; können auch selbst in aktiver Weise ihre Form verändern. Nach den Untersuchungen von SCHMITZ (IV 1882), SCHIMPER (IV 1881, 1883) und MEYER (IV 1881, 1883) scheint eine direkte Neuentstehung von Trophoplasten im Protoplasma nicht vorzukommen, dagegen vermehren sie sich wie die Kerne durch zeitweise eintretende Teilung. Die Trophoplasten, die schon in der pflanzlichen Eizelle enthalten sind, würden somit den entsprechenden Gebilden aller aus ihr hervorgegangenen Zellgenerationen den Ursprung gegeben haben. Es gibt verschiedene Arten pflanzlicher Trophoplasten: morphologisch werden sie besonders dadurch voneinander unterscheidbar, daß die in ihnen ablaufenden, spezifischen chemischen Prozesse leicht zu erkennende Produkte liefern, Chlorophyll, Stärke oder beide zusammen oder verschiedenartige Pigmente; sie werden auch danach als Stärkebildner, Chlorophyllkörner und Farbstoffkörner unterschieden (Amylo- oder Leukoplasten, Chloroplasten, Chromoplasten).

Die meisten Stärkebildner (Fig. 65) finden sich in den nicht assimilierenden Zellen junger Pflanzenorgane und aller unterirdischen Teile, sowie in den Stengeln und Blattstielen. In den Scheinknollen von *Phajus grandifolius*, die für die Untersuchung besonders geeignet sind, stellen sie von der Fläche gesehen ellipsoide feinkörnige Scheiben dar; in der Profilansicht erscheinen sie stäbchenförmig und heben sich bei Behandlung mit Pikrignigrosin durch stahlblaue Farbe vom umgebenden Protoplasma ab. An einer Breitseite der Scheibe sitzt ein kleineres oder stärkeres Stärkekorn. Das kleinere ist ringsum von einem dünnen Überzug der Substanz des Leukoplasten umschlossen, das größere nur an der ihm zugekehrten Oberfläche. Im zweiten Fall zeigt es eine exzentrische Schichtung, und zwar derart, daß der Punkt, um den sich die Schichten herumlegen, sich in der Nähe der vom Leukoplasten abgewandten Oberfläche befindet. An dieser sind infolgedessen die Schichten sehr dünn und verdicken sich dann allmählich nach dem Stärkekorn zu, woraus hervorgeht, daß sie von ihm aus wachsen und ernährt werden. Oft ist in der Substanz des Stärkebildners noch ein stäbchenförmiger Eiweißkristall an der vom Amylunkorn abgewandten Fläche wahrzunehmen. Da nun Stärke, wie wir früher gesehen haben, nur in grünen

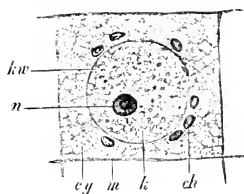


Fig. 64. Embryonale Zelle aus dem Vegetationskegel einer phanerogamen Pflanze, *k* Zellkern, *kw* Kernwandung, *n* Kernkörperchen, *cy* Cytoplasma, *ch* Chromatophoren oder Trophoplasten, *m* Zellwandung. Etwas schematisiert. Vergr. ca. 1000. Aus Lehrb. d. Botanik, STRASBURGER, NOLL usw.

Pflanzenteilen durch Synthese erzeugt werden kann, sind die weißen Stärkebildner nicht als ihre eigentlichen Ursprungsstätten zu betrachten. Vielmehr müssen die Leukoplasten die Stärke in gelöster Modifikation, vielleicht als Zucker, von den Orten, wo die Assimilation vor sich geht, bezogen haben. so daß dann ihre Aufgabe nur darin besteht, die gelöste Substanz wieder in ein festes und organisiertes Produkt umzuwandeln.

Mit den Stärkebildnern sind die Chlorophyllkörner (Fig. 66) nahe verwandt; denn sie können direkt aus ihnen durch Umbildung hervorgehen, indem sich in ihrer Substanz unter dem Einfluß des Lichtes Chlorophyll entwickelt. Die Leukoplasten ergrünen dann, nehmen an Größe zu und verlieren ihre Stärkekörner, die aufgelöst werden. Auf der anderen Seite nehmen die Chlorophyllkörner auch aus den farblosen Trophoplasten, die an den Vegetationspunkten als indifferente Anlagen vorkommen, ihren Ursprung. Endlich vermehren sie sich durch Teilung (Fig. 67); unter Zunahme ihrer Substanz strecken sie sich in die Länge und werden biskuitförmig, worauf sie schließlich in ihrer

Fig. 65.

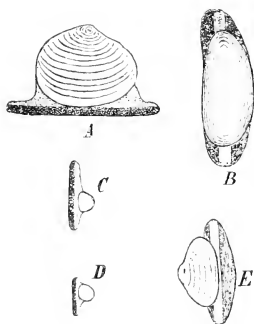


Fig. 66.

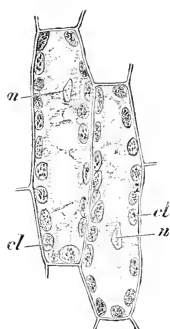


Fig. 65. *Phajus grandifolius*, Stärkebildner aus der Knolle. Nach STRASBURGER, Botanisches Praktikum. A, C, D und E von der Seite, B von oben, E grün gefärbt. Vergr. 540.

Fig. 66. Zwei Zellen mit Chlorophyllkörnern (cl) aus dem Blatt des Laubmooses *Funaria hygrometrica*. n Zellkerne. Vergr. 300.

Mitte durchgeschnürt werden. Sie finden sich in mehr oder minder großer Menge meist in der oberflächlichen Schicht des Protoplasma unmittelbar unter der Zellulosemembran (Fig. 66).

Die Chlorophyllkörner bestehen aus einer Grundlage, welche die Reaktionen des Eiweißes darbietet, und aus einem das Stroma durchtränkenden, grünen Farbstoff, dem Chlorophyll oder Blattgrün. Dasselbe läßt sich durch Alkohol extrahieren und zeigt in der Lösung deutliche Fluoreszenz, indem es in durchfallendem Licht grün, in reflektiertem Licht blutrot aussieht. In den Chlorophyllkörnern sind gewöhnlich mehrere sehr kleine Stärkekörner eingeschlossen, die in ihnen durch Assimilation gebildet worden sind. Am besten lassen sie sich, nachdem das Chlorophyll durch Alkohol ausgezogen ist, durch Zusatz von Jodtinktur nachweisen; sie werden daher als „Assimilationsstärke“ von der Reservestärke unterschieden, die meist aus vielmal größeren Körnern besteht, sich in gewissen Reservestoffbehältern der Pflanzen, z. B. den Kartoffelknollen, angehäuft findet und durch einfache Umwandlung löslicher, in der Pflanze zirkulierender Kohlenhydrate, wie Glukose, in eine unlösliche Verbindung ihren Ursprung nimmt.

Die in den Chloroplasten assimilierten kleinen Stärkekörnchen werden nach einiger Zeit wieder in ein lösliches Kohlenhydrat übergeführt und in diesem Zustand an andere Pflanzenteile als Nährmaterialien abgegeben. Eine derartige Auflösung tritt z. B. ein, wenn eine Pflanze längere Zeit im Dunkeln gehalten worden ist. Die eingetretene Veränderung läßt sich leicht mittels der Jodprobe nachweisen, nämlich dadurch, daß man ein Blatt zunächst in absoluten Alkohol einlegt, und nachdem alles Chlorophyll aus ihm ausgezogen ist, es in eine Jodlösung überträgt. War das Blatt belichtet gewesen, so nimmt es eine schwarzblaue Färbung an, da die Chloroplasten jetzt Stärke führen, die sich in Jod bläut. Dagegen unterbleibt die Blaufärbung bei einem Blatt, das längere Zeit im Dunkeln verweilt und daher seine Stärke wieder verloren hat.

Nach dieser Methode kann man auch Figuren und Worte auf der Oberfläche größerer Blätter gleichsam hervorzaubern, wenn man eine im Dunkeln gehaltene Pflanze ins Sonnenlicht stellt, zuvor aber einige Blätter mit Staniol bedeckt, aus welchem man eine Figur oder ein Wort ausgeschnitten hat. Bei Vornahme der Jodprobe tritt auf dem Pflanzenblatt die Figur oder das Wort in schwarzblauer Farbe hervor, weil nur diese Stellen belichtet waren und Stärke haben bilden können (Fig. 68).

Wie durch die Untersuchungen von STAHL gezeigt worden ist, können die Chlorophyllkörner, abgesehen von den zweckmäßigen Verlagerungen, welche sie durch Strömungen des Protoplasmas erfahren (s. Kap. VII II<sup>b</sup>), auch aktiv ihre Gestalt in unauffälliger Weise unter dem Reiz der Lichtstrahlen verändern. Während sie in diffusem Tageslicht polygonale Scheiben darstellen, welche ihre Breitseite der Lichtquelle zugekehrt haben, ziehen sie sich in direktem Sonnenlicht zu kleinen Kugeln oder ellipsoiden Körpern zusammen. Sie führen dadurch eine für die Chlorophyllfunktion zweckmäßige Bewegung aus und erreichen durch sie, „daß sie dem Sonnenlicht eine kleinere, dem diffus Tageslicht aber eine größere Fläche zur Annahme der Strahlen darbieten. Uns aber geben sie dadurch einen Einblick in den hohen Grad ihrer inneren Differenzierung, wie wir ihn durch das einfache Studium ihrer chemischen Tätigkeit bei weitem nicht hätten gewinnen können“ (DE VRIES IV 1889). Wie die Kerne, erscheinen sie im Hinblick auf ihre Vermehrung durch Teilung, im Hinblick auf ihr aktives Bewegungsvermögen und auf ihre Funktion beim Assimilationsprozeß als sehr selbständige, hochindividualisierte Plasmagebilde.

Endlich sind als eine besondere Abart der Trophoplasten noch die Farbkörner zu erwähnen, auf welche namentlich die gelbe und orangefarbene Färbung vieler Blüten zurückzuführen ist. Sie bestehen aus einem



Fig. 67. Chlorophyllkörner aus dem Blatt von *Funaria hygrometrica*, ruhend und in Teilung. Vergr. 540. Nach STRASBURGER. Botanisches Praktikum.

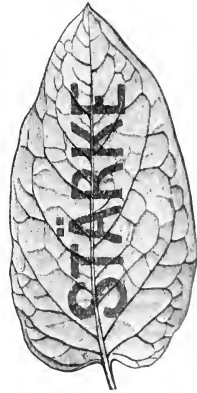


Fig. 68. Pflanzenblatt nach der angegebenen Methode mit Jod gefärbt. Nach PEEFFER.

protoplasmatischen Substrat, das meist sehr unregelmäßig gestaltet ist und bald die Form einer Spindel, einer Sichel, eines Dreieckes oder eines Trapezes hat. In dem Substrat sind Farbstoffkristalle abgelagert. Auch hier läßt sich an geeigneten Objekten die allmähliche Entstehung der Farbkörper aus farblosen Trophoplasten nachweisen. Auch hier hat WEISS spontane Bewegungen und Formveränderungen wahrgenommen.

Die Besprechung der verschiedenen Arten der pflanzlichen Trophoplasten schließen wir ab, indem wir noch genauer auf die Struktur der Stärkekörner eingehen, welche durch die Untersuchungen von NÄGELI (IV 1858, 1881) und die daran geknüpften Schlußfolgerungen eine große theoretische Bedeutung gewonnen haben. Die Stärkekörner (Fig. 70) zeigen in der Pflanzenzelle hinsichtlich ihrer Größe außerordentliche Verschiedenheiten. Auf der einen Seite sind sie so klein,

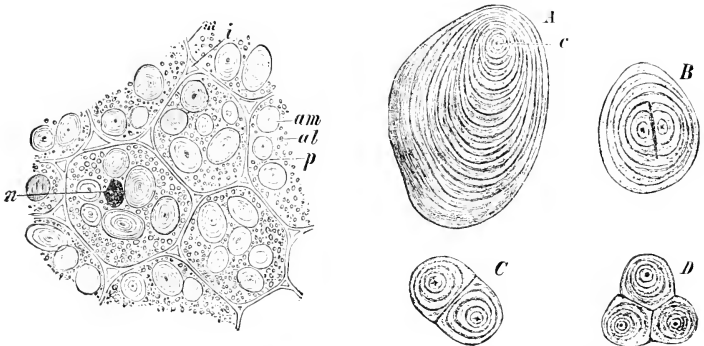


Fig. 69. Aus den Keimblättern der Erbse. *m* Zellhaut, *i* Interzellularraum, *am* Stärke, *al* Aleuronkörner, *p* Grundsubstanz, *n* Zellkern. Vergr. 240.

Fig. 70. Stärkekörner aus der Kartoffelknolle. Nach STRASBURGER, Botanisches Praktikum Fig. 7. *A* einfaches, *B* ein halb zusammengesetztes, *C* und *D* ganz zusammengesetzte Stärkekörner, *c* der organische Kern. Vergr. 540.

daß sie bei der stärksten Vergrößerung nur als ein Punkt erscheinen; so finden sie sich in den Chlorophyllkörnern, also den Organen, in denen sie durch Assimilation gebildet werden (Assimilationsstärke); auf der anderen Seite können sie bis zu einem Umfang von 0,2 mm heranwachsen, und zwar in den Amyloplasten, in denen die löslichen, zirkulierenden Kohlenhydrate in die unlösliche Modifikation der „Reservestärke“ übergeführt werden. In diesem Fall sind die Zellen von Stärkekörnern oft ganz vollgepfropft (Fig. 69). Charakteristisch ist ihre Reaktion bei Zusatz von Jodlösungen. Je nach der Konzentration der Lösung nehmen sie eine hellblaue bis schwarzblaue Färbung an. In warmem Wasser quellen sie beträchtlich auf und gehen beim weiteren Kochen in Kleister über. Die Form der Stärkekörner ist bald oval, bald rundlich, bald mehr regelmäßig. Bei stärkeren Vergrößerungen ist an ihnen eine deutliche Schichtung zu erkennen, indem auf dem optischen Durchschnitt breitere, helle mit schmälere, dunklen Streifen abwechseln.

Die Lamellen (Fig. 70) sind um einen sogenannten Kern angeordnet, der entweder das Zentrum des ganzen Kornes einnimmt (*B*, *C*), oder was

häufiger der Fall ist, sehr exzentrisch gelegen ist (A). Auch finden sich nicht selten Stärkekörner, bei denen um zwei (B, C) bis drei (D) Kerne mehrere Lamellensysteme angeordnet sind; sie werden daher als zusammengesetzte den Körnern mit einem einfachen Schichtungskern gegenübergestellt. Bei zentraler Lage desselben zeigen die ihm umgebenden Stärkeschichten überall nahezu die gleiche Dicke. Bei exzentrischer Lage dagegen gehen nur die innersten Schichten kontinuierlich um ihn herum, die peripheren besitzen die größte Dicke an der vom Kern abgewandten Seite des Kornes, verdünnen sich, je mehr sie sich ihm nähern, und werden schließlich an der Seite, nach welcher der exzentrische Kern zu liegt, so fein, daß sie von den Nachbarlamellen nicht mehr zu unterscheiden sind. In jedem Stärkekorn nimmt der Wassergehalt von der Oberfläche nach dem Zentrum zu. Das Schichtungszentrum ist am wasserreichsten, die oberflächlichste, an das Protoplasma angrenzende Schicht zeigt das dichteste Gefüge. Hierauf ist die Erscheinung zurückzuführen, daß bei dem Austrocknen der Stärkekörner Risse im Kern und von diesem ausstrahlend nach der Peripherie hin entstehen (NÄGELI IV 1858).

Die Schichtung der Stärkekörner erklärte ursprünglich NÄGELI in der Weise, daß er sie aus wasserärmeren und wasserreicheren Lamellen zusammengesetzt sein ließ. Dagegen haben die neueren, durch Beobachtung und Experiment gut begründeten Untersuchungen von SCHIMPER (IV 1881) und von ARTHUR MEYER (I 1920) zu der Ansicht geführt, daß Wachstum und Schichtung durch Apposition neuer Lamellen von der Oberfläche her erfolgt, so lange der Trophoblast für Zufuhr kristallisationsfähigen Bildungsmaterials sorgt. Der hierbei eintretende regelmäßige Wechsel heller und dunkler Lamellen wird durch eine periodenweise Anlagerung mit Schwankungen in dem mehr lockeren oder festeren Gefüge der kleinsten kristallinischen Stärketeilchen zu erklären versucht. Noch ein zweites Strukturverhältnis, nämlich die verschiedene Art der Schichtung um ein zentrales Korn, wie sie einerseits in den Figuren 70 C und D, andererseits in den Figuren 65 A und E und 70 A abgebildet ist, wird uns durch die Annahme eines von außen erfolgenden und durch den Leukoplasten vermittelten Wachstums verständlich gemacht. Im ersten Fall (Fig. 70 C u. D) ist das Stärkekorn, so lange es noch klein ist, allseitig von seinem Leukoplasten eingeschlossen und wird infolge dessen von ihm von allen Seiten her gleichmäßig ernährt. Im zweiten Fall (Fig. 65 A u. E, Fig. 70 A) ist es frühzeitig mit einem Teil der Oberfläche aus der Substanz des Leukoplasten herausgerückt und bildet einen kugeligen Vorsprung an ihm, in dessen Bereich es sich unter ungünstigeren Ernährungsbedingungen befindet. Es wird daher vielmehr Stärkematerial an der dem Stärkebildner zugekehrten Fläche des Kornes ausgebildet, die Schichten fallen hier, wie es oben beschrieben und in Fig. 70 und 65 A abgebildet ist, dicker aus und verjüngen sich nach der entgegengesetzten Fläche. Infolgedessen wird der Kern, um welchen die Schichten herumgelegt sind, immer mehr über die Oberfläche des Stärkebildners hinausgeschoben und nimmt dementsprechend eine exzentrische Lage im Schichtensystem ein (Fig. 65 A).

Daß die Stärkekörner durch Auflagerung neuer Schichten an der Oberfläche, also durch Apposition wachsen, geht im Gegensatz zu der ursprünglichen Auffassung von NÄGELI, namentlich auch noch aus einer Beobachtung von SCHIMPER (IV 1881) hervor. Derselbe fand Stärke-

körner, an deren Oberfläche ein Auflösungsprozeß stattgefunden hatte, dann aber wieder unterbrochen worden war. Denn um das korrodierte Korn hatten sich wieder frische Schichten herum gebildet. Daneben könnte allerdings immerhin noch ein Wachstum durch Intussuszeption, wie bei der pflanzlichen Zellhaut, einhergehen. Auch PFEFFER (I 1904, II S. 40) hält an der Möglichkeit eines solchen nach wie vor fest.

A. MEYER (IV 1895) vergleicht das Stärkekorn einem Sphärokristall und läßt es nach Art eines solchen wachsen. Als seine Bausteine nimmt er kleinste, mikroskopisch nicht sichtbare Kriställchen an, die er Trichiten nennt und mit ihrem längsten Durchmesser in radiärer Richtung angeordnet sein läßt. Er nähert sich hierin der alten Grundanschauung von NÄGELI, der ja ebenfalls die das Stärkekorn aufbauenden, unsichtbaren Mizellen kristallinische Gebilde sein läßt.

Nach den Angaben von STRASBURGER werden Stärkekörner in einzelnen Fällen auch direkt im Protoplasma ohne Mitwirkung besonderer Stärkebildner erzeugt. In den Markstrahlzellen der Koniferen fand dieser Forscher ihre erste Anlage als winzige Körnchen in den Strängen des Plasmanetzes eingeschlossen. Wenn sie größer geworden sind, liegen sie deutlich in Plasmataschen, deren Innenwand etwas lichtbrechender ist und Mikrosomen führt.

2. Die Organotide tierischer Zellen. Sie bieten der Forschung zum Teil erheblich größere Schwierigkeiten als bei Pflanzen dar, da manche von ihnen außerordentlich klein sind. Besonders gilt dies von den sogenannten „Granula“, unter welchem Namen zurzeit wohl noch ganz ungleichwertige Gebilde zusammengefaßt werden. Auf der einen Seite bezeichnet man als Granula (Mikrosomen) leblose Produkte des Stoffwechsels, die in kleine Wabenräume des Protoplasma eingebettet und im vorausgegangenen Abschnitt beschrieben worden sind. Fettkörnchen, Sekret- und Exkrettröpfchen, bei Vitalfärbung aufgenommene und in kleinsten Wabenkammerchen abgeschiedene Farbstofftröpfchen (Fig. 56, 57 und Erklärung dazu auf S. 89) usw.; sie sollen uns hier nicht weiter beschäftigen. Von ihnen sind jedoch nach unserer Meinung granuläre Bildungen zu unterscheiden, die eigenartig differenzierte Teilchen des lebenden Protoplasmas selbst sind und wie die Zentrosomen eine ihnen eigene Aktivität besitzen, vermöge deren sie eine spezielle Aufgabe im Zellenleben verrichten; sie sind mit Eigenwachstum und vielleicht auch mit der Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren, begabt, obwohl es wegen ihrer außerordentlichen Kleinheit meist noch an sicheren Beobachtungen hierüber fehlt. Diese zweite Art von Granula würde somit in vieler Hinsicht mit den Trophoplasten pflanzlicher Zellen auf eine Stufe zu stellen sein, wenn sie auch sehr viel kleiner und dementsprechend schwieriger zu untersuchen sind.

M. HEIDENHAIN hat einen großen Teil seines Werkes über Plasma und Zelle der Granulalehre gewidmet und vertritt hierbei im großen und ganzen den auch von mir eingenommenen Standpunkt, daß unter dem Sammelnamen Granula auch wichtige Elemente des Zelleninhalts mit inbegriffen sind, Elemente, „die von lebenden Teilen der Zelle abstammen und daher zu den Trägern der Automatie des Lebens gehören“. Er nennt sie auch lebende Individualitäten oder Histomeren der niedersten Ordnung (Grenzkörperchen, Peratomeren) und bespricht unter ihnen in ausführlicher Weise eine Gruppe als Stoffwechselorganellen. Im Rahmen unserer allgemeinen Biologie, in welcher über die verschiedenartigsten



Aufgaben aus dem Gesamtgebiet der Zellentheorie ein kurzer Überblick gegeben werden soll, kann nur in wenigen Sätzen auf das noch so wenig durchgearbeitete Spezialgebiet eingegangen werden, obwohl es in Zukunft vielleicht noch eine große Bedeutung gewinnen wird. Wer sich jedoch eingehender über die Granulaliteratur, die schon in wenigen Jahrzehnten einen großen Umfang erreicht hat, unterrichten will, sei auf die zahlreichen Schriften von MEVES (IV 1900—1918), auf die Handbücher von HEIDENHAIN und von A. MEYER (I 1920) verwiesen.

Die Darstellung wird durch die Vielheit verschiedener Namen, die im Laufe der letzten Jahre den an diesem und jenem Objekt beobachteten Protoplasmainschlüssen von den einzelnen Forschern gegeben worden sind, etwas erschwert und für den Leser verwickelt gemacht. Es handelt sich eben hier um ein im Werden begriffenes Forschungsgebiet. Mit

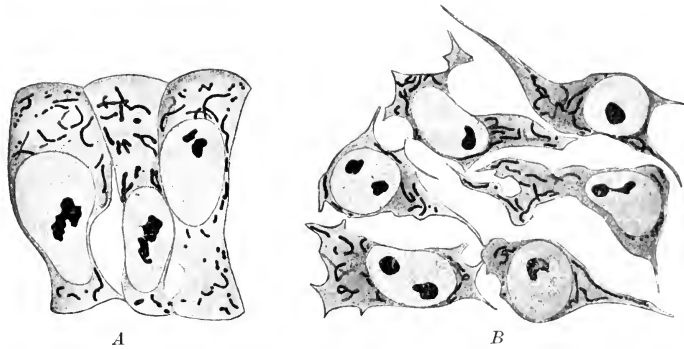


Fig. 71. Chondriosomen vom Hühnehen. Nach MEVES aus HEIDENHAIN'S Plasma und Zelle. *A* Epidermiszellen eines Embryo von 27 Stunden. *B* Mesenchymzellen aus dem Urvirbelkern eines Embryo von 53 Stunden.

MEVES und HEIDENHAIN betrachten wir als die einfachsten, hierher gehörigen Formelemente des Protoplasmas, die Chondriosomen (Plastosomen).

Chondriosomen sind kleinste, aber wohlindividualisierte Körnchen oder kürzere und längere, häufig etwas gewundene Fädchen, die mit den von BENDA und MEVES ausgebildeten Methoden in vielen embryonalen Zellen nachgewiesen werden können. Fig. 71, *A* und *B* veranschaulicht uns dieselben von den Epidermiszellen (*A*) und den Mesenchymzellen (*B*) eines 27 und 53 Stunden alten Hühnerembryo. Gleiche Gebilde sind mit dem MEVESSCHEN Verfahren auch in den jugendlichen und ausgewachsenen Zellen von Pflanzen (Fig. 72), z. B. an den Wurzel- und Stengelspitzen, beobachtet worden (LEWITSKY, MEVES), werden aber von A. MEYER zu den leblosen Betriebsstoffen gerechnet. Aus dem gelegentlichen Auftreten von Hantelfiguren, die dadurch entstehen, daß die Stäbchen an den beiden Enden anschwellen und sich gleichzeitig in der Mitte verdünnen, hat man auf eine Vermehrung der Chondriosomen durch Teilung geschlossen. Die in embryonalen Zellen weit verbreiteten Chondriosomen läßt MEVES bei den späteren Differenzierungsprozessen

der Gewebe eine große Rolle spielen; er erblickt in ihnen „das materielle Substrat, welches in den spezifischen Substanzen der verschiedenen Gewebe different wird“; auf sie führt er die Entstehung der Neuro- und Myofibrillen zurück; aus ihrer Umbildung läßt er Drüsengranula, Pigmentgranula, Fettkörner, Dotterkörner usw. hervorgehen. Auch LEWITSKY leitet aus der weiteren Entwicklung der Chondriosomen in den Embryonalzellen der Stengel- und Wurzelspitzen die schon auf S. 100 bis 106 besprochenen Chloroplasten und Leukoplasten ab.

Den von MEVES in seiner Chondriosomenlehre eingenommenen Standpunkt hat O. HERTWIG bereits in den verschiedenen Auflagen seiner allgemeinen Biologie (1906 Aufl. II, S. 52) vertreten, indem er in lebenden Teilkörpern der Zelle, den Bioplasten, das gemeinsame Grundelement für zahlreiche, verschiedene, im Protoplasma entstehende, mit besonderen Funktionen betraute Differenzierungsprodukte erblickt. Auf einige spezielle Beispiele sei jetzt noch näher eingegangen.

Den Trophoplasten pflanzlicher Zellen hat O. HERTWIG (VIII 1890) Gebilde verglichen, welche er schon vor längerer Zeit bei der Spermio-

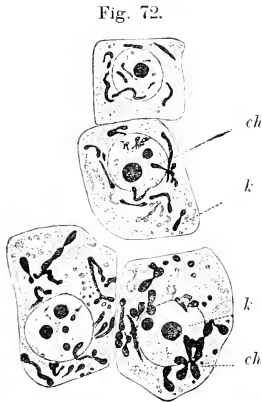


Fig. 73.

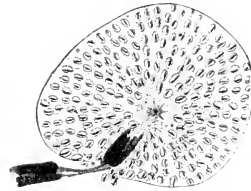


Fig. 72. Vier der Stengelspitze eines Keimlings von *Asparagus officinalis* entnommene Zellen. k Kern, ch Chondriosomen. Nach LEWITSKY,

Fig. 73. Spermatoocyte von *Ascaris megaloccephala* auf dem Stadium der Durchschnürung. Durch Zerzupfung ist die eine Tochterzelle zerstört, ihre zwei Chromosomen sind isoliert und hängen noch durch Lininfäden mit den entsprechenden Elementen der anderen Tochterzelle zusammen. Auf den Dotterkonzementen ist eine besondere, durch Alaunfuchsin scharf dunkelrot gefärbte Substanz in Stäbchenform zu unterscheiden. Nach OSCAR HERTWIG.

genese von *Ascaris megaloccephala* beobachtet und beschrieben hat. Bekanntlich werden hier nicht nur in den jungen Ovocyten, sondern auch in den Spermatoeyten (Fig. 73) glänzende Dotterkonzemente in großer Zahl gebildet. Bei Konservierung in Pikrinsäure oder FLEMMINGScher Lösung und nach Färbung mit Alaunfuchsin ist an jedem oval geformten Dotterkonzement, das selbst den Farbstoff nicht annimmt, ein stabförmiges, intensiv rot gefärbtes Granulum sichtbar zu machen, welches, wenn wir uns der Nomenklatur von MEVES bedienen, wohl nichts anderes als ein mit der besonderen Funktion der Dotterbildung betrautes Chondriosom ist. Es ist dem Dotterkorn auf einer Seite in ähnlicher Weise dicht angeschmiegt, wie die in Pikromigrosin sich stahlblau färbende Substanz des Stärkebildners (Fig. 65) einem etwas größeren Stärkekorn

auf einer Seite aufsitzt. Im Hinblick auf die sich aufdrängende Analogie hält es O. HERTWIG in hohem Grade wahrscheinlich, obwohl er einen wirklichen Beweis hierfür noch nicht beigebracht hat, daß von den durch Alaunfuchsin dargestellten und vom übrigen Zellinhalt differenzierten stäbchenförmigen Chondriosomen die Bildung der ihnen dicht angefügten Dotterkonkremente ausgeht.

In gleicher Weise deutet HEIDENHAIN sehr ähnliche Gebilde, die er in seinem obengenannten Werk als Drüsengranula mit besonderer Struktur, mit Differenzierung und räumlicher Trennung von zweierlei Substanzen beschrieben hat (I 1907, S. 372—379). In der Beckendrüse der Tritonen, die er für eines der bemerkenswertesten Objekte der ge-

Fig. 74.



Fig. 76.

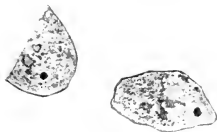


Fig. 75.



Fig. 74. Beckendrüsenzelle von *Triton helveticus* mit Primärgranula. Sublimat, BRONDSche Färbung. Der Inhalt des Kerns der Drüsenzellen geschrumpft; der zweite längliche Kern gehört der Tunica propria an. Nach M. HEIDENHAIN.

Fig. 75. Beckendrüsenzellen mit Halbmondkörperchen von *Triton helveticus*. Sublimat, BRONDSche Färbung. Drüsengranula ca.  $2\ \mu$  groß. Nach M. HEIDENHAIN.

Fig. 76. Beckendrüsenzelle von *Triton helveticus* mit sekretgefüllten Waben und Sekundärgranulis. Färbung wie oben. Nach M. HEIDENHAIN.

samten Granulalehre hält, konnte er vier Stadien in der allmählichen Entwicklung der Drüsensekretkörner unterscheiden. Zuerst treten im Protoplasma feinste, an der Grenze des mikroskopisch Wahrnehmbaren liegende Primärgranula auf (Fig. 74), die in der BRONDSchen Lösung durch Säurefuchsin dauernd rot gefärbt werden. Sie vergrößern sich im zweiten bis vierten Stadium allmählich und erfahren hierbei eine Sonderung in zwei verschiedene Substanzen (Fig. 75), 1. in eine Substanz, die sich nur wenig färbt, sich stark vermehrt, quillt und sich in das Sekret der Vorstehdrüse umwandelt, und 2. in eine sich dunkelrot färbende Substanz, welche derjenigen des ursprünglichen Primärgranulums entspricht. Die erstere bezeichnet HEIDENHAIN als den Träger, die zweite als das Halbmondkörperchen, welches den Träger wie eine scheibenförmige Kapuze umgibt. Die Trägersubstanz wird im Endstadium schließlich verflüssigt und bildet den Inhalt großer wabenartiger Hohlräume im Protoplasma der Zelle, bis sie als Sekret ausge-

stoßen wird. Die Halbmondkörperchen ziehen sich währenddem zu kleinen soliden Klümpchen, zu den Sekundärgranula, zusammen (Fig. 76) und gehen endlich auch in das Drüsensekret mit über.

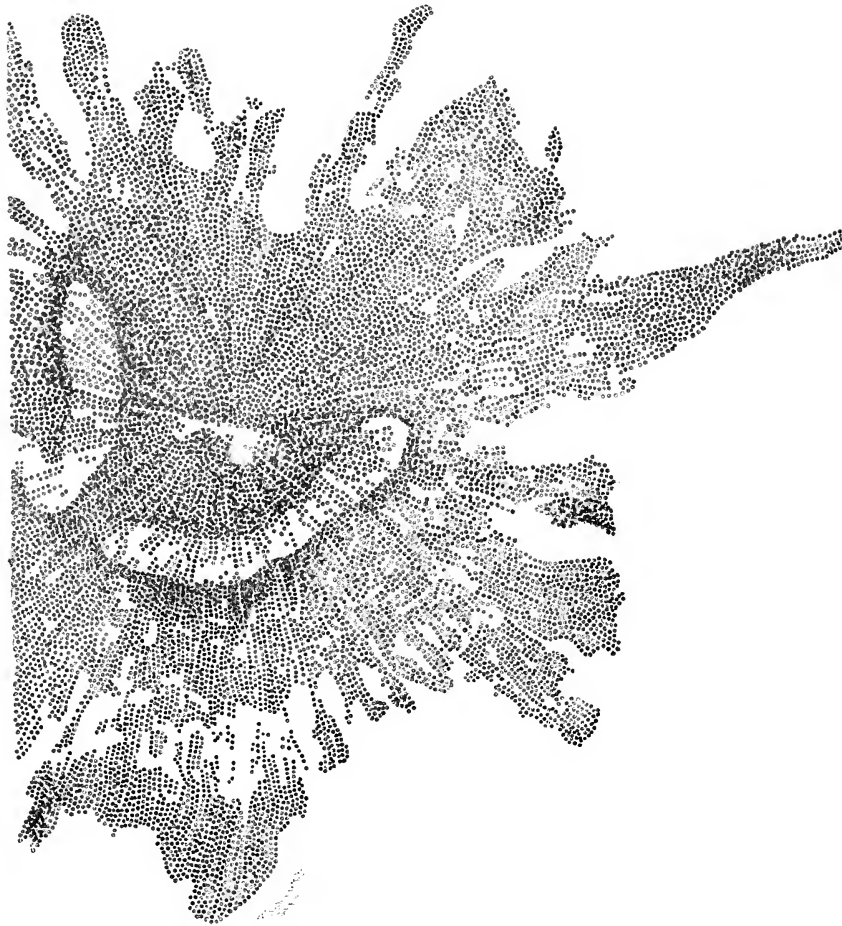


Fig. 77. **Chromatophor von Leuciscus**, ungefärbt. Vergr. 1800. Auf der linken Seite ist ein beträchtliches Stück der Zelle nicht mitgezeichnet worden. Die zwei wurstförmig gestalteten Kerne schimmern hell durch das Pigment hindurch; die Zentralmasse ist etwas in die Länge gestreckt, die Pigmentkörner in Reihen gestellt. Zeichnung vom Mai 1898. Nach HEIDENHAIN.

Ähnliche, aus zwei Substanzen zusammengesetzte Granula sind auch noch an einigen anderen Drüsen, in besonders deutlicher Weise an der Tränendrüse des Kalbes, von mehreren Forschern beschrieben worden.

Auf Grund verschiedener Erwägungen sieht HEIDENHAIN in dieser Art der Drüsengranula „Stoffwechselorganellen“, d. h. individualisierte, lebende, schaffende Gebilde des Protoplasmas, in welchen gewisse, mit der Sekretion in Beziehung stehende Prozesse der Materialbereitung lokalisiert sind. Er unterscheidet an ihnen eine Periode des eigenen Wachstums und eine Endperiode des Zerfalls. Daß sie sich durch Teilung, wie die Trophoplasten pflanzlicher Zellen vermehren können, glaubt er indessen nicht.

Zu den Stoffwechselorganellen zählt HEIDENHAIN auch die autogenen Pigmentkörner, welche sich in den Pigmentzellen des Bindegewebes (den Chromatophoren) (Fig. 77) und des Tapetum nigrum der Retina finden. Er begründet seine Ansicht damit, daß in den Pigmentkörnern eine farblose Grundsubstanz enthalten ist, welche nach chemischer Zerstörung des Pigments zurückbleibt und durch deren Lebenstätigkeit die verschieden gefärbten Pigmente erst gebildet und in ihr abgelagert werden sollen. Bei Albinos kommen im Retinaepithel farblose Granula an Stelle der melaninhaltigen vor.

Den Chondriosomen reihen sich ferner die in der Literatur als Mitochondrien und als Chromidien beschriebenen Gebilde an, obwohl auch unter ihnen sich gewiß Gebilde befinden werden, die anstatt zu den Organoiden zu den leblosen Zelleinschlüssen des Stoffwechsels gehören.

VON LA VALETTE ST. GEORGE ist in der Spermatogenese bei vielen Tierarten ein neben dem Kern gelegenes Gebilde entdeckt worden, welches er

Nebenkörper nannte und für welches bald darauf BÜTSCHLI den Namen Nebenkern einführte. Wie jetzt von BENDA, MEVES, WALDEYER, KORSCHL und HEIDER mit Recht geltend gemacht wird, sind als Nebenkern verschiedenartige Bildungen, die in einer Samenzelle gleichzeitig nebeneinander vorkommen können, aber sich genetisch und funktionell scharf unterscheiden lassen, in der älteren Literatur zusammengeworfen worden, und man hat erst kürzlich den Anfang gemacht, sie durch eine besondere Namengebung schärfer auseinanderzuhalten. Ich führe hier drei derselben auf:

Unter ihnen ist das funktionell wichtigste das Zentriol mit seiner Sphäre (Fig. 78 A *s*), das Idiozoma. Es liefert bei der Bildung des Samenfadens das Mittelstück, während die Substanz seiner Sphäre (das Idiozoma) in das Perforatorium oder in den Spitzenkörper (Acrosoma) übergeht.

Eine mehr untergeordnete Rolle spielt der Spindelrestkörper (Fig. 79 A). Er entsteht während der Teilungen der Samennutterzelle in ihre Tochterzellen aus dem mittleren Teil der Spindelfasern, die sich kürzere oder längere Zeit als Verbindungsfäden zwischen den Teil-

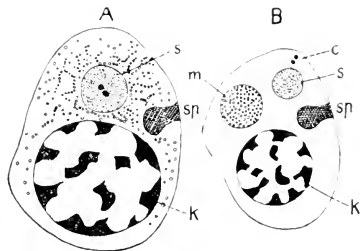


Fig. 78. Spermatogenie und Spermatische schematisiert nach MEVES. A Spermatogenie. *s* Sphäre mit Zentriol (Idiozom), *sp* Spindelrestkörper. B Spermatische. *c* Zentriol, *s* Sphäre (Idiozom), *k* Kern, *m* Mitochondrienkörper, *sp* Spindelrestkörper.

produkten ausspinnen. Wenn darauf (B) die vollständige Trennung erfolgt, verschmelzen die einzelnen Fasern untereinander zu einem homogenen Korn, das FLEMMING bei der Karyokinese von gewöhnlichen Gewebszellen als Zwischenkörperchen beschrieben hat. Als Beispiel diene Fig. 79, eine Gruppe von Spermatocyten

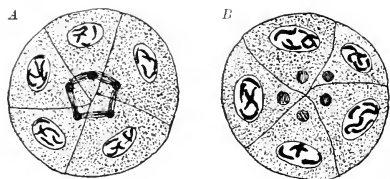


Fig. 79. Gruppen von Spermatocyten von *Caloptenus italicus*. Nach HENNEGY. A mit den Verbindungsfasern, B mit Nebenkernen (Mitosoma).

MEVES nennt, vereinigen können. Sie sind von BENDA als charakteristische Bestandteile sämtlicher Generationen von Samenzellen bei der Spermatogenese von Wirbellosen und Wirbeltieren erkannt und als Mitochondrien (in Fäden  $\mu\acute{\iota}\tau\omicron\varsigma$ ) aneinander gereihte Körner ( $\gamma\acute{\omicron}\nu\theta\epsilon\tau\iota\omicron\nu$ ) beschrieben worden. Ihre Bestandteile sind kleine Granula, die sich durch eine besondere, von BENDA ausgebildete Färbemethode

gut darstellen lassen. Daß sie nicht in die Kategorie der durch Reagentien erzeugten körnigen Niederschläge gehören, findet MEVES dadurch bewiesen, daß sie vielfach „schon in der lebenden bzw. vital gefärbten Zelle sichtbar sind“. Auch die Regelmäßigkeit der Figuren, in welche sich auf einzelnen Stadien der Spermatogenese die kleinen Granula anordnen, spricht dafür. Als Beispiele sei

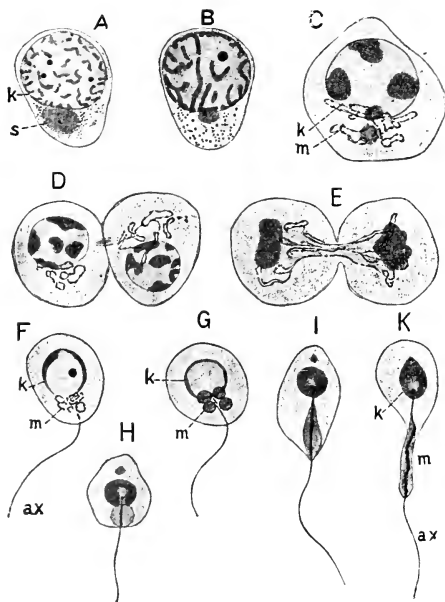


Fig. 80. A—K Spermatoocyten und Spermatisden der haarförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*. Nach MEVES (aus KORSCHULT und HEIDER). ax Achsenfaden mit Centrosom, k Kern, m Mitochondrien und Mitochondrienkörper (Nebenkern), s Sphäre (Idiozom).

auf die Samenbildung von *Paludina* nach MEVES und von *Mus musculus* nach BENDA verwiesen. In den ruhenden Spermatogonien und Spermatoeyten liegen die Mitochondrien regellos zerstreut im Protoplasma neben dem Kern und seinem Zentrosom mit Sphäre (Fig. 80 *A* und *B*). Während der Vorbereitung der Spermatoeyten zur Teilung und während der Teilung (*C* und *D*) ordnen sie sich in Fäden (*m*) an, die sich zu Ringen zusammulegen und während der Teilung (*E*) in die Länge zu Schleifen (Doppelfäden) ausgezogen, halbiert und in die Tochterzellen übergeführt werden. Jede Spermatide besitzt schließlich vier Ringe (*F* und *G, m*), die sich in Bläschen umwandeln und um die Basis des zukünftigen Achsenfadens und um das Zentrosom herumlegen. Nach einiger Zeit sind sie zu einem einzigen Mitochondrienkörper (*I* und *K, m*) verschmolzen, welcher mit dem Samenfadens in die Länge wächst und eine Umhüllung um sein Mittelstück liefert.

Bei *Mus musculus* legen sich die Mitochondrien bei der Umwandlung der Spermatischen zum Samenfadens zusammen und sind so ebenfalls am Aufbau des Mittelstücks beteiligt (Fig. 81). Da die Mitochondrien sich in mehreren Generationen von Samenzellen erhalten, schließt BENDA, daß sie Dauerorgane der Zelle wie Kern und Chromosomen seien. Hiergegen erhebt HEIDENHAIN einige nicht unbegründete Bedenken.

Hinsichtlich der Rolle der Mitochondrien bei der Spermatogenese stimmen BENDA und MEVES darin überein, daß von ihnen die Umhüllungen des Schwanzfadens geliefert werden, die bei den Wirbeltieren als sogenannter Spiralfaden, bei den Wirbellosen in dieser oder jener Form auftreten.

Was die Chromidien und den Chromidialapparat betrifft, so hat RICHARD HERTWIG diesen Namen in die Zellenliteratur eingeführt. Er gebraucht ihn (IV 1902) für kleine Körperchen, die sich mit denselben Farbstoffen wie das Chromatin der Kerne färben lassen und von ihm in großer Zahl im Protoplasma von *Actinosphaerium*, später auch an anderen Objekten beobachtet wurden. Er hält es für sehr wahrscheinlich, daß die Chromidien von Chromatinpartikeln abstammen, die aus dem Kern in das Protoplasma ausgetreten sind. Mit dem gleichen Namen hat dann R. GOLDSCHMIDT (IV 1904) kleinere und längere Stäbchen und Fädchen beschrieben, die zuweilen mäandrisch gewunden sind



Fig. 81. Entstehung des Spiralfadens am Mittelstück aus Mitochondrien. *a* Umbildung einer Spermatische. *a, b, c, d* in den Samenfadens *e* von *Mus musculus*. Nach BENDA.

und im Protoplasma der Muskel-, der Darm- und Drüsenzellen von *Ascaris lumbricoides* und *Asc. megalocephala*, am reichsten in der Umgebung des Kerns, gefunden werden. Auch für die Chromidien gilt das schon früher Gesagte. Über ihre Verbreitung im Tierreich, über ihr Verhältnis zu den Mitochondrien und den verschiedenen Formen der Granula, hauptsächlich aber auch über ihre Beziehungen zum Kern und über die Rolle, die sie im Zellenleben spielen, sind weitere Untersuchungen wünschenswert.

Zum Schluß des Abschnitts über die Organoide sei auch noch auf die eigentümlichen, in einzelnen Tiergruppen beobachteten Gebilde eingegangen, die eine beträchtlichere Größe und komplizierte Struktur zeigen und als Dotterkerne und Nesselkapseln im Protoplasma entstehen.

Als Dotterkerne werden Bildungen bezeichnet, welche bei zahlreichen Tierarten während der Entwicklung im Ei auftreten, untereinander aber nicht unerhebliche Verschiedenheiten darbieten. Ob sie daher überall einander entsprechen und die gleiche Entstehung und Bedeutung haben, läßt sich zurzeit nicht sicher behaupten, da unsere Kenntnis von ihnen in den meisten Fällen eine lückenhafte ist. Wir werden uns daher auf einige besser bekannte Beispiele beschränken.

Die interessanteste und auffälligste Form eines Dotterkerns besitzen mehrere Spinnenarten, wie *Tegeneria*, bei welcher zuerst das Gebilde 1845 von WITTICH entdeckt und später von BALBIANI, HENNEGUY, VAN DER STRICHT zum Gegenstand sehr eingehenden Studiums gemacht worden ist. Wie VAN DER STRICHT bemerkt, lassen sich in seiner Entwicklung drei Stadien auseinanderhalten. Auf dem ersten Stadium entwickelt sich in sehr jungen Eiern auf einem Teil der Oberfläche des Keimbläschens eine besondere, dünne Lage einer feinkörnigen Substanz, die Mantelschicht (*couche palléale*) oder, wie sie WALDEYER zu nennen vorschlägt, das Dotterkernlager (*couche vitelline perinucléaire*) (Fig. 82 *cv*). Im zweiten Stadium (Fig. 83) ist an seiner dicksten Stelle ein kleines helleres Bläschen (*nv*) etwa von der Größe eines menschlichen roten Blutkörperchens entstanden, in welchem sich noch durch stärkere Färbung (z. B. durch Safranin) ein oder zwei kleine Körnchen, die möglicherweise Zentriolen sind, erkennen lassen. Das Bläschen ist der BALBIANISCHE Dotterkern (*noyau vitellin*, *yolk nucleus*). In seiner Umgebung nimmt allmählich der Dotter eine eigentümliche Schichtung an (Fig. 84); zu innerst kommt erst eine Lage mehr homogener Substanz, darauf nach außen eine Zone mit deutlich ausgeprägter, konzentrisch lamellöser Schichtung. Mit seiner Vergrößerung beginnt der Dotterkern die anliegende Wand des Keimbläschens (Fig. 85 *v*) zu einer Delle einzubuchten. Im dritten Stadium der Entwicklung (Fig. 85) beginnt die Mantelschicht oder das Dotterkernlager (*cv*) in Bruchteile zu zerfallen und im Ei sich zu verteilen (*d*) (*stade de désagrégation*). Der Dotterkern (*nv*) selbst bleibt noch erhalten.

VAN DER STRICHT hat auch in jungen menschlichen Eiern ein entsprechendes Gebilde aufgefunden, welches er dem BALBIANISCHEN Dotterkern der Spinnen direkt vergleicht, wie er denn auch an ihm drei Entwicklungsstadien unterscheiden konnte. Im ersten Stadium (Fig. 86) findet sich das kleine Keimbläschen nur von einem Dotterlager eingehüllt, im zweiten (Fig. 87) ist ein Dotterkern in ihm entstanden, bestehend aus einem dunkleren Kern und einem helleren Hof; im dritten



Stadium (Fig. 88 und 89) geht wieder eine Verteilung des Dotterlagers vor sich.

Von den verschiedenen Forschern wie BALBIANI, MERTENS, JULIN, VAN DER STRICHT wird der Dotterkern für ein umgewandeltes Zentriol mit seiner Sphäre gedeutet und ihm ein Einfluß auf die Entstehung

Fig. 82.

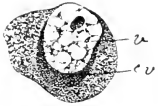


Fig. 83.

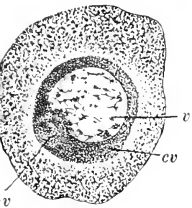


Fig. 84.

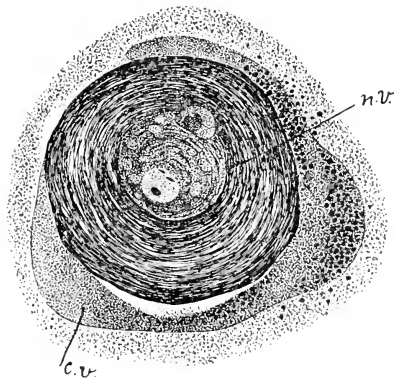


Fig. 85.

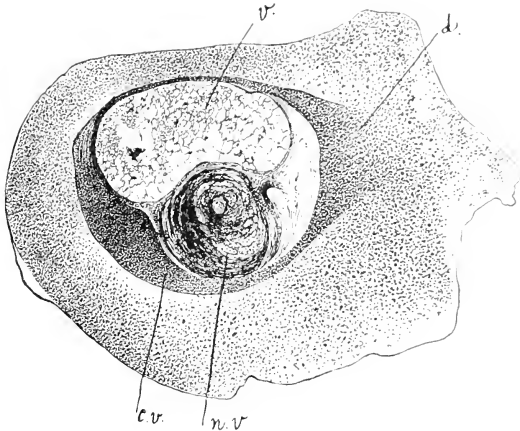


Fig. 82. Junges Ei von *Tegeneria* mit einem Keimbläschen, das von einem Dotterkernlager umgeben ist.

Fig. 83. Älteres Ei von *Tegeneria* bei welchem im Dotterlager der Balbianische Dotterkern zu sehen ist.

Fig. 84. Ein älterer Dotterkern, bei stärkerer Vergrößerung mit seinen Hüllen für sich allein abgebildet.

Fig. 85. Ein vorgerücktes Stadium der Entwicklung von *Tegeneria*, in welchem sich das Dotterlager *d* aufzulösen beginnt. Fig. 82 bis 85 nach VAN DER STRICHT, *cv* Dotterkernlager, *nv* Balbianischer Dotterkern, *v* Keimbläschen, *d* Stelle, an der sich das Dotterkernlager aufzulösen beginnt.

der Dottersubstanzen zuekennt. Bei dieser Deutung bleibt es immerhin auffällig, daß er bei nahe verwandten Tierarten (z. B. einigen Spinnen) ganz vermißt wird, oder daß in anderen Fällen zwar eine umschriebene Dotteransammlung auftritt, aber in ihr kein besonderer Dotterkern sich hat nachweisen lassen. Letzteres ist z. B. bei *Pholeus* nach der Dar-

stellung VAN BAMBEKES der Fall. Hier bildet sich in der Nähe des Keimbläschens (Fig. 90 A—C) ein wurstförmiger Körper, welcher dem Dotterkernlager in den vorausgegangenen Beschreibungen vergleichbar ist. Aber es hat bis jetzt in ihm kein eigentlicher besonderer Dotter-

Fig. 86. Ei eines neugeborenen Mädchens, dessen Keimbläschen vom Dotterkernlager eingehüllt ist.

Fig. 87. Ei aus dem Eierstock einer erwachsenen Frau mit Follikel epithel. Im Dotterkernlager ist ein Dotterkern eingeschlossen.

Fig. 88. Ei aus dem Eierstock einer erwachsenen Frau mit Dotterkern, umgeben vom Dotterkernlager, das sich aufzulösen beginnt.

Fig. 89. Ei aus dem Eierstock einer erwachsenen Frau. Das Dotterlager ist aufgelöst, der Dotterkern liegt direkt im Ei plasma. *nv* Dotterkern. Fig. 86—89 nach VAN DER STRICHT.

Fig. 86.



Fig. 87.

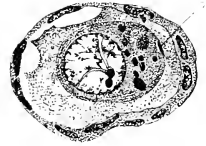
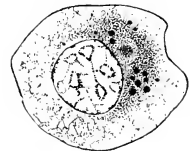


Fig. 88.



Fig. 89.



kern nachgewiesen werden können. Auch ist bei *Pholeus* die Bildung nur von kurzer Dauer; denn bald zerfällt sie in Bruchstücke, die überall im Ei verteilt werden (Fig. 90 D).

Noch manche andere abweichende Befunde, auf die nicht näher eingegangen werden kann, finden sich in der Literatur zerstreut. Das ganze Kapitel der Zentrosomen im Ei, der verschiedenen Arten der

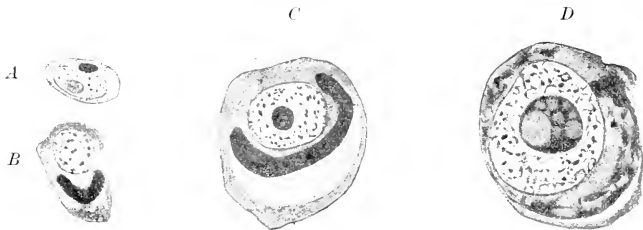


Fig. 90. Verschiedene Stadien junger Eier von *Pholeus phalangioides* mit Dotterkern. Nach VAN BAMBEKE. Der Dotterkern ist dunkler gefärbt und in Fig. 90 D in Auflösung begriffen.

Dotterkerne, ihrer Entstehung und ihres schließlichen Schicksals, überhaupt die Frage der Entwicklung der Dotterkonkremente, bedarf noch eingehenderer und namentlich vergleichender Untersuchungen, um besser aufgeklärt zu werden. Auch auf den Einfluß des Keimbläschens auf die Dotterbildung ist hierbei zu achten.

Ein sehr kunstvoll gebautes, inneres Plasmaprodukt sind die Nesselkapseln (Fig. 91), welche sich besonders bei Cölenteraten als Angriffswaffen in den über das Ektoderm verteilten Nesselzellen entwickeln. Sie bestehen aus einer ovalen Kapsel (*a* und *b*), die aus einer glänzenden Substanz gebildet ist und eine Öffnung an dem nach der Oberfläche der Epidermis zugekehrten Ende besitzt. Der Innenfläche der Kapsel liegt eine feine Lamelle dicht an, die an dem Rande der Öffnung in den oft kompliziert gebauten Nesselschlauch übergeht (vgl. Fig. 91 *a* und *b*). In der vorliegenden Figur ist der Nesselschlauch aus einem weiteren kegelförmigen Anfangsteil, der in das Innere der Kapsel eingestülpt und mit einigen kürzeren Widerhaken bedeckt ist und aus einem sehr langen und feinen Abschnitt zusammengesetzt. Dieser geht von der Spitze des Kegels aus und ist um ihn in vielen spiralen Windungen aufgerollt. Der freibleibende Binnenraum ist von einem nesselnden Sekret erfüllt. Das an die Nesselkapsel angrenzende Protoplasma ist zu einer kontraktile Hülle differenziert, die nach außen ebenfalls von einer Öffnung durchbrochen ist (SCHNEIDER IV 1890).

Auf der freien Oberfläche der Zelle erhebt sich nahe der Kapselöffnung ein starrer, glänzender, haarähnlicher Fortsatz, das Cnidocil. Wenn dasselbe durch irgendeinen Fremdkörper berührt wird, pflanzt es den Reiz auf das Protoplasma fort. Infolgedessen zieht sich die kontraktile Hülle in der Umgebung der Nesselkapsel plötzlich heftig zusammen, komprimiert sie und treibt den in ihrem Innern eingeschlossenen Schlauch nach außen hervor, wobei er wie der Finger eines Handschuhs umgestülpt wird (Fig. 91 *b*). Zuerst wird der erweiterte kegelförmige Anfangsteil mit den Widerhaken nach außen hervorgestülpt, dann folgt der spiral aufgerollte, feine Schlauch nach. Das nesselnde Sekret wird wahrscheinlich durch eine Öffnung im Schlauchende entleert.

Auf die Entstehung dieses außerordentlich komplizierten Apparates wirft die Entwicklungsgeschichte Licht. Zuerst bildet sich in jungen Nesselzellen eine ovale Sekrethöhle, die sich gegen das Protoplasma durch eine feine Membran abgrenzt; dann wächst von dem freien Zellende aus ein feiner Protoplasmafortsatz in die Sekrethöhle hinein, nimmt Lage und Form des inneren Nesselapparates an und scheidet auf seiner Oberfläche die zarte Schlauchmembran ab. Zuletzt differenziert sich noch die glänzende und derbe, äußere Wand der Kapsel mit der Öffnung und um diese wiederum die kontraktile Hülle.



Fig. 91. Nesselzellen der Cnidarien. Aus LANG, HERTWIG, Zoologie. *a* Zelle mit Cnidocil und einem in der Kapsel aufgerollten Nessel-faden. *b* Nessel-faden aus der Nesselkapsel hervorgeschleudert, an der Basis mit Widerhaken bewaffnet. *c* Klebzellen Ctenophore.

β) Die durch formative Tätigkeit des Protoplasmas entstandenen Differenzierungsprodukte der Zelle.

[Formed matter (BEALE), die Metaplasmata (HEIDENHAIN), die alloplasmatischen Gebilde (A. MEYER).]

In vereinzelt Anfängen werden sie schon bei manchen Einzelligen beobachtet, Schutzhüllen der verschiedensten Art, einfachere oder kom-

pliziertere, innere Skelette, Muskelfibrillen bei den Infusorien usw.; ihre volle Entwicklung aber finden sie erst bei den höheren, vielzelligen Organismen und werden bei ihnen als ihre Gewebe bezeichnet. Die Gewebe, mit deren Studium sich ein besonderer Wissenschaftszweig, die Histologie, beschäftigt, stellen gleichsam die besonderen, vom Protoplasma geschaffenen Werkzeuge dar, mit denen Zellen und Zellenverbände die verschiedensten Arbeitsleistungen, die Funktionen, ausführen. Über die feineren Vorgänge bei ihrer Entstehung sind wir leider noch sehr wenig unterrichtet, da die mikroskopischen Untersuchungen auch mit den vollkommensten Instrumenten nicht tief genug in die Bildungsvorgänge einzudringen vermögen.

Je nachdem nun die Differenzierungsprodukte bei ihrer Entstehung allseitig vom Protoplasma eingeschlossen sind oder auf der äußeren Oberfläche der Zelle gebildet werden, können sie in topographischer Hinsicht, als innere und als äußere unterschieden werden.

#### a) Die inneren Plasmaprodukte.

Unter den inneren Plasmaprodukten sind die wichtigsten die faserförmigen Differenzierungen, die Bindegewebs-, die Nerven-,

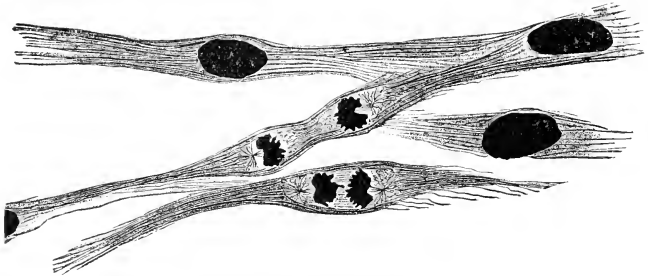


Fig. 92. Entwicklung der Bindegewebsfibrillen im Bauchfell von Salamanderlarven. Nach FLEMMING.

die Muskelfibrillen. Die Kenntnisse über ihre Histogenese sind noch recht unvollständig und wenig befriedigend. Nach Beobachtungen von BOLL, welcher die theoretischen Ansichten von MAX SCHULTZE für die Genese des faserigen Bindegewebes zu bestätigen suchte, entstehen feinste Bindegewebsfibrillen in embryonalen Zellen durch die „formative Tätigkeit des Protoplasmas“. Je mehr allmählich die Anzahl der Fibrillen, welche aus kollagener Substanz bestehen, wächst und sich zu einem Fibrillenbündel zusammenschließt, um so mehr nimmt das Protoplasma selbst an Masse ab und ist schließlich nur noch in spärlichen Resten, besonders in der Umgebung des Kerns vorhanden. Schon THEODOR SCHWANN hatte ebenfalls einen derartigen Bildungsmodus für die Bindegewebsfasern in seinen 1839 erschienenen mikroskopischen Untersuchungen angenommen. Auch FLEMMING, ein Meister in der Untersuchung feinsten mikroskopischer Strukturen, ist, gestützt auf eigene Beobachtungen an dem parietalen Bauchfell von Salamanderlarven, mit Entschiedenheit für diese Lehre eingetreten. „Die jungen

Bindegewebszellen“, schreibt er in einer kurzen Zusammenfassung, „sind sehr groß. Man sieht dank ihrer Färbung (mit Safranin-Gentiana-Orange) sehr deutlich, daß die Fibrillenbündel in ihnen und ihren Ausläufern angelegt werden (Fig. 92). Ganz vorzüglich gut sieht man dies bei Zellen, die in Teilung stehen (Fig. 92). VAN BENEDEK und ich haben gefunden, daß bei Zellen, die in Mitose stehen, eine eigentümliche Verdickung des Zellkörpers eintritt und alle fädigen Strukturen desselben stärker färbbar werden. Das zeigt sich hier auffällig an den jungen Fibrillen; schon bei schwächerer Vergrößerung (Fig. 92) sehen die in Mitose stehenden Zellen dunkel und feingestreift aus, und bei stärkerer Vergrößerung kann man verfolgen, daß diese feinen Fibrillen bei derselben Einstellung da liegen, wo sich die Ausläufer der Polstrahlung, also noch im Zellenleib selbst, wenn schon in seinem peripheren Teil, befinden. Vielfach sieht man diese Fibrillen geschlängelt, oft ziemlich stark; dies rührt davon her, daß der Leib der Zelle während der Teilung sich wechselnd kontrahiert, und somit die darin enthaltenen Fibrillen bald geschlängelt, bald mehr gestreckt gefunden werden müssen. — Ich weiß nicht, wie man solchen Bildern gegenüber noch im Zweifel bleiben kann, daß die Fibrillen aus dem Zellprotoplasma selbst, durch eine vis formativa desselben, entstehen können, und zwar dann wohl durch eine Umprägung der Fadenstruktur dieses Protoplasma.“

Eine gleiche Genese besitzen höchstwahrscheinlich auch die leitenden Elemente der Nervenfasern und der Ganglienzelle, die Neurofibrillen, welche man in sehr passender Weise den Kupferdrähten einer Telegraphen- oder Telephonleitung verglichen hat. Die ältere Lehre von MAX SCHULTZE hat in der Neuzeit ihre energischen Vertreter in APÁTHY und BETHE gefunden. Wie sich durch spezifische Färbemethoden, Behandlung mit Methylenblau, Goldchlorid usw., nachweisen läßt, ist die Neurofibrille etwas vom Protoplasma, in welches sie eingebettet ist, substantiell Verschiedenes; sie ist ein durch formative Tätigkeit entstandenes Produkt, ein Strukturteil, auf dessen Differenzierung die wesentliche Funktion des Nervensystems, die rasche Fortleitung eines Reizes auf größere Entfernung von einem Organ zum anderen, von einer Zelle zur anderen, beruht. Erst wenn Neurofibrillen aus Bildungszellen (Neuroblasten und Nervenzellen), welche sich durch Protoplasmafäden untereinander verbunden haben, gebildet worden sind, ist ein Nervensystem entstanden, aufgebaut aus Ganglienzellen und Nervenfasern. Auch hier erhalten sich Reste des Bildungsplasmas zwischen den Neurofibrillen als interfibrilläre Substanz, ihre Ernährung und Erhaltung vermittelnd. Wie aus Vereinigung parallel verlaufender Fibrillen Bindegewebsfasern oder Fibrillenbündel, so entstehen aus Vereinigung mehr oder minder zahlreicher Neurofibrillen stärkere oder dünnere Achsenzylinder, d. h. Neurofibrillenbündel.

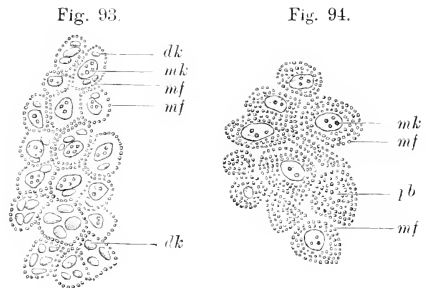
Das wohl am allermeisten zusammengesetzte, faserförmige Bildungsprodukt des Protoplasmas ist schließlich die Muskel- oder Myofibrille. Sie findet sich schon als histologischer Bestandteil im Protoplasma mancher Einzelligen, z. B. vieler Infusorien, namentlich aber im kontraktilen Gewebe der vielzelligen Organismen. Bei manchen Infusorien, wie Stentor, liegen unter der Pellicula in der Alveolarschicht des Körpers einzelne feine, kontraktile Fibrillen, die Myome oder Myoide, parallel und in kleinen Abständen voneinander angeordnet und vom vorderen zum hinteren Ende verlaufend. Die Myoide sind etwa 1  $\mu$ . dick und

von ovalem Querschnitt. Über ihnen erheben sich, in seichten Furchen entspringend, Reihen von Flimmern. Bei den Vorticellin beginnend die Myoide am Peristomfeld, begeben sich von hier nach dem aboralen Pol, wo sie trichterförmig zusammentreten und sich zum Stielmuskel vereinigen, mit welchem die Tiere an Gegenstände angeheftet sind. Der scheinbar homogene, dicke Faden ist demnach aus Fibrillen zusammengesetzt, die übrigens schwer sichtbar zu machen sind. Er wird nach außen von einer zarten Stielscheide umschlossen, von welcher er durch einen schmalen Raum, in den sich die Alveolarschicht des Körpers fortsetzt, getrennt wird. Bei den sehr energischen Kontraktionen zieht sich der Stiel zu einer eng gewundenen Spirale zusammen.

Bei den Metazoen baut sich die quergestreifte Muskelfibrille in außerordentlich komplizierter Weise aus einer Aufeinanderfolge wasserärmerer und wasserreicherer Proteinsubstanzen auf, welche man nach ihrer Lichtbrechung als anisotrope und isotrope Substanz bezeichnet hat. Bei Untersuchung junger Embryonen kann man leicht verfolgen, wie in den zylindrischen Muskelbildungszellen frühzeitig vereinzelte Fibrillen,

Fig. 93. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer fünf Tage alten Larve von *Triton taeniatus*, 500 mal vergrößert. *mk* Muskelkerne, *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen, *dk* Dotterkörner.

Fig. 94. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer zehn Tage alten Larve von *Triton taeniatus*, 500 mal vergrößert. *pb* Muskelprimitivbündel, *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen, *mk* Muskelkerne.



die gleich bei ihrem ersten Auftreten schon Querstreifung erkennen lassen, im Protoplasma an der Oberfläche ausgeschieden werden (Fig. 93). Nach der Meinung verschiedener Forscher sollen sie ebenfalls wie die Neurofibrillen durch Aneinanderreihung ursprünglicher Chondriosomen entstehen (siehe S. 107). An Querschnitten umgeben sie als ein Ring kleinster Körnchen die protoplasmatische Achse mit ihrem Kern. Indem die Zahl der Fibrillen sich sukzessive vermehrt (Fig. 94), tritt das Protoplasma immer mehr in den Hintergrund, bleibt in einzelnen Resten, welche die zahlreicher gewordenen Kerne einschließen, zwischen der kontraktile Substanz zurück und bildet die sog. Muskelkörperchen.

Mit Recht hat HEIDENHAIN (IV 1899, S. 116) bei der Besprechung der kontraktile Gewebe hervorgehoben, daß es sowohl beim Studium der Entwicklung der Muskelfaser, als auch beim Zerzupfen eines Muskelprimitivbündels oder bei der Betrachtung eines Querschnitts bei stärkster Vergrößerung unmöglich sei anzugeben, ob man die feinsten, durch Spaltung darzustellenden Muskelfibrillen oder noch kleinste Aggregate von solchen vor sich habe.

HEIDENHAIN bildet einen Tangentialschnitt durch die Herzwand eines dreitägigen Entenembryos ab (Fig. 95) und bemerkt hierzu: „In der Figur findet man die ersten Fibrillen angelegt, und schon zeigen sie

eine typische Querstreifung. Allein die Fibrillen sind von verschiedenem Kaliber. Da sind sehr feine, welche sich bei dem Eisenhämatoxylinverfahren ganz entfärben haben, und von diesen ausgehend, treffen wir alle Übergänge bis zu recht groben, stark gefärbten Fibrillen, welche teils in ganzer Länge einfach erscheinen, teils an einem Ende in mehrere Spaltfibrillen auseinanderfahren. Also ist es hier nicht möglich, genau zu bestimmen, was die zuerst erscheinenden Elementarfibrillen wären.“

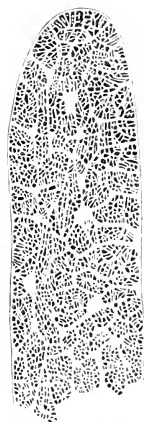
Fig. 95.



Fig. 95. Tangentialer Schnitt durch die Herzwand eines Entenembryos von drei Tagen mit Muskelfibrillen nach HEIDENHAIN. Sublimat, Eisenhämatoxylin. Vergr. 2500.

Fig. 96. Muskelquerschnitt von *Bombyx neustria* mit Cohnheim'scher Färbung. Nach HEIDENHAIN.

Fig. 96.



sehr leicht parallel ihrer Längsachse in Fibrillenspalten, ihre Spaltbarkeit ist so groß, daß eine Grenze dafür nicht nachzuweisen ist, da die feinsten Fibrillen außerhalb des Bereiches unseres Wahrnehmungsvermögens liegen.“

In Verlegenheit gerät man, wie HEIDENHAIN betont, wenn man an feinsten, gut gefärbten Querschnitten (Fig. 96) durch Zuhilfenahme immer stärkerer Vergrößerungen bestimmen will, welches der Querschnitt der feinsten Fibrille ist. „Sehen wir uns die kleinsten Querschnittsbilder näher an, so erscheinen sie unter den mannigfachsten Formen: sie sind fast durchgehend eckig, mitunter bandartig, häufig auch am Rande eingekerbt, so daß sie wie aus mehreren kleinen Querschnittsfiguren zusammengeflossen erscheinen. Es könnte also sein, daß wir

die Fibrillenquerschnitte hier noch nicht vor uns haben; wir müssen also hier zu höheren Vergrößerungen und schärfer differenzierten Präparaten fortschreiten. Wir gehen daher zu Okular Nr. 6 über. Es wird ersichtlich klar, daß einige der vermeintlichen Fibrillenquerschnitte Gruppen von solchen waren, sehen aber zudem die feinsten Felderchen immer noch von unregelmäßigem Umriß und mit Andeutungen von Teilungen. Wir nehmen Okular Nr. 8 zu Hilfe mit demselben Erfolge, wir gehen zu Nr. 12 und schließlich zu Nr. 18 über, aber wir erreichen das Ende nicht. Das mikroskopische Bild ist noch immer, bei jetzt 1500facher Vergrößerung, anscheinend von tadelloser Schärfe, die ursprünglich sichtbaren Felderchen sind in Unterabteilungen zerlegt; wo wir anfangs einen Fibrillenquerschnitt sahen, bemerken wir jetzt deren mehrere; aber der Charakter der mikroskopischen Erscheinungsweise hat sich nicht geändert. Nach wie vor sind die feinsten Felderchen zumeist von eckigem Umriß, mit Andeutungen von Teilungen versehen, und vor allen Dingen sehr verschieden im Durchmesser. Wann werden wir das Ende erreichen? Etwa dann, wenn die Optiker im nächsten Jahrhundert uns Mikroskope zur Verfügung stellen, welche statt einer höchstmöglichen 1500fachen eine 3000fache Vergrößerung ermöglichen? Gewiß würden wir auch dann den „Fibrillenquerschnitt“ nicht finden; die Bemühung würde ebenso vergeblich sein, wie jetzt, wenn wir von Okular Nr. 6 zu 12 oder 18 übergehen!“

Aus derartigen Erwägungen zieht HEIDENHAIN den Schluß, daß auch die allerstärksten Vergrößerungen uns nicht die letzten unteilbaren Elementarfibrillen des Muskels zur Anschauung bringen, daß diese vielmehr dem ultramikroskopischen oder molekularen Gebiet angehören. Als den Querschnitt der wirklichen unteilbaren Elementarfibrille bezeichnet er den Querschnitt des kontraktiven Moleküls und nennt es den einzig wahren und wirklichen Elementarteil der kontraktiven Substanz, welcher durch lineare Aneinanderreihung die Elementar- oder Molekularfibrillen erzeugt. Er schließt sich hiermit der schon von ENGELMANN entwickelten Grundanschauung vom Bau der Muskelsubstanz an, seiner Annahme von hypothetischen kontraktiven Elementen, den Inotagmen, welche als Molekülverbindungen [Tagmen (PFEFFER), Mizellen (NÄGELI)] vorgestellt werden.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, wie sich diese Annahmen auf das beste in den Kreis von Vorstellungen einfügen, welche im Kapitel von dem elementaren Bau der Zelle gewonnen worden sind. Wie beim Studium der Zelle, führt uns tieferes Eindringen auch hier auf kontraktile, dem übersinnlichen Gebiete angehörende Einheiten (Myoblasten, Inotagmen). Für die Elementareinheiten der Zelle hatten wir früher auf Grund bestimmter Beobachtungen das Vermögen der Assimilation und der Vermehrung der Selbstteilung angenommen. Sollen wir auch den Inotagmen, den Elementareinheiten der kontraktiven Substanz, diese Grundeigenschaften der lebenden Substanz beilegen? HEIDENHAIN ist auch hierzu geneigt, worin wir uns ihm in Konsequenz der von uns vertretenen Auffassung der Organisation der lebenden Substanz anschließen. Er läßt in der Bildungszelle zunächst einzelne Inotagmenreihen gebildet werden, jede einzelne assimilieren, in die Dicke wachsen und sich spalten usw. Auch gewinnt er am Querschnittspräparat selbst den Eindruck, als ob die „Fibrillen“ durch Spaltung sich vermehren, und er erblickt demgemäß die genetische Bedeutung



der COHNHEIMSEHEN Felderung darin, daß die in je einem Felde, gleichviel höherer oder niederer Ordnung, zusammenstehenden „histologischen“ Fibrillen aus je einer Mutterfibrille (bzw. Inotagmenreihe) hervorgegangen sind. Nach der ersten Entstehung der Muskelfibrillen in der embryonalen Bildungszelle läßt HEIDENHAIN in späterer Zeit das weitere Wachstum des Muskelprimitivbündels nicht mehr auf Neubildung von Fibrillen in dem Rest des undifferenzierten Sarkoplasma, sondern auf Wachstum und innerer Sonderung der schon vorhandenen beruhen.

Ähnliche Erwägungen lassen sich über die Neurofibrillen und Bindegewebsfibrillen anstellen. Auch hier möchte es an Zupfpräparaten und Querschnitten unmöglich sein anzugeben, ob man im einzelnen Fall wirklich die letzte fibrilläre Teileinheit vor sich hat. So nimmt denn auch APÁTHY „hypothetische Neurotagmen“ an, durch deren Aneinanderreihung die leitenden Elementarfibrillen entstehen. Diese wieder erzeugen, in kleinerer oder größerer Zahl zu einem Bündelchen vereint, die mikroskopisch nachzuweisenden Primitivfibrillen.

Zusammenfassend können wir daher in Anlehnung an HEIDENHAIN (l. c. S. 120) sagen: Eine Muskelfibrille, eine Neuro- und Bindegewebsfibrille ist in jedem einzelnen Spezialfall immer gerade das, was wir nach Maßgabe unserer augenblicklichen optischen, färberischen oder sonstigen technischen Hilfsmittel als scheinbar einheitliches Fasergebilde aus der metamikroskopischen Fasertextur des Muskels, der Nerven- und der Bindegewebsfaser zu isolieren vermögen. Der Ausdruck „Fibrille“ kann daher nur eine relative Geltung beanspruchen.

Den inneren Plasmaprodukten können schließlich noch die inneren Skelette vieler Protozoen angereicht werden, so daß ein paar Worte über sie hier wohl am Platze sind. In großer Mannigfaltigkeit und Zierlichkeit finden sie sich namentlich bei den Radiolarien. Sie setzen sich bald aus regelmäßig angeordneten Stäben, bald aus zierlichen, durchbrochenen Gitterkugeln, bald aus beiderlei Bildungen vereint (Fig. 97) zusammen. Bei einigen Familien der Radiolarien bestehen sie aus einer organischen, in Säuren und Alkalien löslichen Substanz, bei den meisten dagegen aus Kieselsäure, die an ein organisches Substrat gebunden ist, wie im Knochen der Wirbeltiere die phosphorsauren Kalksalze an das Osssein. Alle diese Skelette haben eine für die Spezies konstante und charakteristische Form und lassen ganz gesetzmäßige Verhältnisse in ihrer Entwicklung erkennen (RICHARD HERTWIG, IV 1879).

#### b) Die äußeren Plasmaprodukte.

Die äußeren Plasmaprodukte können in drei Klassen eingeteilt werden, in die Zellhäute, in die Cuticulargebilde und in die Intercellularsubstanzen.

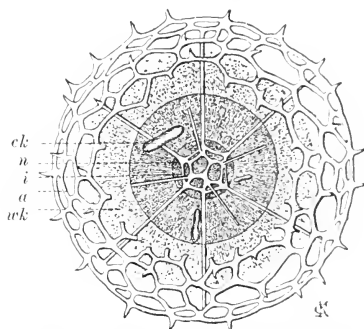


Fig. 97. *Haliomma erinaceus*. Aus R. HERTWIG, Zoologie. *a* äußere, *i* innere Gitterkugel, *ck* Zentralkapsel, *wk* extrakapsulärer Weichkörper, *n* Binnenbläschen (Kern).

Zellhäute oder Membranen sind vom Protoplasma differenzierte Bildungen, mit denen sich der Zellkörper auf seiner ganzen Oberfläche umgibt. Sie bilden namentlich bei pflanzlichen Zellen einen sehr wichtigen und stark in die Augen fallenden Bestandteil, während sie im Tierreich häufig fehlen oder so wenig ausgebildet sind, daß sie auch bei starken Vergrößerungen schwer zu erkennen sind.

Im Pflanzenreich besteht die Zellhaut hauptsächlich aus einem der Stärke sehr nahe verwandten Kohlenhydrat, der **Zellulose** ( $C_6H_{10}O_5$ ). Die Anwesenheit derselben läßt sich meist leicht durch eine sehr charakteristische Reaktion feststellen. Wenn man einen Schnitt durch Pflanzengewebe oder eine einzelne Pflanzenzelle zuerst mit einer dünnen Lösung von Jod-jodkalium durchtränkt und darauf nach Entfernung der Jodlösung Schwefelsäure (2 Teile mit 1 Teil Wasser verdünnt) zusetzt, so nehmen die Zellwände eine bald hell-, bald dunkelblaue Farbe an.

Fig. 98.

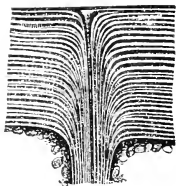


Fig. 99.

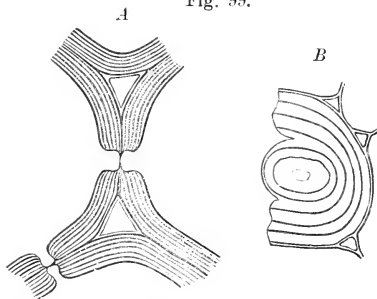


Fig. 98. Querschnitt durch das Rhizom von *Caulerpa prolifera* an der Insertionsstelle eines Balkens. Nach STRASBURGER, Taf. I, Fig. 1.

Fig. 99. A Teil einer älteren Markzelle mit sechs Verdickungsschichten von *Clematis vitalba*. Nach STRASBURGER, Taf. I, Fig. 13. B eine solche Zelle in Schwefelsäure gequollen. Nach STRASBURGER, Taf. I, Fig. 14.

Eine entsprechende Zellulosereaktion erhält man auch durch Zusatz einer Chlorzinkjodlösung. Mit der Zellulose sind in den pflanzlichen Zellmembranen stets noch andere Substanzen verbunden, die die eben aufgeführten Reaktionen nicht darbieten, so namentlich auch Pectinverbindungen.

Die Membranen der Pflanzenzellen erreichen oft eine beträchtliche Dicke und Festigkeit und lassen dann auf dem Durchschnitt eine deutlich ausgesprochene Schichtung erkennen. Wie im Stärkekorn wechseln Streifen, die das Licht stärker und schwächer brechen und je nachdem mehr oder weniger dicht sind, miteinander ab (Fig. 98 und 99 A, B). Aber auch bei Betrachtung von der Fläche ist noch eine feinere Struktur häufig nachweisbar. Die Zellhaut zeigt eine feine Streifung, als ob sie aus zahlreichen, parallel angeordneten Fasern zusammengesetzt sei. Dabei kreuzen sich die Fasern der aufeinanderfolgenden Lamellen etwa in ähnlicher Weise wie in einer Hornhaut in entgegengesetzten Richtungen. Entweder verlaufen die einen in der Längsrichtung, die anderen in der Querrichtung, also ringförmig um die Zelle herum, oder sie sind schräg zur Längsachse der Zelle angeordnet.

Nicht selten zeigen die Zellulosemembranen, und zwar meist an ihrer inneren Fläche, feinere Skulpturen. So können Leisten nach innen vorspringen, welche entweder in einer Schraubenlinie verlaufen oder in größerer Anzahl quer zur Längsachse der Zelle gestellt oder in mehr unregelmäßiger Weise zu einem Netz untereinander verbunden sind. Auf der anderen Seite kann die Zellwand an einzelnen Stellen, wo sie an eine Nachbarzelle stößt, verdünnt bleiben und so Tüpfel oder Tüpfelkanäle erzeugen (Fig. 99 A). Durch Vermittlung derselben können benachbarte Zellen Nahrungssubstanzen besser austauschen.

Auch in stofflicher Hinsicht kann die Zellwand, bald nach ihrer ersten Anlage, ihren Charakter in verschiedener Weise verändern, entweder durch Inkrustation oder durch Verholzung oder durch Verkorkung.

Nicht selten werden in die Zellulose Kalksalze oder Kieselsäure abgelagert, wodurch die Membranen eine größere Festigkeit und Härte erhalten. Wenn solche Pflanzenteile geglüht werden, wird die Zellulose verkohlt, und es bleibt an Stelle des Zellhautgerüsts ein mehr oder minder vollständiges Kalk- oder Kieselskelet zurück. Kalkablagern findet sich bei den Kalkalgen, bei Characeen, bei Cucurbitaceen, Verkieselung bei Diatomeen, bei Equisetaceen, bei Gräsern usw.

Durch die Verholzung erhalten die Zellmembranen gleichfalls eine bedeutend größere Festigkeit. Hier ist der Zellulose noch eine andere Substanz, der Holzstoff (das Lignin, Vanillin, Koniferin), beigemischt. Derselbe läßt sich durch Kalilauge oder durch ein Gemisch von Salpetersäure und chlorsaurem Kali auflösen und entfernen, worauf dann noch ein die Zellulosereaktion darbietendes Gerüst übrig bleibt.

Bei dem Prozeß der Verkorkung ist mit der Zellulose Korkstoff oder Suberin in geringerer oder reichlicherer Menge verbunden. Hierdurch wieder werden die physikalischen Eigenschaften der Zellwand in der Weise verändert, daß sie für Wasser weniger durchlässig wird. Daher entwickeln sich denn verkorkte Zellen an der Oberfläche vieler Pflanzenorgane; durch sie wird die kutikulare Wasserverdunstung mehr oder minder herabgesetzt.

Während es bei der Verkalkung und Verkieselung auf der Hand liegt, daß die Kalkteilchen und die Kieselteilchen in gelöstem Zustand durch Vermittlung des Protoplasmas an Ort und Stelle geschafft und zwischen den Zelluloseteilchen abgelagert worden sind, wobei wieder molekulare Bindungen eine Rolle zufallen wird, bieten sich für das Zustandekommen der Verholzung und der Verkorkung zwei Möglichkeiten dar. Entweder ist der Holz- und Korkstoff in einer löslichen Modifikation durch Vermittlung des Protoplasmas entstanden und gleich den Kalk- und Kieselteilchen in die Zellulosemembran in unlöslicher Modifikation eingelagert worden, oder beide Substanzen haben sich an Ort und Stelle durch chemische Umwandlungen der Zellulose gebildet. Es ist dies wieder eine Angelegenheit, welche weniger der Morphologe mit seinen Untersuchungsmethoden, als vielmehr der physiologische Chemiker zu entscheiden haben wird.

Eine viel diskutierte, sehr wichtige, aber nicht leicht zu entscheidende Frage betrifft das Wachstum der Zellhaut. Bei demselben haben wir ein Dicken- und Flächenwachstum zu unterscheiden. Das bei seiner Entstehung kaum meßbar feine Zellulosehäutchen kann allmählich eine sehr bedeutende Dicke erreichen und sich hierbei aus immer zahlreicheren

Lamellen zusammensetzen, deren Zahl der Dicke proportional zunimmt. Das Allerwahrscheinlichste ist, daß vom Protoplasma Schicht auf Schicht auf das zuerst abgeschiedene Häutchen neu aufgelagert wird. Man nennt dies ein Wachstum durch Apposition, im Gegensatz zu einer von NÄGELI aufgestellten Theorie (IV 1864), nach welcher das Wachstum der Häute durch Intussuszeption vor sich gehen soll, das heißt: durch Einlagerung neuer Teilchen in Zwischenräume zwischen die bereits vorhandenen Teilchen.

Für die Appositionstheorie sprechen namentlich folgende drei Erscheinungen: 1. Wenn an der Innenfläche einer Zellhaut sich leistenförmige Verdickungen bilden, so werden dieselben schon vor ihrem Auftreten dadurch angedeutet, daß in dem Protoplasmaschlauch sich an den entsprechenden Stellen das Protoplasma in dickeren Bändern ansammelt und die Erscheinungen der Zirkulation darbietet. 2. Wenn durch Plasmolyse sich der Protoplasmakörper von der Zellhaut zurückgezogen hat, scheidet er auf seiner nackten Oberfläche eine neue Zellulosemembran ab (KLEBS VII 1886). Man kann die Plasmolyse rückgängig machen. Der sich durch Wasseraufnahme vergrößernde Zellkörper legt sich dann mit der neuen Haut der alten wieder dicht an und verbindet sich mit ihr. 3. Bei der Teilung von Pflanzenzellen läßt sich oft sehr deutlich erkennen, wie jede Tochterzelle sich mit einer eigenen, neuen Hülle umgibt, so daß dann innerhalb der alten Membran der Mutterzelle zwei neugebildete Membranen der Tochterzellen eingeschlossen sind, und in diesen können wieder, wenn die Tochterzellen in Einzelzellen zerfallen, die neugebildeten Membranen der letzteren eingekapselt sein (Fig. 100).

Größere Schwierigkeiten für die Erklärung bietet das Flächenwachstum der Membran. Es könnte durch zwei verschiedene Prozesse bewirkt werden, die entweder allein oder miteinander kombiniert Platz greifen. Einmal könnte die Membran sich durch Dehnung vergrößern, wie ein Gummiball, den man aufbläst. Zweitens aber könnte sie sich durch Intussuszeption, durch Aufnahme neuer Zelluloseteilchen zwischen die alten, ausdehnen.

Dafür, daß eine Dehnung der Zellhaut stattfindet, sprechen manche Erscheinungen. Schon der früher erwähnte Turgor der Zelle ruft eine solche hervor. Denn sowie eine Zelle der Plasmolyse ausgesetzt wird, schrumpft sie erst im ganzen unter Wasseraustritt etwas zusammen, ehe sich der Plasmaschlauch ablöst, ein Zeichen, daß sie durch inneren Druck gedehnt war. Bei manchen Algen läßt sich beobachten, daß die zuerst gebildeten Zelluloselamellen durch Dehnung schließlich gesprengt und abgeworfen werden (Rivularien, Gloeocapsa, Schizochlamys gelatinosa usw.). Jede Dehnung und Verkürzung muß mit Verlagerung der kleinsten Teilchen verbunden sein, die sich hier mehr in der Fläche, dort mehr in der Dicke anordnen. Dadurch bietet die Vergrößerung einer Membran durch Dehnung manche Berührungspunkte mit dem Wachstum durch Intussuszeption. Der Unterschied zwischen beiden Arten läuft dann darauf hinaus, daß im ersten Fall schon von früher her vorhandene Zelluloseteilchen, im zweiten Fall neue, in Bildung begriffene Teilchen in die Fläche eingelagert werden.

Das Wachstum durch Intussuszeption möchten wir nun nicht, wie es STRASBURGER früher getan hat (IV 1882), vollkommen in Abrede stellen, vielmehr erblicken wir in ihm neben der Apposition einen zweiten

wichtigen Faktor bei der Membranbildung, allerdings nicht den einzigen Faktor, wie es in der Theorie von NÄGELI angenommen wurde. Denn viele Erscheinungen des Zellenwachstums lassen sich, wie es von NÄGELI (IV 1858 und 1864) geschehen ist, durch Intussuszeption am ungezwungensten erklären, während die Appositionstheorie auf Schwierigkeiten stößt.

Zerreißen von Membranschichten durch Dehnung werden im ganzen doch in sehr seltenen Fällen beobachtet. Trotzdem vergrößern sich fast alle Zellen von ihrer Anlage bis zum ausgewachsenen Zustand so bedeutend, daß die Dehnungsfähigkeit der Haut, welche bei Zellulose wohl überhaupt nicht als eine sehr große angenommen werden darf, bald überschritten werden müßte. Viele Pflanzenzellen verlängern sich um das 100fache und manche um mehr als das 2000fache (Chara). Ferner zeigen manche Zellen eine sehr unregelmäßige Form, deren Erklärung sehr große Schwierigkeiten bereiten würde, wenn die Zellhaut allein durch innere Dehnung, einer Kautschukblase vergleichbar, sich in der Fläche vergrößern sollte. Caulerpa, Acetabularia usw. sind, trotzdem sie einen einzigen Hohlraum enthalten, wie eine vielzellige Pflanze in Wurzeln, Stengel und Blätter gegliedert, von denen ein jeder Teil durch eigene Wachstumsgesetze beherrscht wird. Manche Pflanzenzellen wachsen nur an bestimmten Stellen, entweder an der Spitze oder nahe der Basis oder entwickeln seitliche Ausstülpungen und Äste. Andere erfahren beim Wachstum komplizierte Drehungen, wie die Internodien der Characeen.

Endlich macht NÄGELI noch für ein Wachstum durch Intussuszeption geltend, daß manche Membranen in der Fläche und Dicke bedeutend zunehmen, nachdem sie durch Teilung des Protoplasmakörpers von diesem infolge der Bildung von Spezialmembranen um die Tochterzellen getrennt worden sind. „Gloeocapsa und Gloeocystis treten zuerst als einfache Zellen mit dicker, gallertiger Membran auf (Fig. 100 A). Die Zelle teilt sich in zwei (B), wovon jede wieder eine gleiche blasenartige Membran bildet; und so geht die Einschachtelung weiter“ (Fig. 100 C). Die äußerste Gallertblase muß infolgedessen immer größer werden. Ihr Volumen betrug bei einer Art in diesen sukzessiven Entwicklungsstadien nach Berechnungen von NÄGELI im Mittel 830—2442—5615—10209 Kubikmikromillimeter. Bei einer anderen Art war eine Verdickung der zuerst gebildeten Gallertmembran von 10 auf 60  $\mu$ , also um das Sechsfache, eingetreten. „Bei Apioecystis sind die birnförmigen Kolonien, die aus sehr weicher Gallerte mit eingelagerten Zellen bestehen, von einer dichteren Membran umhüllt. Dieselbe nimmt mit dem Alter nicht bloß an Umfang, sondern auch an Mächtigkeit zu; denn bei kleineren Kolonien ist sie bloß 3  $\mu$ , bei den großen bis 45  $\mu$  dick; an jenen beträgt die Oberfläche etwa 27000, an diesen etwa 1500000 Quadratmikromillimeter. Die Dicke der Hülle nimmt also von 1 auf 15, der Flächeninhalt von 1 auf 56, und der Kubikinhalte von 1 auf 833 zu. Von einer Apposition auf der inneren Seite dieser

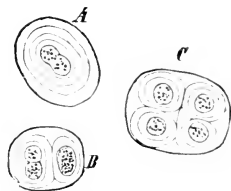


Fig. 100. *Gloeocapsa polydermatica*, eine sehr tief stehende, grüne Algenzelle. A Beginn der Teilung. B links, kurz nach der Teilung. C Im Ruhestand. Vergr. 540.

Hülle kann keine Rede sein; denn ihre innere glatte Fläche wird von den kleinen kugeligen Zellen entweder gar nicht oder nur an einzelnen wenigen Stellen berührt.“

In allen diesen Fällen wird man dem Ausspruch von NÄGELI zustimmen müssen, daß man hier auf Unwahrscheinlichkeiten stößt, wenn man das Flächenwachstum der Zellenmembran bloß aus der Auflagerung von neuen Schichten erklären wollte, während die oben namhaft gemachten „Erscheinungen (Änderung der Gestalt und Richtung, ungleiches Wachstum der Teile, Drehung) sich durch Intussuszeption auf die einfachste und leichteste Art erklären lassen. Alles hängt davon ab, daß die neuen Teilehen zwischen die schon vorhandenen an bestimmten Stellen, in bestimmter Menge und in bestimmter Richtung eingelagert werden“.

Der Prozeß der Intussuszeption selbst ist vollends nicht in Abrede zu stellen, wo Kalk- oder Kieselsalze in die Membran abgelagert sind, da dies meist erst nachträglich und oft nur in den oberflächlichen Schichten geschieht. Daß in ähnlicher Weise nicht auch Zelluloseiteichen

Fig. 101.

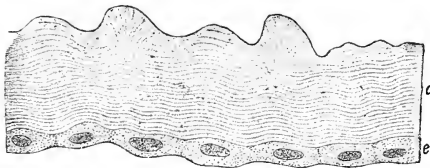


Fig. 101. Epithel mit Cuticula einer Blattwespe (*Cimbex coronatus*). Aus R. HERTWIGS Zoologie. *c* Cuticula. *e* Epithel.

Fig. 102.

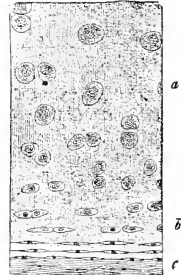


Fig. 102. Knorpel (nach GEGENBAUR). *c* Knorpeloberhaut. *b* Übergang zum typischen Knorpel *a*.

sollten eingelagert werden können, würde als unmöglich nur dann erwiesen sein, wenn gezeigt wäre, daß Zellulose in der Tat nur durch direkte Umwandlung von Protoplasmaschichten gebildet wird. Dies ist aber doch nichts weniger als erwiesen, und wird der Pflanzenanatom es wahrscheinlich durch mikroskopische Beobachtung allein überhaupt nicht feststellen können, sondern nur mit Hilfe einer weit fortgeschrittenen Mikrochemie. In vielen Fällen wird überhaupt zwischen Apposition und Intussuszeption gar nicht der schroffe Gegensatz bestehen, wie er von mancher Seite herausgekehrt wird.

Cuticulargebilde sind hautartige Absonderungen, mit welchen sich eine Zelle anstatt allseitig nur einseitig an ihrer nach außen gekehrten Oberfläche bedeckt. Im Tierreich sind häufig die Zellen, welche die Oberfläche des Körpers einnehmen oder die Innenfläche des Darmkanals auskleiden, mit einer Cuticula versehen, welche das darunter gelegene Protoplasma gegen die schädlichen Einflüsse der umgebenden Medien schützt. Die Cuticula ist gewöhnlich aus dünnen Lamellen gebildet und außerdem von feinen, parallel verlaufenden Poren durchsetzt, in welche vom darunter gelegenen Protoplasma zarte Fädchen eindringen. Als Cuticulargebilde eigentümlicher Art, welche zugleich eine sehr aus-

gesprochene Schichtung aufweisen, sind auch die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen in der Netzhaut anzuführen.

Cuticulare Abscheidungen membranartig angeordneter Zellen verschmelzen sehr häufig untereinander und stellen dann ausgedehnte Häute dar (Fig. 101), welche namentlich bei Würmern und Arthropoden der ganzen Oberfläche des Körpers zum Schutz dienen. Sie bestehen meist aus Chitin, einem Stoff, welcher nur in kochender Schwefelsäure löslich ist. In ihrer feinen Struktur zeigen sie große Übereinstimmung mit den Zellulosemembranen, nämlich eine Schichtung, welche auf ein Wachstum durch Apposition neuer Lamellen an der Innenseite der zuerst gebildeten hinweist. Zeitweise werden die alten Chitinhäute gesprengt und abgeworfen, nachdem sich unter ihnen eine jüngere, weichere Haut zum Ersatz gebildet hat, ein Vorgang, der als Häutung bezeichnet wird. Zur Verstärkung der Chitinhaut können Kalksalze auf dem Wege der Intussuszeption in sie abgelagert werden.

Intercellulärsubstanzen endlich entstehen, wenn eine größere Anzahl von Zellen an ihrer ganzen Oberfläche feste Stoffe ausscheidet, ihre Abscheidungsprodukte sich aber nicht, wie die Zellmembranen, getrennt erhalten, sondern untereinander zu einer zusammenhängenden Masse verschmelzen, so daß man nicht erkennen kann, was von der einen, was von der anderen Zelle abstammt (Fig. 102). Die Gewebe mit Intercellulärsubstanzen sind daher nicht in einzelne Zellen, wie ein Stück Pflanzengewebe, zerlegbar. In der kontinuierlichen Grundsubstanz, welche aus sehr verschiedenen chemischen Stoffen (Mucin, Chondrin, Glutin, Ossein, Elastin, Tunicin, Chitin usw.) bestehen kann, welche ferner bald homogen, bald faserig aussieht, sind kleine Höhlen vorhanden, in welchen die Protoplasmakörper eingeschlossen sind. Da der die Höhle umgebende Bezirk der Intercellulärsubstanz am meisten unter dem Einfluß des in ihr gelegenen Protoplasmakörpers stehen wird, nannte ihn VIRCHOW (I 1862) ein Zellenterritorium. Dasselbe ist aber in der Natur, wie gesagt, von den Nachbarterritorien nicht abgegrenzt.

## FÜNFTES KAPITEL.

### II. Die Bewegungserscheinungen.

Eine der am meisten sichtbaren Lebensäußerungen der Organismen ist ihre Fähigkeit, Bewegungen auszuführen und dabei die äußeren Formen des Körpers oft in der auffälligsten Weise zu verändern. Diese

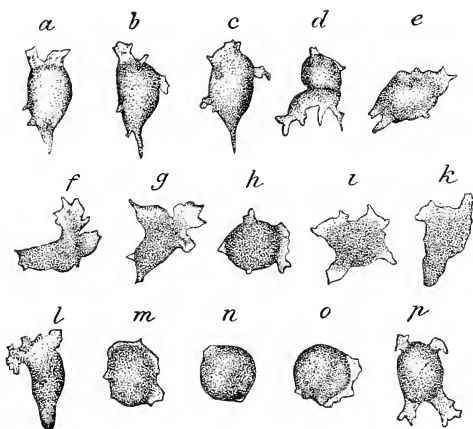


Fig. 103. Ein weißes Blutkörperchen des Frosches, welches unter dem Einfluß steigender (bis *m*) und wieder abnehmender Temperatur in kurzer Zeit eine Reihenfolge (*a—p*) wechselnder Formen durchläuft. Nach ENGELMANN.

ten zweckmäßiger besprochen werden, z. B. die Empfängnishügel, die an der Eizelle infolge der Befruchtung entstehen, die Strahlenfiguren, die in der Umgebung des in das Ei eingedrungenen Samenfadens und beim Teilungsprozeß der Zelle wahrgenommen werden, die Zerschnürung des Zellkörpers in zwei oder mehrere Stücke bei der Teilung.

#### I. Die Protoplasmabewegung.

Obwohl Bewegungen wahrscheinlich von jedem Protoplasma ausgeführt werden können, so sind sie doch meist wegen ihrer außerordentlichen Langsamkeit für unsere jetzigen Erkenntnismittel nicht wahrnehmbar; es sind immer nur vereinzelte Objekte im Pflanzen- und Tier-

Fähigkeit wohnt schon dem Protoplasma der Zelle inne und kann sich in sehr verschiedener Weise betätigen.

Wir unterscheiden hier: 1. Die eigentliche Protoplasmabewegung, 2. die Flimmer- und Geißelbewegung, 3. die Bewegung der pulsierenden Vakuolen, 4. die Bewegungen und Formveränderungen, welche Zellkörper passiv erfahren.

Außer diesen vier Arten gibt es noch einige besondere Bewegungs- phänomene, die in späteren Abschnit-



reich, welche sich zum Studium und zur Demonstration des Phänomens eignen. Die Bewegung äußert sich teils in einer Veränderung der äußeren Form des Zellkörpers, teils in Verlagerungen der im Protoplasma eingeschlossenen Teile, des Zellkerns, der Körner, Körnchen und Vakuolen. Sie fällt etwas verschieden aus, je nachdem es sich um nackte Protoplastkörper oder um solche handelt, die in eine feste Membran eingeschlossen sind.

### a) Bewegungen nackter Protoplastkörper.

Kleine einzellige Organismen, weiße Blut- und Lymphkörperchen, Bindegewebszellen usw. führen Bewegungen aus, welche man nach den Amöben, die das Schauspiel am schönsten darbieten, als amöboide bezeichnet. Wenn man ein weißes Blut- oder Lymphkörperchen des Frosches (Fig. 103) unter geeigneten Bedingungen, z. B. bei etwas höherer Temperatur, beobachtet, wird man dasselbe fortwährend Formveränderungen erleiden sehen. An der Oberfläche treten kleine Fortsätze von Protoplasma, die Scheinfüßchen oder Pseudopodien, nach außen hervor; meist bestehen sie zuerst aus hyalinem Protoplasma, in welches nach einiger Zeit Körnerplasma nachströmt. Dadurch vergrößern sich die Füßchen, breiten sich aus und können dann an ihrer Oberfläche wieder neue, kleinere Füßchen hervortreiben. Oder sie werden auch durch Zurückfließen des Protoplasma schwächer und schließlich ganz eingezogen, während sich an einer anderen Stelle des Körpers neue Fortsätze bilden. Wie auf diese Art ein und dasselbe weiße Blutkörperchen fortwährend seine äußeren Konturen verändert, Ortsveränderungen ausführt und sich auf Gegenständen, an deren Oberfläche es anhaftet, mit einer mikroskopisch meßbaren Geschwindigkeit kriechend fortbewegt, zeigt uns Fig. 103, in der die Bewegungen in 15 aufeinanderfolgenden Stadien zur Darstellung gebracht sind. Amöben können in einer Minute eine Wegstrecke von  $\frac{1}{2}$  mm zurücklegen.

Vermöge ihrer amöboiden Beweglichkeit wandern weiße Blutkörperchen bei Entzündungsprozessen durch die Wandung von Kapillaren und kleineren Blutgefäßen hindurch, bahnen sich die Lymphkörperchen als Wanderzellen in kleinen Gewebsspalten, wie in den Interlamellarlücken der Hornhaut, ihren Weg, wobei sie nicht unerhebliche Widerstände überwinden müssen, oder sie drängen dicht aneinanderschließende Epithelzellen auseinander und gelangen so an die Oberfläche von Epithelmembranen.

Mit am lebhaftesten erfolgt das Ausstrecken und Einziehen der Pseudopodien bei einer kleinen Amöbe (Fig. 2), welche schon ROESSEL VON ROSENHOF 1755 beschrieben und wegen ihres lebhaften Formenwechsels den kleinen Proteus genannt hat.

Einen etwas abweichenden Anblick bietet uns die Protoplastabewegung bei den Myxomyceeten einerseits, bei Thalamophoren, Heliozoen, Radiolarien andererseits dar.

Um von den Myxomyceeten, deren Plasmodien sich bei einigen Arten, wie bei *Aethalium septimum*, oft als faustgroße Kuchen auf einer feuchten Unterlage ausbreiten, ein zur Beobachtung geeignetes Präparat zu erhalten, verfährt man am besten so, daß man an den Rand eines Plasmodiums einen schräg geneigten und befeuchteten Objektträger stellt, über dessen nasse Oberfläche man durch eine besondere Vorrichtung

Wasser langsam herabrinnen läßt. Die Plasmodien des *Aethalium*s haben die Eigenschaft, sich dem Wasserstrom entgegen zu bewegen (Rheotropismus); sie kriechen durch Ausrecken zahlreicher Pseudopodien auf der benetzten Glasfläche in die Höhe und breiten sich, indem sich benachbarte Pseudopodien durch Queräste verbinden, zu einem feinen, durchsichtigen Netzwerk aus (Fig. 104). Bei starker Vergrößerung untersucht, zeigt uns das Netzwerk zweierlei Arten von Bewegungen.

Erstens sieht man in den Fäden und Strängen, die aus einer peripheren, oft sehr dünnen Lage von hyalinem Protoplasma und aus zentral gelegenen Körnerplasma bestehen, das Körnerplasma in rascher, fließender Bewegung, welche namentlich durch die Ortsveränderung der kleinen Körnchen auffällig wird und sich der Blutzirkulation in den Gefäßen eines lebenden Tieres vergleichen läßt. Zwischen fließendem Körnerplasma und ruhendem Hautplasma besteht übrigens keine scharfe Grenze, indem am Rande eines Stromes die Körnchen sich langsamer fortbewegen, zuweilen auch ganz stille stehen, um nach einiger Zeit wieder mit fortgerissen zu werden. In feineren Fäden geht immer nur ein Strom

der Länge nach, während in dickeren Ästen oft zwei Ströme in entgegengesetzten Richtungen aneinander vorbeifließen. „In platten, hautartigen Ausbreitungen“ welche sich hie und da im Netzwerk bilden, „laufen meistens zahlreiche verzweigte Ströme entweder nach der gleichen oder nach verschiedenen Richtungen, und nicht selten gehen entgegengesetzte Strömungen dicht

Fig. 104.



Fig. 104. *Chondrioderma difforme*. Nach STRASBURGER. *f* Teil eines älteren Plasmodiums, *a* trockene Spore, *b* dieselbe im Wasser quellend, *c* Spore mit austretendem Inhalt, *d* Zoospore, *e* aus Umwandlung der Zoospore hervorgegangene Amöben, die sich zum Plasmodium zu vereinen anfangen. (Bei *d* und *e* Kern und kontraktile Vakuolen zu sehen.)

nebeneinander her“. Dabei kann die Geschwindigkeit der Strömung an den einzelnen Stellen eine verschiedene sein und kann sich auch allmählich ändern; sie kann so groß sein, daß man bei starker Vergrößerung den vorbeieilenden Körnchen kaum mit dem Auge folgen kann, kann aber auch so langsam werden, daß ein Körnchen kaum seinen Ort zu verändern scheint.

Die zweite Art der Bewegung besteht in einer Formveränderung der einzelnen Fäden und des ganzen Netzwerks. Wie bei einer Amöbe, werden hie und da neue Fortsätze ausgestreckt, bald wieder eingezogen; wie dort wölbt sich erst eine homogene Protoplasmanasse als Höcker hervor, dann folgt das Körnerplasma nach, und sieht es hier zuweilen aus, als werde die Körnermasse, wenn die Strömung eine recht lebhafte ist, mit Gewalt in das sich neubildende Zweigende hinein gepreßt. Auf diese Weise kann sich das Plasmodium, einer Amöbe gleich, auf einer Unterlage nach einer bestimmten Richtung kriechend fortbewegen. An einem Rande, welchem die Körnerströme vorwiegend zufließen, werden neue Fortsätze hervorgetrieben, während andere am entgegengesetzten Rande eingezogen werden.

Unter den Rhizopoden bietet die schon von MAX SCHULTZE

untersuchte *Gromia oviformis* (Fig. 105) ein klassisches Objekt zum Studium der Protoplasmabewegung. Von dem aus der Kapsel herausgetretenen Protoplasma entspringen, wenn der kleine Organismus nicht gestört worden ist, sehr zahlreiche, lange und feine Fäden, die sich in radiärer Richtung wie Strahlen nach allen Seiten im Meerwasser ausbreiten, hier und da Seitenäste abgeben und zuweilen auch durch solche netzförmig untereinander verbunden werden. Auch die feinsten Protoplasmafädchen zeigen Bewegung. Bei starker Vergrößerung sieht man, wie MAX SCHULTZE (I 1863) treffend beschreibt, „ein Gleiten, ein Fließen der in die Fadensubstanz eingebetteten Körnchen“. „Mit größerer oder geringerer Schnelligkeit ziehen sie, dem Faden entweder dem peripherischen Ende desselben zu oder in umgekehrter Richtung, oft sogar selbst an den dünnsten Fäden in beiden Richtungen zugleich. Körnchen, die sich begegnen, ziehen entweder einfach aneinander vorbei oder bewegen sich umeinander, bis nach einer kleinen Pause beide ihre ursprüngliche Richtung fortsetzen oder eins das andere mit sich nimmt. Nicht alle Körnchen eines Fadens bewegen sich mit gleicher Schnelligkeit, so daß oft eins das andere überholt oder an dem langsameren in seiner Bewegung stockt“. „Viele laufen offenbar an der äußersten Oberfläche der Fäden, über welche man sie deutlich hervorragen sieht. Oft bemerkt man auch größere Substanzklümpchen wie spindelförmige Anschwellungen oder seitliche Auftreibungen eines Fadens in ähnlicher Bewegung wie die Körnchen. Selbst fremde Körper, welche der Fadensubstanz anhaften und in sie aufgenommen werden, schließen sich dieser Bewegung an, deren Geschwindigkeit bis 0.02 mm in der Sekunde erreichen kann. Wo mehrere Fäden zusammenstoßen, sieht man

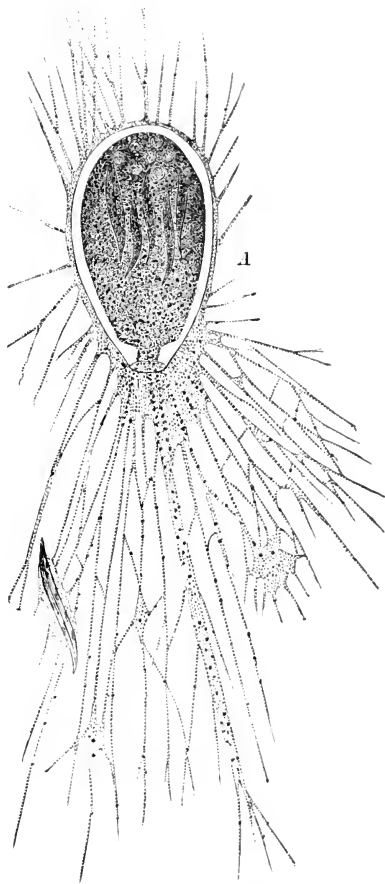


Fig. 105. *Gromia oviformis*. Nach MAX SCHULTZE.

die Körnchen von einem auf den anderen übergehen. An solchen Stellen finden sich oft breitere Platten, welche aus einer stärkeren Anhäufung der Fadensubstanz hervorgegangen sind.“

Eine besondere Art der Protoplasmabewegung wird von ENGELMANN (V 1879 und 1879\*) noch als Glitschbewegung beschrieben. Sie findet sich besonders bei Diatomeen und bei Oscillarien. Bei jenen ist der Protoplasmakörper in eine Kieselschale, bei diesen in eine Zellulosemembran eingehüllt. Nach außen von den Hüllen findet sich aber noch eine äußerst dünne Schicht von ganz körnchenfreiem Protoplasma, welches beim lebenden Organismus nicht wahrzunehmen ist, zuweilen aber nach Anwendung von Reagentien nachgewiesen werden kann. Dadurch, daß sich nun dieselbe auf der Kieselschale oder der Zellulosemembran nach einer bestimmten Richtung verschiebt, können sich die kleinen Organismen „auf einer festen Unterlage gleitend oder kriechend fortbewegen“ (ENGELMANN).

### b) Bewegung von Protoplasmakörpern im Innern von Zellmembranen.

Diese Art der Bewegung findet sich hauptsächlich im Pflanzenreich und ist hier im allgemeinen in den Elementarteilen krautartiger Gewächse besser zu beobachten als bei Sträuchern und Bäumen. Nach DE VRIES (V 1885) soll sie in keiner Pflanzenzelle ganz fehlen, aber häufig so langsam sein, daß sie sich der direkten Wahrnehmung entzieht. Am besten beobachtet man sie in stoffaufspeichernden und leitenden Geweben und zu jenen Zeiten, wo ein intensiver Transport plastischer Stoffe, sei es zur Fortpflanzung oder zu lokaler Anhäufung oder zu eigenem Gebrauch stattfindet (DE VRIES). Die Protoplasmabewegung soll daher auch direkt für den Stofftransport in der Pflanze von großer Bedeutung sein. Seltener ist sie bei niederen Organismen und im Tierreich zu bemerken, so bei Noktiluken, an den blasigen Zellen in der Achse der Tentakeln von Cölenteraten usw. — Man unterscheidet bei den Pflanzen zwei verschiedene Arten der Bewegung als Rotation und Zirkulation.

Die schönsten Objekte zum Studium der Rotation, die schon im Jahre 1774 durch BONAVENTURA CORTI (I 1774) beobachtet, dann aber vergessen und von TREVIRANUS wieder aufs neue entdeckt wurde, liefern uns die Characeen, ferner die Wurzelhaare von *Hydrocharis morsus ranae* und *Trianea bogotensis*, die Blätter von *Vallisneria spiralis* usw. In den großen Zellen der Characeen breitet sich das Protoplasma, wie schon auf S. 94 beschrieben wurde, nur als eine zusammenhängende dicke Lage an der Innenfläche der Zellulosemembran aus und umgibt als ein geschlossener Sack den reichlichen Zellsaft. Am wandständigen Protoplasma sind stets zwei gesonderte Schichten zu erkennen, eine äußere, an die Zellulose grenzende und eine innere, dem Zellsaft zugekehrte. Die erste befindet sich stets in Ruhe; sie ist bei *Hydrocharis* sehr dünn, relativ dick bei Characeen, bei denen sie auch in großer Zahl die Chlorophyllkörner einschließt, an denen man keine Ortsveränderung wahrnimmt. Die ruhende geht allmählich in die innere bewegliche Schicht über, in welcher bei *Chara* zwar keine Chlorophyllkörner, aber Zellkerne und Körnchen liegen. Das im Verhältnis zur Außenschicht wahrscheinlich wasserreichere Protoplasma der Innenschicht zeigt eine rotierende Strömung in der Weise, daß in den langgestreckten Zellen der Strom an der einen Längswand in die Höhe steigt, dann an der oberen Querwand

nach der anderen Längswand umbiegt, an dieser nach abwärts fließt und endlich an der unteren Querwand wieder zum Ausgangspunkt zurückgelangt, von wo der Kreislauf von neuem beginnt. Zwischen auf- und absteigendem Strom befindet sich ein mehr oder minder breiter Indifferenzstreifen, in dessen Bereich sich das Protoplasma in Ruhe befindet und gewöhnlich auf eine sehr dünne Schicht reduziert ist. Bei *Nitella* fehlen längs des Indifferenzstreifens die Chlorophyllkörner in der Außenschicht.

Ein Übergang von der rotierenden Bewegung des Protoplasma zur Zirkulation wird durch die „sogenannte springbrunnenartige Rotation vermittelt“ (KLEBS V 1881). Diese im allgemeinen seltene Form kommt in jungen Endospermzellen von *Ceratophyllum*, in jungen Holzgefäßen des Blattstiels von *Ricinus* usw. vor. Hier bedeckt das Protoplasma einmal als dicke Schicht die Innenfläche der Zellulosewand, durchsetzt aber außerdem noch als ein dicker, zentraler Strang den Saft Raum der Zelle ihrer Länge nach. Ein einziger Strom fließt nun im zentralen Strang entlang, breitet sich dann an der Querwand, auf die er stößt, nach allen Seiten wie bei einer Fontäne aus und bewegt sich von hier im Wandbeleg zur entgegengesetzten Querwand, an welcher die Strömung wieder in den Achsenstrom einbiegt.

Die als Zirkulation bezeichnete Bewegung findet sich bei solchen pflanzlichen und tierischen Zellen, bei denen das Protoplasma sich sowohl als dünne Schicht unter der Membran, als auch in feineren und stärkeren, netzartig verbundenen Fäden im Saft Raum ausbreitet. Die am meisten studierten Untersuchungsobjekte sind die Staubfadenhaare von den verschiedenen *Tradescantia*arten (Fig. 106), die jungen Haare von Brennnesseln und Kürbissprossen. Das Phänomen der Zirkulation ist ein ähnliches, wie wir es an dem Protoplasmanetz der *Myxmyceten* und an den feinen Pseudopodien der *Rhizopoden* kennen gelernt haben. Es setzt sich hier dort aus zwei Arten von Bewegungen zusammen. Einmal unterscheidet man die Körnchenströmung. In den feinsten Fäden bewegen sich die Körnchen nach einer Richtung bald langsamer, bald rascher vorwärts; im Wandbeleg und in den breiteren Bändern zirkulieren oft mehrere getrennte Ströme dicht nebeneinander, bald in der gleichen, bald auch in entgegengesetzter Richtung. Chloro-

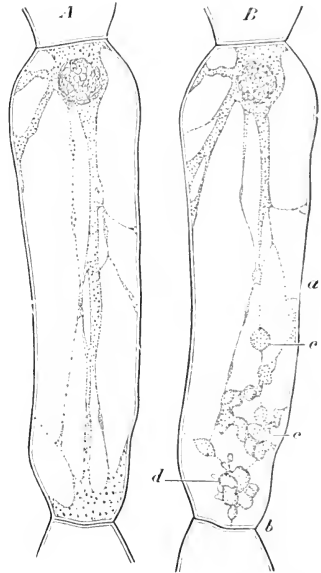


Fig. 106. *A* und *B* Zelle eines Staubfadenhaares von *Tradescantia virginica*. *A* Ungestörte Protoplasmaströmung. *B* Protoplasma nach Reizung kugelig zusammengeballt. *a* Zellwand, *b* Querwand zweier Zellen, *c*, *d* Protoplasma zu Klumpen zusammengeballt. Nach KÜHNE aus VERWORN.

phyll- und Stärkekörner, die in dem Protoplasma liegen, werden durch die Strömung ebenso wie der Zellkern langsam mitgeführt. Auch hier befindet sich eine äußerste, der Zellulosemembran anliegende Schicht von hyalinem Protoplasma in relativer Ruhe. Zweitens bewegt sich auch langsam der Protoplasmakörper im ganzen und verändert infolgedessen seine Form. Breite Bänder werden verdünnt und können nach einiger Zeit ganz eingezogen werden, feine Fäden nehmen an Masse zu, neue Fortsätze bilden sich, wie neue Pseudopodien von Myxomyceten oder Rhizopoden nach außen hervorgestreckt werden. Bald haben sich hier, bald dort im Wandbeleg größere Protoplasmamassen angehäuft, während an anderen Stellen Verdünnung eingetreten ist.

### c) Erklärungsversuche der Protoplasmabewegung.

Von verschiedenen Forschern (QUINCKE V 1888, BÜTSCHLI III 1892, BERTHOLD V 1886, RHUMBLER III 1914 u. a.) ist in letzter Zeit der Versuch gemacht worden, die Protoplasmabewegung mit Bewegungserscheinungen, welche Gemische unorganisierter Substanzen darbieten, zu vergleichen und aus ihnen zu erklären.

QUINCKE hat die Bewegungserscheinungen, die an den Berührungsf lächen verschiedener Flüssigkeiten entstehen, genauer untersucht. Er brachte einen Tropfen eines Ölgemisches, dessen spezifisches Gewicht ein wenig größer als das des Wassers war, und welches aus Mandelöl und Chloroform hergestellt wurde, in ein Glas mit Wasser und ließ darauf durch ein feines Kapillarröhrchen einen Tropfen 2-proz. Sodalösung an die Ölkugel herantreten. Dieselbe erfuhr hierauf Gestaltsveränderungen ähnlich denen, welche gewisse Amöben bei mikroskopischer Beobachtung zeigen. Dieselben erklären sich dadurch, daß die Sodalösung sich allmählich über die Oberfläche ausbreitet und dabei eine Seife bildet.

In analoger Weise beurteilt QUINCKE das Wesen der Protoplasmabewegung. Bei der Plasmolyse von Pflanzenzellen zerfällt ihr Protoplasmakörper zuweilen in zwei oder mehr Kugeln, die sich beim Ausdehnen entweder wieder vereinigen oder durch eine ebene Fläche getrennt bleiben, wie zwei gleichgroße Seifenblasen, die man miteinander in Berührung bringt. Aus solchen Erscheinungen wird mit Rücksicht auf die physikalischen Eigenschaften fester und flüssiger, dünner Lamellen geschlossen, daß der Protoplasmakörper von einer sehr dünnen, flüssigen Membran umgeben sein müsse, ähnlich wie bei einer Seifenblase die Luft von einer dünnen Haut aus Seifenwasser eingeschlossen ist. „Die Substanz der den Protoplasmakörper umgebenden Membran“, so folgert QUINCKE weiter, „muß eine Flüssigkeit sein, welche im Wasser Tropfen bildet. Da von allen bekannten Stoffen der organischen Natur nur Öle diese Eigentümlichkeit zeigen, so muß sie aus fettem Öl oder flüssigem Fett bestehen. Die Dicke dieser Ölschicht kann nur sehr gering sein, kleiner als 0,0001, so daß man sie mikroskopisch nicht mehr wahrnehmen kann“. Durch die Einwirkung des Eiweißes auf das Öl entsteht an ihren Berührungsf lächen eine Substanz, die sich in Wasser löst und ausbreitet, ähnlich wie die aus Soda und Öl gebildete Seife. Sie wird daher als Eiweißseife bezeichnet. Die Ursache für die Protoplasmabewegung erblickt nun QUINCKE in der periodischen Ausbreitung von Eiweißseife an der inneren Oberfläche der Ölhaut, welche den Plasmakörper einhüllt. Die Seife wird an der Berührungsf läche in demselben Maße immer

wieder neugebildet, als sie gelöst wird und in die umgebende Flüssigkeit diffundiert. Daraus, daß für den chemischen Vorgang die Gegenwart von Sauerstoff notwendig ist, erklärt es sich, daß bei seinem Fehlen die Protoplasmabewegung stockt; desgleichen erklärt sich aus den chemisch-physikalischen Bedingungen ihr Stillstand bei zu hohen und zu niedrigen Temperaturen.

Angeregt durch QUINCKES Untersuchungen und ausgehend von der Annahme einer schaumigen Struktur des Protoplasma, nahm BÜTSCHLI einige interessante Experimente vor, welche ihm Licht auf die Ursachen der Protoplasmabewegung zu werfen schienen. Er stellte sich in verschiedener Weise Ölschäume her. Die feinsten und die lehrreichsten Schäume erhielt er, wenn er einige Tropfen Olivenöl, das im Wärmeschrank eingedickt worden war, mit sehr fein pulverisiertem  $K_2CO_3$  zu einem zähen Brei vermischte und ein kleines Tröpfchen desselben in Wasser brachte. Der entstehende Schaum, dessen sehr kleine Vakuolen mit einer sich bildenden Seifenlösung gefüllt sind, sieht milchweiß aus; durch Zusatz von dünnem Glycerin läßt er sich aufhellen. Dabei treten lebhaftere Strömungen auf, die volle sechs Tage an einem gelungenen Präparat im Gang bleiben und den Protoplasmabewegungen einer Amöbe außerordentlich gleichen. „Nach einer Stelle des Randes zog der Strom durch die Achse des Tropfens hin, floß dann vom Rande nach beiden Seiten und hinten ab, um allmählich wieder in den zentralen Strom einzutreten.“ „Bald hier, bald dort wird ein flacher Fortsatz hervorgeschoben, wieder zurückgezogen und so fort, ja manchmal geraten einzelne Tropfen auf einige Zeit in ziemlich lebhaftere Ortsbewegung“. BÜTSCHLI erklärt nach den Versuchen von QUINCKE die Bewegungserscheinungen in der Weise, daß an „irgendeiner Stelle der Oberfläche einige feine Schaumwablen platzen, und daß an dieser Stelle Seifenlösung an die Oberfläche des Tropfens tritt, welche von einer ganz dünnen Öllamelle gebildet wird. Die Folge hiervon muß eine Herabsetzung der Oberflächenspannung an dieser Stelle und daher ein schwaches Vorwölben derselben und Abströmen von ihr sein. Beides veranlaßt, daß Schaummasse von innen nach dieser Stelle strömt. Bei diesem Zustrom zur Ausbreitungsstelle dürften wieder einige Maschen platzen und so fort, so daß die einmal angeregte Strömung an dieser Stelle fort dauert, wenn nicht erhebliche Störungen auftreten.“ BÜTSCHLI ist von der prinzipiellen Übereinstimmung der Strömung in den Tropfen von Ölschaumseife mit der amöboiden Protoplasmabewegung überzeugt.

Um zu zeigen, wie schon durch einfache Ausbreitung eines Öltropfens auf wässrigen Lösungen sehr verschiedenartige Bilder entstehen, welche den einzelnen Arten von Pseudopodienausbreitung sehr ähnlich sehen, diene Fig. 107, welche einer Schrift von VERWORN (V 1892) entnommen ist. *a—d* „ist ein Tröpfchen Provenceroöl, das sich auf einer schwachen Sodalösung von verschiedener Konzentration ausbreitet und bei *a* die Form von *Amoeba guttula*, bei *b* und *c* die Form von *Amoeba proteus*, bei *d* die Form eines *Myxomyceten* plasmodiums zeigt. Fig. 107 *e* und *f* ist Mandelöl, das heliozoen- und radiolarienähnliche Pseudopodienbildung besitzt, und Fig. 107 *g* ist ein aus LEHMANN'S Molekularphysik übernommenes Bild eines Kresosotropfens auf Wasser, der ein typisches *Actinosphaerium* nachahmt“ (VERWORN V 1892, S. 47).

Die von QUINCKE und BÜTSCHLI angestellten Experimente sind von hohem Interesse, insofern sie zeigen, daß sich mit relativ einfachen

Mitteln schon komplizierte Bewegungsphänomene hervorrufen lassen. Gegen ihre Schlußfolgerung aber, daß bei der Protoplasmabewegung ähnliche Vorgänge stattfinden, lassen sich wohl verschiedene Bedenken erheben. Schon die Annahme, daß der Protoplasmakörper von einer feinen Öllamelle überzogen sei, ist eine sehr fragwürdige. Aus der Tatsache allein, daß das Protoplasma sich aus sehr vielen chemischen Stoffen zusammensetzt, die fortwährend im Stoffwechselprozeß, auf dem das Leben beruht, chemisch-physikalische Veränderungen erfahren,

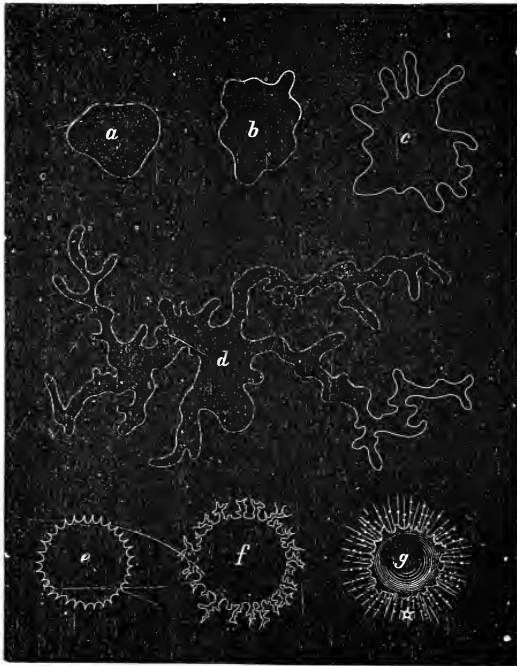


Fig. 107. Ausbreitungsförmungen von Öltropfen. Nach VERWORN, Fig. 11.

dürfen wir schließen, daß die Bedingungen für die Bewegungen von viel komplizierterer Art sein werden als in einem sich bewegenden Tropfen von Ölschaumseife, und zwar in demselben Maße, als chemische Zusammensetzung und Organisation der beiden in Vergleich gezogenen Objekte eine sehr verschiedene ist. [Vgl. auch hierüber das auf S. 26 Gesagte und VERWORN, Die Bewegung der lebendigen Substanz (V. 1892).] Ferner bilden Protoplasmaströmung, radiäre Anordnung um Attraktionszentren, Flimmer- und Geißelbewegung, Muskelkon-

traktion eine Gruppe zusammengehöriger Vorgänge, die eine einheitliche Erklärung verlangen. Eine solche können nun weder die von QUINCKE noch die von BÜTSCHLI angestellten Experimente geben. Die von ihnen an Stoffgemischen hervorgerufenen Bewegungen verhalten sich zu den Bewegungen der lebendigen Körper wie die chemisch-physikalischen Erscheinungen der von TRAUBE erzeugten künstlichen Zellen zu den Vorgängen in den lebenden Zellen.

Andere Versuche, die Protoplasmabewegungen zu erklären (ENGELMANN V 1875, HOFMEISTER III 1867, SACHS), führen uns auf das Gebiet der Theorien über die Molekularstruktur der organisierten Körper,



indem als Bewegungsursache die aktive Formveränderung kleinster Teilchen angenommen wird. Wieder in einer anderen Richtung liegt ein Erklärungsversuch von VERWORN (V 1892). Seine Erörterung würde uns aber zu weit führen.

Alles in allem läßt sich wohl von den bisher aufgestellten Hypothesen sagen, daß uns keine einen vollen Einblick in die Ursachen und die mechanischen Verhältnisse der Plasmabewegungen zu geben vermag. Wir müssen uns daher noch auf eine einfache Beschreibung der beobachteten Verhältnisse beschränken. Auch ist dies kaum zu verwundern, wenn man erwägt, wie schon über die feinere Struktur des Protoplasmas (s. S. 19—31) sehr abweichende Ansichten bestehen, was natürlich auf die Erklärung der Protoplasmaabewegung von Einfluß sein muß.

## II. Die Geißel- und Flimmerbewegung.

Größere Ortsveränderungen als durch Ausstrecken von Pseudopodien erzielen einzellige Organismen durch die Geißel- und Flimmerbewegung.

Geißeln und Flimmern sind feine, haarartige Fortsätze, die sich in geringerer oder größerer Anzahl von der Oberfläche der Zelle erheben. Sie bestehen aus einer homogenen, körnchenfreien Substanz und gleichen in dieser Beziehung kurzen, dünnen Pseudopodien, wenn diese nur aus Hyaloplasma gebildet sind; sie unterscheiden sich aber von ihnen einmal

Fig. 108. *Mikrogromia socialis*. Eine durch Teilung entstandene, aus der Kolonie ausgewanderte amöboide Zelle (*a*) wandelt sich durch Einziehen der Pseudopodien mit Ausnahme zweier, welche zu Geißeln werden, in den Schwärmer (*b*) um. Aus R. HERTWIG, Taf. I, Fig. 6 *d* und *e*.



durch die verschiedene und energischere Art ihrer Bewegung und zweitens dadurch, daß sie nicht vergängliche Gebilde sind, also dauernd in Funktion bleiben, ohne aus- und eingezogen zu werden.

Genetisch hängen indessen Flimmer- und Pseudopodienbewegung zusammen, wie die Beobachtungen von DE BARY (I 1859) an Schwärmern von Myxomyceten, von HAECKEL, ENGELMANN, R. HERTWIG (V 1874) usw. an Rhizopoden gelehrt haben. Viele niedere Organismen pflanzen sich nämlich durch kleine Keime fort, die wie Amöben aussehen und sich auch nach Art derselben fortbewegen (Fig. 108). Solche Keime strecken nun nach einiger Zeit gewöhnlich zwei fadenartige Pseudopodien hervor (Fig. 108*a*), die langsam pendelnde Bewegungen ausführen und zu Geißeln werden, während der übrige Körper sich durch Einziehen der übrigen Fortsätze abrundet. Indem die Bewegungen stärker werden, eilt der Keim mit Hilfe der beiden Geißeln im Wasser fort (Fig. 108*b*). Aus der kleinen Amöbe ist ein „Schwärmer“ geworden. Auf solche Befunde gestützt, können wir wohl sagen, daß sich die Geißeln aus feinen Protoplasmafortsätzen entwickelt haben, die in besonderem Maße kontraktibel geworden sind und dementsprechend eine vom übrigen Protoplasma etwas abweichende Beschaffenheit gewonnen haben. Sie können daher auch als besondere, aus kontraktiler Substanz bestehende Plasmaproducte oder Zellorgane (Organoide, Organellen) bezeichnet werden.

Geißeln und Flimmern nehmen immer direkt vom Zellkörper selbst ihren Ursprung. Ist dieser von einer Membran umgeben, so treten sie durch Poren derselben hindurch. An ihrer Basis sind sie etwas dicker und beginnen oft an der Oberfläche des Protoplasmas mit einem kleinen, knopfartigen Ansatzstück, während sie sich nach dem freien Ende zu allmählich zu einer feinen Spitze verjüngen. Die Flimmerorgane finden sich entweder nur in geringer Anzahl (1—4) an einem Ende der Zelle; sie sind dann meist länger und kräftiger; — oder sie bedecken in großer Anzahl, oft zu Tausenden, die ganze Oberfläche der Zelle, und sind dann kleiner und zarter. Im ersten Fall heißen sie Geißeln oder Flagellen, im zweiten Fall dagegen Flimmern (Wimpern, Cilien).

#### a) Zellen mit Geißeln.

Die Geißeln sind entweder am vorderen oder am hinteren Ende des Körpers angebracht, was eine verschiedene Art der Fortbewegung zur Folge hat. Im ersten Fall gehen die Geißeln bei der Bewegung voran, während der Körper nachgeschleppt wird. Man beobachtet dies hauptsächlich bei den Flagellaten und verwandten Organismen (Fig. 109 *A, B, C*) bei manchen Bakterienformen (Fig. 37 *C*), bei den pflanzlichen Samenfäden (Fig. 111) (Moose, Farne, Equisetaceen) sowie bei den Schwärmsporen, unter welchem Namen die Fortpflanzungskörper vieler Algen und mancher Pilze zusammengefaßt werden. Im zweiten Fall stößt die Geißel durch ihre Bewegungen den Körper vor sich her. Ein Beispiel hierfür bieten die Samenfäden der meisten Tiere (Fig. 110, 112).

Die Arbeitsleistung, welche die Flimmerorgane einzelliger Organismen bei ihrer Fortbewegung zu erfüllen haben, ist eine doppelte. Erstens muß durch ihre Tätigkeit der Zellkörper im Wasser schwebend erhalten werden, da sein spezifisches Gewicht etwas größer als das des umgebenden Mediums ist. Es geht dies ja schon einfach aus dem Umstande hervor, daß sich tote Schwärmsporen und Samenfäden bald am Boden des Gefäßes niedersetzen. Zweitens muß durch die Flimmerarbeit der Körper in bestimmter Richtung fortgetrieben werden.

Mit der Mechanik der Bewegung pflanzlicher Schwärmzellen hat sich schon NÄGELI (V 1860) eingehend beschäftigt. Nach diesem Forscher wird durch die Schwingungen der Geißeln dem Körper eine zweifache Bewegung mitgeteilt, ein Vorrücken und eine gleichzeitige Drehung um seine eigene Achse. Die Bewegung ist daher eine ähnliche, wie von einer Kugel, die aus einem gezogenen Flintenlauf abgeschossen wird. Dabei läßt sie drei verschiedene Typen unterscheiden:

„An vielen Schwärmzellen, sie mögen in einer geraden oder etwas gebogenen Linie vorwärts gehen, bleiben das vordere und das hintere Ende ihrer Achse genau in dieser Bahn; sie schwimmen steif und ohne Schwanken vorwärts. An anderen sieht man deutlich, daß sie eine gerade oder etwas gebogene Schraubenlinie beschreiben, wobei eine Drehung um die Achse immer einem Umlauf der Schraube entspricht (so daß also die nämliche Zelseite stets nach außen gekehrt ist), und wobei ihre Achse mit der Achse der Schraubenbahn parallel läuft. Endlich gibt es noch andere Schwärmzellen, deren vorderes Ende in einer Schraubenlinie, deren hinteres aber in einer geraden Linie oder in einer Schraube von geringerem Durchmesser vorwärts geht. Die Natur der zweiten und dritten Bewegungen erkennt man nur ganz deutlich,

wenn sie langsam stattfinden. Sowie sie schneller werden, erkennt man nur ein Schwanken, das besonders bei der letzteren einen eigentümlichen Charakter hat.“

Die Richtung, in welcher sich die Schwärmzellen um ihre Längsachse drehen, ist gewöhnlich für jede Art, Gattung oder Familie konstant; manche drehen sich „südwestlich“ (*Ulothrix*), andere „südöstlich“ (Samenfäden der Farne); einige endlich sind drehungsvage, da sie sich bald südöstlich, bald südwestlich drehen (*Gonium*). Wenn Schwärmzellen an irgendeinen Gegenstand anstoßen, so hören sie eine Zeitlang auf, sich vorwärts zu bewegen, fahren aber fort, sich um ihre Längsachse zu drehen. Dann „erfolgt meist ein Zurückweichen, wobei sie

Fig. 109.

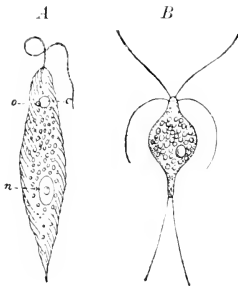


Fig. 111.

Fig. 110.

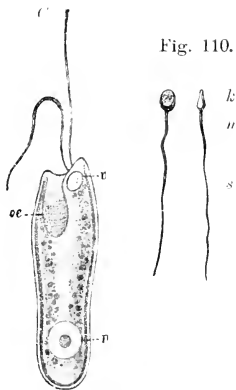


Fig. 109. *A* *Euglena viridis*. Nach STEIN. *n* Kern, *c* kontraktile Vakuole, *o* Pigmentfleck. *B* *Hexamitus inflatus*. Nach STEIN. *C* *Chilomonas paramaecium*. Nach BÜTSCHLI. *oe* Cytostom, *v* kontraktile Vakuole, *n* Kern. Aus R. HERTWIG.

Fig. 110. Reife Samenfäden des Menschen in zwei verschiedenen Ansichten. Dieselben bestehen aus Kopf (*k*), Mittelstück (*m*) und Schwanz (*s*).

Fig. 111. *A* Ein Spermatozoid von *Chara fragilis*. *B* Spermatozoid des Farnes *Onoclea struthiopteris*. Nach SHAW. Der Zellkern *k* ist dunkler gehalten, *c* der cytoplasmatische Abschnitt, *cl* Cilien, in *B* der dichten Kante des Bandes entspringend, *b* Blase. Vergr. *A* 540. *B* 850.

mit dem hinteren Ende vorangehen und sich in absteigend-entgegengesetzter Richtung drehen. Diese Rückwärtsbewegung dauert meist nur kurze Zeit und ist immer langsamer; sie wird bald wieder durch die normale Bewegung vertauscht, die meist in einer etwas abgelenkten Richtung erfolgt.“

Durch seine Beobachtungen wird NÄGELI zu der Annahme geführt, „daß die Schwärmzellen und Samenfäden bei vollkommen regelmäßiger Form, bei symmetrischer Verteilung der Masse und bei Homogenität des Mediums in einer geraden Linie dahinschwimmen würden — und daß alle Abweichungen, sowohl rücksichtlich der Aehsendrechung, als der Fortbewegungsbahn davon herrühren, daß die beweglichen Körper nicht symmetrisch gebaut sind, ihren Schwerpunkt nicht im Zentrum haben und nicht ringsum gleichmäßige Reibungswiderstände erfahren“.

Mit Hilfe der Geißeln wird eine viel raschere Fortbewegung als durch das Kriechen mit Pseudopodien erzielt. Nach NÄGELI gebrauchen die Schwärmzellen, um den Weg von einem Fuß zu durchlaufen, gewöhnlich eine Stunde, die schnellsten bloß  $\frac{1}{4}$  Stunde. Während der Mensch während einer Sekunde beim gewöhnlichen Gehen etwas mehr als die Hälfte seiner Länge zurücklegt, beträgt der von einer Schwärm-spore in derselben Zeit durchmessene Raum nicht ganz das Dreifache ihres Durchmessers. Wenn unter dem Mikroskop uns die Bewegung eine sehr lebhaft zu sein scheint, so muß man sich vergegenwärtigen, daß dieselbe, der angewandten Vergrößerung entsprechend, schneller erscheint, als sie in Wahrheit ist, da ja der durchlaufene Weg auch vergrößert worden ist. Die Fortbewegung ist eine absolut geringe. „Ohne Vergrößerung würde man, auch wenn die Organismen vollkommen deutlich wären, ihre Bewegung wegen der Langsamkeit nicht sehen.“

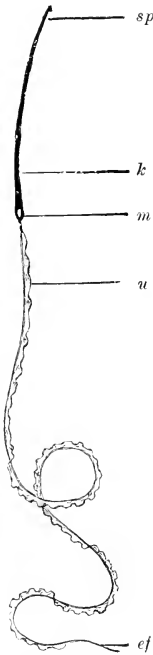


Fig. 112. Samenfaden von *Salamandra maculata*. *k* Kopf. *m* Mittelstück. *ef* Endfaden. *sp* Spitze. *u* undulierende Membran.

Tierische Samenfäden (Fig. 110) unterscheiden sich dadurch von den pflanzlichen Schwärmzellen, daß der einfache Geißelfaden am hinteren Ende des Körpers angebracht ist und ihn so vor sich hertreibt. Der Faden führt dabei schlängelnde Bewegungen aus in ähnlicher Weise wie der Körper mancher Fische. In einigen Fällen besitzt er noch eine kompliziertere Struktur, indem er mit einer feinen kontraktilen oder undulierenden Membran besetzt ist. Diese ist dem Flossensaum eines Fisches vergleichbar; sie findet sich besonders schön am Schwanzteile der großen Samenfäden von *Salamandra* und *Triton* entwickelt (Fig. 112). Bei Untersuchungen vermittels stärkerer Vergrößerungen sieht man über die Oberfläche der undulierenden Membran fortwährend von vorn nach hinten fortschreitende Wellen verlaufen. „Dieselben entstehen“, wie HENSEN auseinandersetzt, „dadurch, daß sukzessive jeder Querschnitt des Schwanzes in die beiden extremen Stellungen (Fig. 113) übergeht. Hat das von oben gesehene Stück des Saumes I bis I<sup>1</sup> (Fig. 113) zurzeit 0 die angegebene Lage, so wird es am Ende des ersten Viertels der Periode die Stellung II bis II<sup>1</sup> oder, was dasselbe ist, die Stellung II<sup>1</sup> bis II<sup>2</sup> einnehmen. Am Ende des zweiten Viertels ist II<sup>1</sup> bis II<sup>2</sup> in die Lage III bis III<sup>1</sup> oder, was dasselbe ist, in III<sup>1</sup> bis III<sup>2</sup> übergegangen. Am Ende des dritten Viertels der Periode ist dann III<sup>1</sup> bis III<sup>2</sup> in die Lage IV bis IV<sup>1</sup> übergegangen und wird am Ende der ganzen Periode wieder die Stellung I bis I<sup>1</sup> einnehmen. Alle diese Bewegungen erfolgen mit einer gewissen Kraft und Geschwindigkeit; es fragt sich, wie daraus eine Vorwärtsbewegung entstehen kann? Ein Flächenelement des Saumes (Fig. 113) bewegt sich, wie der Pfeil angibt, von  $\alpha$  nach  $\gamma$  mit der Kraft  $\alpha = \alpha\gamma$ . Die Kraft kann zerlegt werden in die Komponenten  $\alpha\beta$  und  $\beta\gamma$ . Die Kraft  $\alpha\beta$

drückt in der Richtung des Saumes, komprimiert ihn und gibt wahrscheinlich keinen äußeren Effekt. Die Kraft  $\beta\gamma$  läßt sich weiter zerlegen in  $\gamma\delta$  und  $\gamma\varepsilon$ .  $\gamma\varepsilon$  treibt das Wasser gerade nach rückwärts, und insoweit dieses dem Druck widersteht, treibt das Körperchen nach vorwärts. Die Kraft  $\gamma\delta$  würde das Körperchen um die eigene Achse rotieren machen, doch ihr wirkt die gleiche, also entgegengesetzte Kraftkomponente entgegen, welche an allen Orten sich entwickelt, wo die Pfeile in entgegengesetzter Richtung (also z. B. über D) verlaufen. Im übrigen gibt die Fig. D dieselbe Kraft  $\gamma\varepsilon$  wie Fig. C. Nur die schraffierten Flächen der Fig. A entwickeln der Komponente  $\gamma\varepsilon$  entgegengesetzte Kräfte. Man sieht aber, daß die Größe der betreffenden Flächen und damit ihre Kraftkomponente durchaus zurücktreten“ (HENSEN V 1881).

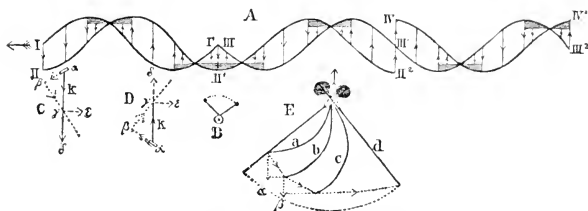


Fig. 113. Zur Erklärung des Mechanismus der Samenbewegung. Nach HENSEN, Fig. 22. A Die vier Phasen der Stellung, welche der Wimpersaum einnimmt, wenn eine Welle über ihn hinläuft. I bis I' die erste, II bis II' die zweite, III bis III' die dritte, IV bis IV' die vierte Phase der Biegung des Saums in der Länge einer Welle. B Durchschnitt des Schwanzfadens und Saums in den zwei Stellungen stärkster Elongation. C und D Zerlegung der Kräfte des Saums. E Bewegung eines gewöhnlichen Samenkörperchens. abc verschiedene Phasen der Bewegung.

### b) Zellen mit vielen Flimmern.

Durch reichliche Bewimperung zeichnen sich unter den niederen, einzelligen Organismen besonders die Infusorien aus, die deswegen auch den Namen der Ciliaten führen (Fig. 114). Im Vergleich zu den Geißeln sind die Cilien, Flimmern oder Wimpern von viel geringerer Größe, meist ca. 0,1—0,3  $\mu$  dick und etwa 15  $\mu$  lang. Ihre Zahl kann sich auf mehrere Tausende belaufen. So wurde sie bei *Paramecium aurelia* auf annähernd 2500 berechnet. Für das parasitische *Balantidium elongatum* der Frösche, welches eine Länge von 0,3 erreicht und sehr dicht bewimpert ist, nimmt BÜTSCHLI (V 1889) an, daß seine Cilien wohl nach Zehntausenden geschätzt werden müssen. Gewöhnlich sind dieselben in vielen Längsreihen angeordnet, die entweder nur auf einen Teil der Körperoberfläche beschränkt sind oder sie in spiralen Touren rings umziehen.

Neben den Cilien kommen bei vielen Infusorien noch besondere größere Bewegungsorgane vor, die Cirren und die undulierenden Membranen. Die Cirren unterscheiden sich von den Cilien durch größere Dicke und Länge und dadurch, daß sie, an der Basis breit entspringend, in eine feine Spitze auslaufen (Fig. 114). Ferner zeigen sie eine fibrilläre Differenzierung, wie Muskelfasern, so daß sie sich in viele feine Fibrillen zerlegen lassen (BÜTSCHLI). Cirren treten besonders häufig bei hypotrichen Infusorien und in der Umgebung der Mundöffnung

auf. Auf diese sind auch die undulierenden Membranen in ihrer Ausbreitung beschränkt. Sie sind flächenartig entwickelte Bewegungsorgane, welche häufig von der Basis gegen den freien Rand zu deutlich fein gestreift sind und daher wohl ebenfalls, wie die Cirren, eine fibrilläre Struktur besitzen.

Die Bewegungsweise der Infusorien ist eine sehr mannigfaltige. Meist dreht sich ihr Körper, wenn er sich frei durch das Wasser bewegt, um seine Längsachse. Die Richtung der Bewegung kann wechseln, die Tätigkeit der Wimpern kann plötzlich verlangsamt, plötzlich beschleunigt werden; sie kann auch kurze Zeit stillstehen, ohne besondere äußere Veranlassung. So kommen verschiedenartige Bewegungsformen, die scheinbar den Eindruck des Willkürlichen machen, zustande. Hierbei ist auch beachtenswert, daß die oft nach Tausenden zählenden Wimpern ein und desselben Individuums streng koordinierte Bewegungen ausführen. „Sie schlagen nicht nur stets in derselben Frequenz der Schwingungen (Rhythmus) bei gleicher Amplitude, sondern sie schlagen auch sämtlich nach derselben Richtung und immer in derselben Reihenfolge“ (VERWORN).

Fig. 114.

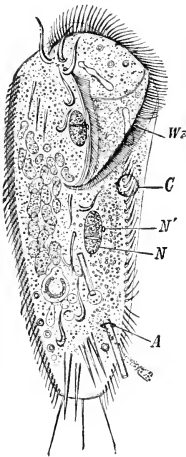


Fig. 114. *Stylonychia mytilus*, von der Bauchfläche gesehen. Nach STEIN (aus CLAUS, Zoologie). Wz adorale Wimperzone, C Kontraktile Vakuole, N Nucleus, N' Nucleolus, A After.

Fig. 115.



Fig. 115. *Spirostomum ambiguuum*. Durch einen Einschnitt ist die Peristomwimpern tragende Hautstrecke unterbrochen. Aus VERWORN.

Die Koordination der Bewegung geht sogar so weit, daß zwei Individuen, die aus Teilung eines Muttertieres entstehen durchaus übereinstimmende und synchronische Bewegungen ausführen, solange sie noch durch eine Plasmabrücke vereinigt sind. Es folgt hieraus, daß zwar die Wimperorgane das Vermögen besitzen, sich selbsttätig zusammenzuziehen, daß ihr Zusammenwirken aber durch Reizübertragungen vom Protoplasmakörper geregelt wird.

Bei der Reizübertragung scheint besonders das Ektoplasma von Bedeutung zu sein, wie aus einem Versuch von VERWORN (V 1890) hervorgeht. VERWORN machte bei *Spirostomum ambiguuum* (Fig. 115) und *Stentor coeruleus* einen kleinen Einschnitt

mit einer Lanzette in das die Wimperreihen tragende Ektoplasma. „In diesem Falle konnte deutlich beobachtet werden, daß die Wimperwellen nicht über die Schnittstelle hinwegliefen, sondern sich auf die eine Seite beschränkten und auf der anderen Seite nicht wieder zum Vorschein kamen.“ Bisweilen beobachtete VERWORN auch, daß die Mittellage, um welche die Wimpern schlagen, in der einen Hälfte der Wimperreihen vorübergehend eine andere war, als auf der anderen Seite der Schnittstelle.

Flimmernde Zellen finden sich auch häufig im Körper vielzelliger

Organismen, wo sie in großer Menge vereint das sog. Flimmerepithel bilden. Auf der freien Oberfläche einer einzigen Zelle können 50, ja selbst 100 und mehr Flimmerhärchen entspringen (Fig. 116—119). Mit breiterer Basis beginnend, laufen sie allmählich in eine außerordentlich feine Spitze aus. An geeigneten Objekten hat man bei Unter-

Fig. 116.



Fig. 117.

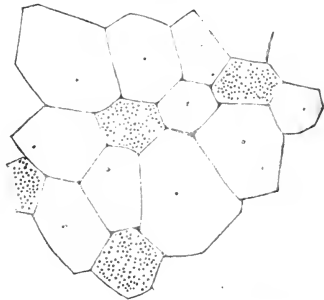


Fig. 119.

Fig. 118.

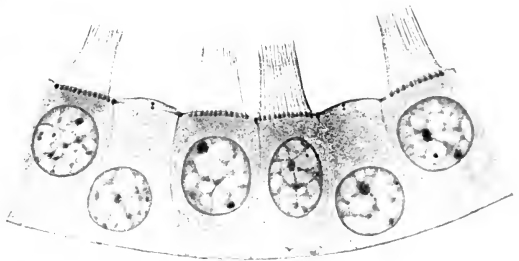


Fig. 116. Flimmerepithelzellen von *Helix hortensis*. Nach HEIDENHAIN. Vergr. 2500.

Fig. 117. Flimmerzelle von *Helix hortensis* von der freien Oberfläche her gesehen. Nach HEIDENHAIN.

Fig. 118. Flimmerzellen und flimmernde Zylinderzellen aus dem Nebenhoden des Kaninchens. Nach LENHOSSEK.

Fig. 119. Flächenansicht des Nebenhodenepithels des Kaninchens. Nach LENHOSSEK.

suchung mit starken Vergrößerungen noch zwei besondere Strukturteile in Verbindung mit jedem Flimmerhaar nachweisen können: 1. das Basalkörperchen und 2. die Wimperwurzel. Das Basalkörperchen ist ein kleines Korn, welches der Basis des Flimmerhaares ansitzt, in die Rindenschicht des Protoplasmas eingebettet ist und durch besondere Färbungsmethoden (namentlich durch HEIDENHAIN'S Hämatoxylin) sich

so intensiv imbibieren läßt, daß es sich scharf gegen die Umgebung absetzt (Fig. 116). Wie man bei Betrachtung von der freien Fläche wahrnimmt, sind häufig die Basalkörperchen in Reihen angeordnet, so z. B. in der in Fig. 117 abgebildeten Zelle von *Helix hortensis*, die etwa 100 Cilien trägt. Mit jedem Basalkörperchen hängt wieder eine in das Protoplasma der Zelle eingebettete feine Fibrille zusammen, welche sich an geeigneten Objekten so deutlich machen läßt, als ob „sie mit dem Lineal gezogen wäre“. Von ENGELMANN wurde sie die Wimperwurzel genannt. Alle Fibrillen lassen sich im Körper der Zelle nach abwärts bis in die Gegend des Kerns verfolgen; sie konvergieren dabei und erzeugen auf diese Weise zusammen einen „Fibrillenkonus“. Verfolgt man die Fibrillen von der Spitze des Kegels her gegen die Endfläche der Zelle, so gewahrt man, wie HEIDENHAIN glaubt feststellen zu können, daß sie sich fortgesetzt dichotomisch teilen. Dabei blieben die Fibrillen, die aus der Teilung einer Mutterfibrille hervorgegangen sind, gern zu einer kleinen Gruppe vereinigt, welche sich von der nächsten ebensolchen

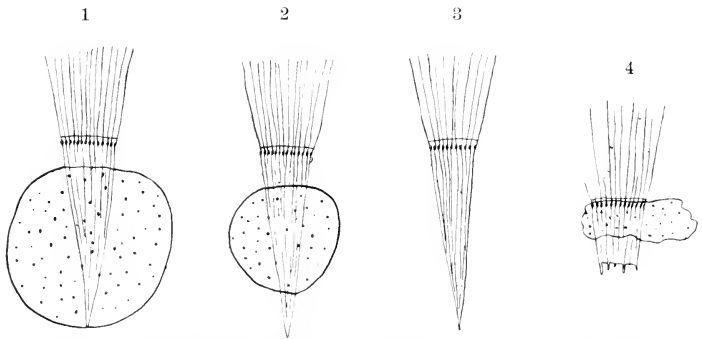


Fig. 120. Schemata von kernlosen Fragmenten von Flimmerzellen, welche noch lebhaft Flimmerbewegung zeigten. Das Protoplasma ist punktiert, der Fibrillenkonus längsgestreift. Nach KARL PETER. Fig. 1 und 2 zeigen Plasma, das dem Fibrillenkonus anhaftet. Fig. 3 stellt ein isoliertes Flimmerorgan dar. Bei Fig. 4 ist der Fibrillenkonus abgebrochen, so daß einzelne der Fäden aus dem Apparat herausragen.

Gruppe durch einen Zwischenraum scheidet (ENGELMANN V 1879, M. HEIDENHAIN IV 1899).

Durch Zerzupfen lebender Flimmerzellen ist es möglich, den Flimmerapparat vom Protoplasma teilweise, so daß ihm nur wenige Bröckchen anhaften, oder selbst vollständig zu trennen. Durch solche von ENGELMANN und PETER ausgeführten Experimente (Fig. 120, 1—4) kann man sich einmal überzeugen, daß Wimper, Basalkörperchen und Wimperwurzel ein zusammengehöriges Ganzes bilden, das in drei substantiell verschiedene Abschnitte gesondert ist, und zweitens kann man die Frage untersuchen, ob auf die Flimmerbewegung Kern und Protoplasma einen Einfluß ausüben. Beides wird von PETER in Abrede gestellt. Denn kernlos gemachte Fragmente von Flimmerzellen ließen in der feuchten Kammer  $6\frac{1}{2}$  Stunden lang die Bewegung der Flimmer erkennen. Auch Trennung vom Protoplasma bringt nicht die Bewegung zum Stillstand.



Daher liegt, wie PETER (V 1899) sich ausdrückt, „der Motor für die Flimmerbewegung im Wimperorgan selbst“.

Ferner glaubt PETER bei Zerlegung des Wimperorgans in seine drei Abschnitte „die Basalkörperchen für die Bewegungszentren der Flimmerhaare“ erklären zu müssen. Denn die Flimmerhärchen hören zu schlagen auf, wenn sie, was häufig geschieht, durch das Zerzupfen vom Basalkörperchen getrennt sind. „Dynamische Zentralorgane“ hat sie daher LENHOSSEK genannt und zugleich den Beweis zu führen gesucht, daß sie aus den Zentrosomen einer Zelle hervorgegangen sind und ihnen entsprechen.

Fig. 124.

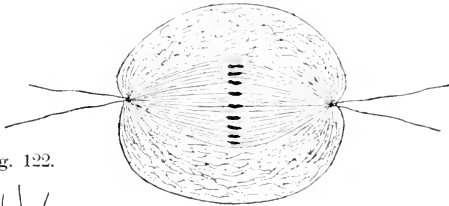


Fig. 122.

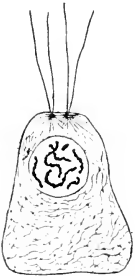


Fig. 121.

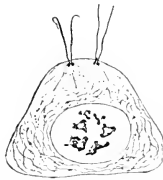


Fig. 123.

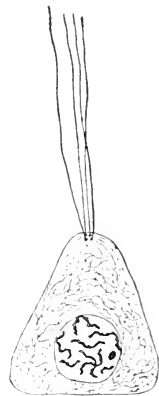


Fig. 121. Spermatozoite von *Bombyx mori*.

Fig. 122. Desgl. mit einer Zentrodeseose zwischen den beiden Gruppen der geißeltragenden Zentrosomen.

Fig. 123. Spermatozoite der zweiten Generation von *Hyponometa cognatella* mit vier geißeltragenden Zentrosomen.

Fig. 124. Spermatozoite von *Bombyx mori* in Teilung begriffen.

Fig. 121—124 nach HENNEGUY.

Zugunsten seiner Ansicht beruft er sich 1. auf die starke Färbbarkeit der Basalkörperchen in Hämatoxylin, 2. auf die Unmöglichkeit, in Flimmerzellen außer den Basalkörperchen besondere Zentrosomen nachzuweisen, während in jeder flimmerlosen Zylinderzelle an der freien Oberfläche ein Zentrosomenpaar leicht ausfindig zu machen ist, 3. auf den Bau der Samenfäden, bei welchen das die Geißel tragende Mittelstück vom Zentrosom der Spermatide abstammt.

Danach müßten die vielen Basalkörperchen einer Flimmerzelle durch Teilung von einem Zentrosom abstammen.

Für die Ansicht, nach welcher Basalkörperchen und Zentrosomen verwandte Bildungen sind, sprechen auch Beobachtungen von MEVES und HENNEGUY an den Spermatozyten aus dem Hoden der Schmetterlinge (Fig. 121—124). Das Objekt zeigt die besondere Eigenschaft,

daß schon die Spermatoocyten, welche wie ein Epithel die Samenampullen auskleiden, auf ihrer freien Oberfläche zwei Paar Geißeln tragen. Diese sitzen auf paarweise angeordneten Basalkörperchen, die zuweilen durch Zentrosomen verbunden sind. Wenn nun eine Spermatoocyte sich zur Teilung vorbereitet (Fig. 124), nimmt sie eine ovoide Form an. Die beiden Gruppen der Zentrosomen entfernen sich mehr und mehr voneinander und kommen eine jede an das Ende des längsten Zelldurchmessers zu liegen, wobei sie immer in Berührung mit den Geißeln bleiben und ihre periphere Lage beibehalten. Sie bilden dann die beiden Pole der Kernteilungstigur, deren Spindelfasern sich zwischen ihnen entwickeln. Hieraus schließen MEVES (V 1897) und HENNEGUY (V 1898), daß die Körperchen an der Basis der Geißeln wahre Zentralkörperchen sind. Man vergleiche hierzu auch den Abschnitt über die Zentralkörperchen (S. 53—59).

### III. Die kontraktile Vakuolen oder Behälter einzelliger Organismen.

Kontraktile Vakuolen treten häufig bei Amöben, Rhizopoden, Flagellaten (Fig. 2, 108, 109 *e*) und Infusorien (Fig. 125 *cv*) auf. Bei den Infusorien, bei denen sie am genauesten untersucht worden sind, ist meist im ganzen Körper nur eine einzige Vakuole, zuweilen sind zwei (Fig. 125), selten einige mehr vorhanden; sie liegen stets dicht an der Körperoberfläche unter dem Ektoplasma. Von anderen Flüssigkeitsvakuolen, die im Körper in großer Anzahl verbreitet sein können, unterscheiden sie sich leicht dadurch, daß ihr wässriger Inhalt in regelmäßigen Intervallen vollständig nach außen entleert und wieder ergänzt wird. Sie verschwinden daher vorübergehend (Fig. 125 *cv*), um bald wieder zum Vorschein zu kommen (*cv'*). Die Entleerung geschieht durch eine oder mehrere besondere Poren, die an der Oberfläche



Fig. 125. *Paramaecium caudatum* (halbschematisch). R. HERTWIG, Zoologie. *k* Kern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung (Cytostom), *na* Nahrungsvakuole in Bildung begriffen, *na* Nahrungsvakuole, *cv* kontraktile Vakuole im kontrahierten, *cv'* im ausgedehnten Zustand, *t* Trichocysten, bei *t'* hervorgeschleudert.

des Infusorienkörpers unmittelbar über der Vakuole nachweisbar sind. „Jeder Porus erscheint gewöhnlich als ein sehr kleines, von einem dunklen Randsaum umzogenes und im Innern lichtiges Kreischen. Die Helligkeit des Innern rührt von der Durchbrechung der Pellicula und Alveolarsehnicht her.“ Zuweilen setzt sich jeder Porus bis zur kontraktile Vakuole in ein feines Ausflußröhrchen fort. Nicht selten sind noch besondere Zufuhrkanäle (1, 2 und mehr) in ihrer Umgebung in regelmäßiger Anordnung zu erkennen. Bei *Paramaecium aurelia* und *P. caudatum* (Fig. 125), deren zuführendes Kanalsystem schon seit längerer Zeit bekannt ist und am häufigsten studiert wurde, strahlen von jeder der beiden dorsalen Vakuolen ca. 8—10 ziemlich gerade Kanäle aus, die fast über den gesamten Körper zu verfolgen sind. Jedoch greifen die Kanäle beider Vakuolensysteme nicht zwischeneinander hinein. Sie sind in der Nähe der kontraktile Vakuole am stärksten und verfeinern sich distal mehr und mehr.

Sehen wir uns nun die Wirkungsweise dieser eigentümlichen Apparate näher an, wozu sich *Paramaecium* als ein sehr geeignetes Objekt darbietet (Fig. 125). Wenn die beiden kontraktilen Vakuolen ihre größte Ausdehnung erreicht haben, wird plötzlich in kurzer Zeit und mit beträchtlicher Energie ihr ganzer Inhalt durch ihre Ausfuhrkanäle und Poren nach außen entleert, so daß die Vakuolenhöhle vorübergehend vollständig verschwindet. Wie bei der Zusammenziehung des Herzens bezeichnet man diesen Zustand als Systole, dagegen die Periode, in welcher sich die Vakuole wieder mit Flüssigkeit füllt und sichtbar wird, als Diastole.

Die Füllung geht in der Weise vor sich: Schon vor Beginn der Systole nehmen die oben beschriebenen zuführenden Kanäle aus dem Entoplasma des Infusorienkörpers Flüssigkeit auf, die wahrscheinlich mit Kohlensäure und einigen Stoffwechselprodukten beladen ist. Die Füllung geschieht wohl, wie SCHWALBE (V 1866) vermutet, infolge „des Druckes, unter dem die durch immer neue Wasseraufnahme durch den Mund sich mehrende Flüssigkeit im Körper des Tieres steht“. Zu dieser Zeit sind wegen der Füllung mit Wasser die zuführenden Kanäle gut sichtbar. Sie schwellen in der Umgebung des kontraktilen Behälters, welcher jetzt den höchsten Grad der Füllung erreicht hat, spindelförmig an und bilden dadurch um denselben einen Kreis rosettenförmig angeordneter Vakuolen, welche BÜRSCHLI als Bildungsvakuolen bezeichnet. Wegen ihrer Füllung kann bei der Systole der kontraktile Behälter die in ihm enthaltene Flüssigkeit nicht in die Zufuhrkanäle, sondern nur nach außen entleeren. Wenn er dann wieder in die Diastole eintritt, ergießen die prall gefüllten Bildungsvakuolen ihre Flüssigkeit in ihn hinein, wodurch er wieder sichtbar wird und sich allmählich zur ursprünglichen Größe ausdehnt. Infolgedessen verschwinden am Anfang der Diastole die leer gewordenen Bildungsvakuolen vorübergehend, füllen sich aber von neuem aus dem Körperparenchym bis zum Beginn der nächstfolgenden Systole.

Bei gleichzeitiger Gegenwart mehrerer Vakuolen herrscht im allgemeinen die Regel, daß sie sich alternierend entleeren, was eine möglichst gleichmäßige Wasserausscheidung bewirkt. Die Frequenz ihrer Entleerung ist bei den einzelnen Infusorienarten im allgemeinen eine sehr schwankende. Nach den Beobachtungen von SCHWALBE (V 1866) läßt sich hierbei die Regel feststellen, daß die Frequenz der Kontraktionen um so größer ist, je kleiner die kontraktilen Vakuolen sind. „So ziehen sich dieselben bei *Chilodon eucullus* in zwei Minuten ungefähr 13—14mal zusammen, bei *Paramaecium aurelia* in derselben Zeit nur 10—11mal, bei *Vorticella microstoma* nur 1—2mal. Noch seltener erfolgen die Kontraktionen bei *Stentor* und *Spirostomum*. Von den angeführten Tieren haben in der Tat *Stentor* und *Spirostomum* die größten kontraktilen Behälter, dann kommt die *Vorticella*, dann *Paramaecium aurelia* und endlich *Chilodon eucullus*, dessen Vakuolen wohl nur den halben Durchmesser von den bei *Paramaecium* vorkommenden haben; bei diesem beträgt der Durchmesser 0,0127 mm, bei der *Vorticella* 0,0236 mm“ (SCHWALBE).

Der durch die kontraktilen Vakuolen erzeugte Wasserwechsel ist ein erstaunlich großer. Nach Berechnungen von МАУРАS entleert z. B. *Paramaecium aurelia* bei 27° C ein ihrem Körpervolum gleiches Volum Wasser in 46 Minuten.

Ansicht, nur solchen Beobachtungen scheint hervorzugehen, daß an kontraktilen Behältern nicht einfache, unbeständige Flüssigkeitstropfen im Plasma, sondern feststehende morphologische Differenzierungen im Körper der Protozoen sind, wirkliche Zellorgane, die wahrscheinlich im Protoplasma die Atmung und Exkretion eine wichtige Funktion zu erfüllen haben. Die Energie, mit welcher der Behälter seinen Inhalt bis zum vollständigen Schwund entleert, spricht dafür, daß die aus hyaliner Substanz gebildete Wandschicht wie die Substanz der Geißeln in bedeutendem Maße kontraktile ist und sich durch diese Eigenschaft vom Entoplasma des Infusorienkörpers unterscheidet. Allerdings ist an dem kontraktilen Behälter mikroskopisch keine eigene Wandschicht von der übrigen Körpermasse scharf abzugrenzen, wie ja auch kontraktile Substanz und Protoplasma an der glatten Muskelfaser sich nicht immer sehr deutlich gegeneinander absetzen, und wie die Geißeln auch an ihrer Basis in das Protoplasma der Zelle übergehen.

Mit SCHWALBE (V 1866) und ENGELMANN sind wir also der Ansicht, daß die Behälter eine kontraktile Wandschicht besitzen, welche sich von der übrigen Körpermasse nicht abgrenzen läßt. Im übrigen sind bekanntlich feine Häutchen oft mikroskopisch nicht nachweisbar, obwohl sie unzweifelhaft vorhanden sind. An vielen Pflanzenzellen ist es unmöglich, den sog. Primordialschlauch zu sehen, solange er der Zellulosemembran fest anliegt, während man sich durch Plasmolyse von seinem Dasein überzeugen kann.

Mit dieser Auffassung befinden wir uns mit BÜTSCHLI (V 1889) im Widerspruch. BÜTSCHLI betrachtet die kontraktilen Behälter als einfache Flüssigkeitstropfen im Plasma. „Jede Vakuole hört mit ihrer Austreibung als solche zu existieren auf. Ihre Nachfolgerin ist ein ganz neues Gebilde, ein neu erstandener Tropfen, welcher wiederum nur bis zur Austreibung existiert.“ Sie entsteht nach ihm durch Zusammenfluß mehrerer Bildungsvakuolen, die als kleine Tröpfchen im Plasma ausgeschieden werden, sich vergrößern und dann durch Einreißen der Zwischenwände verschmelzen. Die auch von BÜTSCHLI beschriebene Existenz von zu- und abführenden Kanälen, die Konstanz in der Zahl der Behälter, der Umstand, daß sich der Behälter bei der Diastole an der gleichen Stelle wiederfindet, wo er bei der Systole verschwunden ist, die Verhältnisse der Frequenz bei gleichbleibender Temperatur und bei Temperaturschwankungen scheinen uns gegen die BÜTSCHLISCHE Auffassung zu sprechen. Daß am Schluß der Systole der Behälter nach Austreibung seines Inhaltes momentan nicht sichtbar ist, kann wohl nicht schwer gegen die Annahme seiner Konstanz in die Wagschale fallen, wenn man berücksichtigt, daß selbst große Lymphspalten und kapillare Blutgefäße bei den Wirbeltieren sich im uninjizierten Zustand der Wahrnehmung entziehen können.

#### IV. Veränderung des Zellkörpers durch passive Bewegung.

Um das Bild der Protoplasmabewegungen nach allen Seiten zu vervollständigen, ist endlich noch der Formveränderungen zu gedenken, welche der Zellkörper gewissermaßen durch passive Bewegungen erfahren kann. Die Zelle befindet sich hier in derselben Lage wie ein Muskel, der durch eine von außen auf ihn einwirkende Kraft, die an den Gliedmaßen umgesetzt, gedehnt und wieder verkürzt wird.

So verändern die Zellen des tierischen Körpers zuweilen in außerordentlich hohem Grade ihre Form, indem sie sich allen Gestaltveränderungen anpassen müssen, welche einzelne Organe infolge von Muskelwirkung oder durch Dehnung bei Ansammlung von Flüssigkeit und Nahrung erfahren. Fadenförmige Epithelzellen müssen sich in Zylinder, diese in Platten umwandeln, wenn bei Dehnung eines Organs sich die Oberfläche vergrößert; und die umgekehrte Metamorphose müssen sie wieder durchmachen, wenn sich das ganze Organ und mithin auch seine Oberfläche verkleinert.

Was für gewaltige und urplötzliche Formveränderungen der Protoplasma-körper einer Zelle ohne Vernichtung seiner feinen Struktur infolge passiver Bewegungen erträgt, zeigen uns am schönsten die Cölenteraten, bei welchen ausgestreckte Körperteile wie die Fangfäden sich auf ein Zehntel oder mehr durch plötzliche energische Muskelzusammenziehung verkürzen können (O. und R. HERTWIG, V 1879). Die Form, welche eine Epithelzelle darbietet, je nachdem sie einem mäßig oder einem stark kontrahierten Körperteil entnommen ist, fällt wesentlich verschieden aus, wie die Figuren 126 *A* und *B* lehren. Die eine entstammt dem Tentakel einer nur mäßig kontrahierten Actinie, die durch chemische Stoffe unempfindlich gemacht und dann abgetötet worden war, die andere einem bei der Abtötung stärker kontrahierten Tentakel eines anderen Individuums. Aus solchen passiven Formveränderungen bei wechselndem Druck läßt sich am besten erkennen, in wie hohem Grad das Protoplasma der Zelle „eine knetbar plastische Masse ist“ (vgl. hierzu auch S. 26—27).

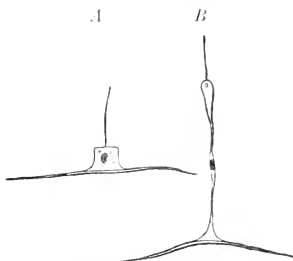


Fig. 126. Epithelmuskelzellen aus der entodermalen Auskleidung der Tentakeln einer Actinie (*Sagartia parasitica*). Nach O. und R. HERTWIG, Taf. IV, Fig. 11; aus HATSCHKE Fig. 108. *A* im ausgedehnten Zustand, *B* im stark verkürzten Zustand der Tentakeln.

## SECHSTES KAPITEL.

### Die Lebenseigenschaften der Zelle.

#### IIIa. Das Wesen der Reizerscheinungen.

Die wunderbarste Eigenschaft des Protoplasmas ist seine Reizbarkeit oder Irritabilität. Darunter versteht man, wie SACHS (I 1882) sich ausdrückt, „die nur den lebenden Organismen eigentümliche Art, auf die verschiedensten Einwirkungen der Außenwelt in dieser oder jener Weise zu reagieren“. Durch die Irritabilität unterscheidet sich am meisten die belebte von der unbelebten Natur, und wurden infolgedessen ältere Naturforscher veranlaßt, in ihr den Ausdruck einer besonderen, nur der organischen Natur zukommenden Lebenskraft zu erblicken.

Die moderne Naturwissenschaft hat die vitalistische Lehre (Vitalismus) fallen gelassen; anstatt durch Annahme einer besonderen Lebenskraft, erklärt sie die Reizbarkeit als ein sehr zusammengesetztes, chemisch-physikalisches Phänomen. Dasselbe ist von anderen chemisch-physikalischen Phänomenen der unbelebten Natur nur graduell verschieden, nämlich nur dadurch, daß die äußeren Einwirkungen eine mit komplizierterer Struktur versehene Substanz, einen Organismus, ein hoch zusammengesetztes, materielles System treffen und dementsprechend auch eine Reihe komplizierter Vorgänge in ihm verursachen. Der berühmte französische Physiologe CLAUDE BERNARD (I 1885) kommt in seinen Vorlesungen über die Phänomene des Lebens zu dem gleichen Endergebnis: „Arrivés au terme de nos études, nous voyons qu'elles nous imposent une conclusion très générale, fruit de l'expérience, c'est, à savoir, qu'entre les deux écoles qui font des phénomènes vitaux quelque chose d'absolument distincte des phénomènes physico-chimiques ou quelque chose de tout à fait identique à eux, il y a place pour une troisième doctrine, celle du vitalisme physique, qui tient compte de ce qu'il y a de spécial dans les manifestations de la vie et de ce qu'il y a de conforme à l'action des forces générales: l'élément ultime du phénomène est physique; l'arrangement est vital.“

Daher darf man nicht in einen häufig gemachten Fehler verfallen, aus Analogien, die manche Erscheinungen der unbelebten Natur mit Lebensvorgängen haben, die letzteren direkt mechanisch erklären zu wollen. Hier ist immer im Auge zu behalten, daß eine Substanz von so verwickelter Struktur wie die lebende Zelle auch nicht im entferntesten ihresgleichen in der unbelebten Natur hat, daß daher auch die Reaktionen einer derartigen Substanz ein entsprechend komplizierteres, von ihr abhängiges Gepräge an sich tragen.

So vollkommen unverstündlich und mechanisch unerklärbar uns die meisten Lebensäußerungen der Zelle zurzeit noch erscheinen, so vollziehen sie sich doch, — hierin stimmen Philosophen und Naturforscher untereinander überein, — nach dem allgemeingültigen Kausalgesetz, kraft dessen jede Veränderung eines Zustandes die Wirkung von vorausgegangenen Ursachen ist und selbst wieder die Ursache für neue Veränderungen wird. Es ist daher hier wohl am Platz, als Grundlage für weitere Verständigung zunächst einige philosophische Erörterungen über das Thema:

**Das Kausalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus** voranzuschicken.

Die Veränderungen, welche an einem komplizierter beschaffenen mechanischen System von zusammengehörigen Teilen beobachtet werden, lassen sich auf zwei Gruppen von Ursachen zurückführen, auf die *Causae externae* und die *Causae internae*. Zu den ersten gehören alle Einwirkungen der Außenwelt, welche das System treffen und es in seinen einzelnen Teilen beeinflussen, zur zweiten Gruppe rechnet man alle Faktoren, welche das Wesen eines komplizierten Systems ausmachen und soweit sie durch einen äußeren Anstoß getroffen und in Bewegung gesetzt werden, nun auch selbst zu Ursachen werden, die auf andere Teile des Systems einwirkend, weitere Folgen nach sich ziehen. Wenn sich also im System ein Teil verändert, z. B. infolge eines äußeren Anstoßes, so wird er wieder die Ursache für Veränderungen in allen übrigen Teilen, welche mit ihm in Beziehung stehen, und diese werden nun ihrerseits wieder Ursachen für neue Wirkungen, durch welche das System in eine fortlaufende Reihe von Bewegungen versetzt wird.

Dieselbe Unterscheidung läßt sich auch an der lebenden Zelle durchführen, welche ja, wie wir gesehen haben, ein zweckmäßig geordnetes System zahlreicher einfacherer Lebensseinheiten darstellt. Auf dasselbe wirkt, wie auf jedes andere Naturobjekt, die gesamte Außenwelt mit ihren verschiedenartigen Kräften ein und liefert eine fortlaufende Reihe von äußeren Ursachen (*Causae externae*), welche in ihm Veränderungen hervorrufen. Findet doch zwischen der Zelle und ihrer Umgebung ein beständiger Stoff- und Kraftwechsel statt. Licht und Wärme, die verschiedenen mechanischen Kräfte und zahlreiche chemische Affinitäten, welche in den Stoffen der Luft, des Wassers und der Erde wirksam sind, treten hierbei ins Spiel und bilden eine unerschöpfliche Quelle für biologische Untersuchungen.

Von den äußeren Ursachen sind dann die inneren Ursachen im Leben der Zelle zu unterscheiden. Denn ebenso wie die Teile in einem mechanischen System, stehen die einfacheren Lebensseinheiten, aus denen sich die Zelle, ihr Protoplasma, ihr Kern, die inneren und äußeren Zellprodukte aufbauen, in derartigen Beziehungen zueinander, daß Veränderungen, die in einem Teil des Organismus eintreten, solche auch an anderen Teilen nach sich ziehen. Somit ist jede Veränderung eines zusammengesetzten Systems das mehr oder minder komplizierte Resultat sehr vieler Ursachen, die zum Teil von innen heraus sich im System selber geltend machen; auch liegt es auf der Hand, daß, je größer die Zahl aller in Betracht kommenden Faktoren wird, um so mehr das

Erkenntnis werden aus zahlreichen Ursachen und Wirkungen, die sich neben und nacheinander im Prozeß abspielen, sich einer erschöpfenden Analyse und nacheinander klaren Erkenntnis entziehen muß. In höchstem Maße ist dies bei dem Lebensprozeß pflanzlicher und tierischer Zellen der Fall, insofern uns der kausale Zusammenhang der vor sich gehenden Veränderungen verschleiert wird. Daher hat SCHOPENHAUER

### Verschiedene Formen der Kausalität

unterschieden als Ursache in engstem Sinne, als Reiz und als Motiv.

„Die Ursache in engstem Sinne ist die, nach welcher ausschließlich die Veränderungen im unorganischen Reich erfolgen, also diejenigen Wirkungen, welche das Thema der Mechanik, der Physik und der Chemie sind. Von ihr allein gilt das dritte NEWTONSche Grundgesetz: „Wirkung und Gegenwirkung sind einander gleich“; es besagt, daß der vorhergehende Zustand (die Ursache) eine Veränderung erfährt, die an Größe der gleichkommt, die er hervorgerufen hat (die Wirkung). Ferner ist nur bei dieser Form der Kausalität der Grad der Wirkung dem Grade der Ursache stets genau angemessen, so daß aus dieser jene sich berechnen läßt und umgekehrt.“

Daher erscheint uns die Kausalität am faßlichsten bei mechanischen Wirkungen. Wenn eine ruhende Kugel durch den Stoß einer rollenden Kugel in Bewegung versetzt wird, so gewinnt die eine so viel an Bewegung, als die andere verliert. „Hier sehen wir gleichsam die Ursache in die Wirkung hinüberwandern.“ „Das dabei doch noch vorhandene Geheimnisvolle beschränkt sich auf die Möglichkeit des Übergangs der Bewegung — eines Unkörperlichen — aus einem Körper in den anderen.“

„Die zweite Form der Kausalität ist der Reiz, d. h. diejenige Ursache, welche erstlich selbst keine mit ihrer Einwirkung im Verhältnis stehende Gegenwirkung erleidet, und zweitens zwischen deren Intensität und der Intensität der Wirkung durchaus keine Gleichmäßigkeit stattfindet. Folglich kann hier nicht der Grad der Wirkung gemessen und vorher bestimmt werden nach dem Grad der Ursache: vielmehr kann eine kleine Vermehrung des Reizes eine sehr große der Wirkung verursachen oder auch umgekehrt die vorige Wirkung ganz aufheben, ja, eine entgegengesetzte herbeiführen.“ „Reize beherrschen das organische Leben als solches, also das der Pflanzen, und den vegetativen, daher bewußtlosen Teil des tierischen Lebens.“

Als dritte Form der Kausalität nennt SCHOPENHAUER das Motiv; sie leitet das eigentlich animalische Leben, also das Tun, d. h. die äußeren, mit Bewußtsein geschehenden Aktionen aller tierischen Wesen. „Das Medium der Motive ist die Erkenntnis: die Empfänglichkeit für sie erfordert folglich einen Intellekt.“ „Sie ist die durch das Erkennen hindurchgehende Kausalität.“

Während die mechanische Kausalität die am leichtesten faßbare ist, weil Ursache und Wirkung sich aneinander messen lassen, verliert bei den höheren Formen der Kausalität, beim Reiz und beim Motiv, der kausale Vorgang an unmittelbarer Faßlichkeit und Verständlichkeit; bei ihnen werden Ursache und Wirkung heterogener. „Nur das Schema von Ursache und Wirkung ist uns geblieben: wir erkennen dieses als Ursache, jenes als Wirkung, aber gar nichts von der Art und



Weise der Kausalität. Und nicht nur findet keine qualitative Ähnlichkeit zwischen der Ursache und der Wirkung statt, sondern auch kein quantitatives Verhältnis: mehr und mehr erscheint die Wirkung beträchtlicher als die Ursache; auch wächst die Wirkung des Reizes nicht nach Maßgabe seiner Steigerung, sondern oft ist es umgekehrt.“

Bei seinen Erörterungen über die verschiedenen Formen der Kausalität hat SCHOPENHAUER, um nicht Mißverständnisse aufkommen zu lassen, die Frage aufgeworfen, ob bei der mehr und mehr eintretenden Heterogenität, Inkommensurabilität und Unverständlichkeit des Verhältnisses zwischen Ursache und Wirkung etwa auch die durch dasselbe gesetzte Notwendigkeit abgenommen habe. Und mit Recht antwortet er hierauf:

„Keineswegs, nicht im mindesten. So notwendig, wie die rollende Kugel die ruhende in Bewegung setzt, muß auch die Leidener Flasche, bei Berührung mit der anderen Hand, sich entladen — muß auch Arsenik jedes Lebende töten — muß auch das Samenkorn, welches, trocken aufbewahrt, Jahrtausende hindurch keine Veränderung zeigte, sobald es, in den gehörigen Boden gebracht, dem Einfluß der Luft, des Lichtes, der Wärme, der Feuchtigkeit ausgesetzt ist, keimen, wachsen und sich zur Pflanze entwickeln. Die Ursache ist komplizierter, die Wirkung heterogener, aber die Notwendigkeit, mit der sie eintritt, nicht um ein Haar breit geringer.“

Da die als Reiz bezeichnete Form der Kausalität im Unterschied zur mechanischen die Lebensprozesse im Organismenreich beherrscht und für sie charakteristisch ist, sei hier noch etwas näher auf sie eingegangen. Wir werden hierbei das Thema etwas weiter fassen, indem wir uns nicht auf die Zelle beschränken, sondern vom Verhalten der Lebewesen gegenüber Reizen im allgemeinen sprechen.

Das Gebiet der Reizerscheinungen ist ein sehr umfangreiches, da es die gesamten Wechselbeziehungen umfaßt, welche zwischen den Organismen und der Außenwelt stattfinden. Denn unzählige sind die von außen auf uns einwirkenden Reizursachen, welche wir später der Übersichtlichkeit halber in fünf Gruppen besprechen werden. Eine Gruppe umfaßt die thermischen Reize, eine zweite die Einwirkungen des Lichtes, eine dritte die Einwirkungen der Elektrizität, eine vierte die mechanischen Reize und eine fünfte endlich das unerschöpfliche Gebiet der chemischen Reize.

Bei ihrem Studium wird man bald gewahr werden, daß sehr häufig zwischen Reizursache und Reizwirkung eine solche Disproportionalität besteht, daß man ohne vorausgegangene Erfahrung nicht in der Lage ist, die Reizwirkung im voraus für einen bestimmten Fall zu berechnen. Die Disproportionalität erklärt sich, aus der komplizierten Natur der lebenden Substanz. Denn in ihr ruft der Reiz, wie schon oben angedeutet wurde, Reihen von Veränderungen hervor, die sich innerhalb des von ihm getroffenen Systems als „innere Ursachen und Wirkungen“ in einer für uns nicht unmittelbar wahrnehmbaren und daher unverständlichen Weise abspielen, um schließlich in einer Erscheinung, die wir als die Reizwirkung bezeichnen, für uns erkennbar zu werden. Die Ursache geht also hier nicht unmittelbar, wie es bei den einfachsten und daher am leichtesten faßlichen Verhältnissen der mechanischen Kausalität, z. B. bei dem Aufeinanderstoßen zweier Kugeln der Fall ist, in die Reizwirkung über, sondern erst durch Vermittlung einer mehr oder minder

lungen, Keime, Äonen Ursachen und Wirkungen, die sich im Zusammenhang als Bindeglieder dazwischen schieben; sie sind es, welche dem Reizwirkung den Charakter des Geheimnisvollen und Unklarheit aufprägen. Denn die erste Ursache wird in der organischen Substanz, welcher man wegen ihres eigentümlichen Verhaltens das Prädikat „reizbar“ beilegt, gewissermaßen noch vielfach umgesetzt, die sie als Reizwirkung in irgendeiner Form für uns wieder zum Vorschein kommt.

Den ganzen Vorgang können wir uns anschaulich machen, wenn wir die reizbare Substanz mit einem irgendwie zusammengesetzten Maschinenwerk vergleichen.

Ein Mühlrad wird durch das auf seine Schaufeln fallende Wasser bewegt, und aus dem Mahlgang einer Mühle fällt fein zerriebenes Mehl heraus. So oft das Wasser abgestellt wird, hört der Austritt des Mehls auf, kehrt aber wieder, wenn das Wasser auf das Rad fällt. Wir haben hier also offenbar zwei Veränderungen, welche in einem kausalen Zusammenhang miteinander stehen. Auch hier sind Ursache und Wirkung das auf ein Mühlrad herabfallende Wasser und das aus dem Mahlgang austretende, fein zerriebene Mehl, einander sehr heterogen, in ähnlicher Weise wie es im Organismus gewöhnlich Reiz und Reizeffekt sind. Es schiebt sich eben noch eine ganze Kette von Ursachen und Wirkungen dazwischen, die sich für den Außenstehenden unverständlich im Innern des ihm nicht zugänglichen Mühlwerks vollziehen: die Übertragung der Bewegung des Wasserrades mittelst seiner Achse auf ein System anderer Räder, welche ihre Bewegung dann wieder in die Bewegung der Mahlsteine umsetzen, der Müllerbursche schließlich, welcher immer neues Korn in den Mahlgang einschüttet.

Die zwischen Reizursache und Wirkung zutage tretende Disproportionalität kann sich in einer doppelten Weise geltend machen: einmal kann ein und derselbe Organismus auf verschiedene Reize immer in der gleichen Weise reagieren, zweitens kann ein und derselbe Reiz auf verschiedene Organismen angewandt, ganz heterogene Wirkungen hervorrufen.

Auch hier wird ein Vergleich mit komplizierter gebauten mechanischen Kunstwerken oder Maschinen zur Aufklärung des Sachverhalts noch weiter beitragen. Was die Erklärung des ersten Falles betrifft, so kann in einer Uhr eine Verlangsamung, eine Beschleunigung oder ein Stillstand des Zeigers durch die verschiedenartigsten Umstände veranlaßt werden: dadurch, daß man mit einer Nadel oder einem anderen passenden Instrument einen Druck gegen ein Rädchen ausübt, oder dadurch, daß man an das Rädchen Säure bringt, wodurch sich Rost bildet, oder dadurch, daß man durch lokale, in geeigneter Weise hervorgerufene Erhitzung ein Zähnchen am Rade wegschmilzt, oder dadurch, daß sich das Öl, welches die Reibung im Räderwerk verringern soll, eingedickt oder daß ein festes Körnchen sich zwischen zwei Rädchen eingeklemmt hat usw.

Mit mechanische, thermische, chemische Einflüsse reagiert die Uhr in der für den Zuschauer allein sichtbaren Weise unterschiedslos durch Verlangsamung, Beschleunigung oder Stillstand des Zeigers. Es hängt dies eben mit der eigentümlichen Konstruktion der Uhr zusammen, vermöge deren die verschiedenartigsten Störungen ihres Mechanismus sich jedesmal im Gang des Zeigers äußern; die Qualität der die Störung

bewirkenden Ursachen aber bleibt für uns bei äußerlicher Betrachtung verborgen. Sie wird erst offenbar, wenn wir in das innere eines Uhrgetriebes hineinblicken und so gleichsam die inneren Ursachen der Störung zu ergründen suchen. Aus der Endwirkung allein läßt sich nicht die Art der Ursache erschließen.

Zur Erklärung des zweiten Falles kann die Art und Weise dienen, wie gegen ein und dieselbe Ursache verschiedene konstruierte Maschinen reagieren. Ein für die Uhr beschriebener Eingriff, angewandt auf eine anderen Zwecken dienende komplizierte Maschine, kann auch hier wieder eine Störung des Mechanismus bewirken, die sich aber von der Störung im Gange der Uhr ganz verschieden äußert, in einer Spieldose z. B. durch das Ausfallen einiger Töne.

Jede Maschine reagiert also auf den gleichen Eingriff in ihrer besonderen Weise; auch hier läßt sich aus der Endwirkung die Natur des angewandten Eingriffes, die Qualität der Ursache, nicht erkennen. Entscheidend ist die der Maschine eigentümliche Konstruktion.

In ähnlicher Weise wie verschieden konstruierte Maschinen verhalten sich demselben Reiz gegenüber verschieden reizbare Substanzen; sie reagieren gemäß ihrer besonderen Struktur. Man bezeichnet in der Physiologie die auf einer besonderen Struktur begründete, eigentümliche Wirkungsweise der Organismen, ihrer Organe und ihrer Zellen mit einem Ausdruck, der von JOH. MÜLLER eingeführt ist, als ihre spezifische Energie. Wie eine Uhr auf verschiedene Eingriffe durch den Gang des Zeigers, so antwortet eine Muskelzelle auf jede Art von Reiz durch Zusammenziehung, eine Drüsenzelle durch Sekretion; ein Sehnerv kann nur Licht empfinden, mag er durch Lichtwellen, durch Elektrizität oder Druck gereizt werden usw. In derselben Weise sind auch die Pflanzenzellen, wie SACHS gezeigt hat, mit ihren spezifischen Energien ausgestattet. Ranken und Wurzeln krümmen sich in der ihnen eigenen Weise, gleichgültig, ob sie durch Licht, durch Schwerkraft, durch Druck oder elektrischen Strom gereizt wurden. Und ebenso antworten auf die gleiche Reizursache verschiedene Organismen gemäß ihrer spezifischen Struktur in ganz entgegengesetzter Weise, vergleichbar verschiedenartig konstruierten Maschinen, die, auch wenn sie durch dieselbe äußere Kraft in Bewegung gesetzt werden, doch je nach ihrer inneren Konstruktion bald diesen, bald jenen Nutzeffekt liefern.

Wir werden im folgenden sehen, wie manche Protoplasmakörper durch Licht gewissermaßen angezogen, andere abgestoßen werden, und wie sich dasselbe Schauspiel bei dem Studium der Wirkung chemischer Substanzen usw. wiederholt. Man spricht dann von einem positiven und negativen Heliotropismus, einem positiven und negativen Chemotropismus, Galvanotropismus, Geotropismus usw.

Somit können wir zusammenfassend sagen: Die Reizwirkung erhält überall ihr spezifisches Gepräge durch die besondere Struktur der reizbaren Substanz, oder in anderen Worten, die Reizbarkeit ist eine Grundeigenschaft des lebenden Protoplasmas, aber sie äußert sich je nach seiner spezifischen Struktur unter dem Einfluß der Außenwelt in spezifischen Energien und Reizwirkungen.

Denselben Gedankengang hat CLAUDE BERNARD (J 1885) in folgender Weise ausgedrückt: „La sensibilité, considérée comme propriété

des propriétés d'essence ou de spécifiquement distinct; celle de contraction spéciale au nerf, comme la propriété de sécrétion est spéciale attribué à l'élément glandulaire. Ainsi, ces propriétés sur lesquelles se fonde la distinction des plantes et animaux ne touchent pas à leur être même, mais seulement aux mécanismes par lesquels cette distinction se réalise. Au fond tous ces mécanismes sont soumis à une condition générale et commune, l'irritabilité."

Um unser wichtiges Thema von der Disproportionalität zwischen Reizursache und Wirkung noch erschöpfender zu behandeln, sei jetzt auch darauf hingewiesen, wie infolge der Kausalverkettung innerer Ursachen und Wirkungen in der reizbaren Substanz der Zusammenhang zwischen erster Reizursache und ihrer Endwirkung nach Zeit und Raum in der verschiedensten Weise modifiziert werden kann.

So ruft in manchen Fällen ein stärkerer Reiz von kürzerer Dauer in der reizbaren Substanz Veränderungen hervor, die sich über einen längeren Zeitraum erstrecken und in Wirkungen nach außen hervortreten. Durch die Struktur der reizbaren Substanz ist hier ein Verhältnis geschaffen, welches uns auch wieder durch Vergleich mit mechanischen Konstruktionen, z. B. mit einer Uhr, verständlich wird. Das in wenigen Sekunden beendete Aufziehen einer Uhr ist die äußere Ursache für ihren Gang, der Stunden, Tage oder selbst Wochen dauert; die nach außen hervortretende Wirkung ist die gleichmäßige Bewegung des Zeigers. Mit der Konstruktion der Uhr hängt es zusammen, daß die durch das Aufziehen der Uhr gegebene Ursache sich erst in einem längeren Zeitraum als Wirkung ganz freimachen kann. Denn infolge der Konstruktion kann die der Feder erteilte Spannkraft sich erst dadurch, daß sie das den Zeiger treibende Räderwerk in Bewegung setzt, allmählich erschöpfen. In der Sprache der Physik würden wir sagen, die in der Ursache enthaltene, d. h. die beim Aufziehen der Uhr verbrauchte lebendige Kraft ist in der Zeit von Sekunden in Spannkraft umgewandelt worden, die gemäß der Konstruktion der Uhr erst in längerer Zeit wieder in lebendige Kraft übergehen kann.

Bei den Reizerscheinungen läßt sich ferner nicht selten beobachten, daß zwischen dem einwirkenden Reiz und dem Auftreten der Wirkung eine längere Pause liegt, die durch die inneren, der Wahrnehmung entzogenen Umsetzungen in Anspruch genommen wird. Hier spricht man dann in der Physiologie von Reiznachwirkungen und bezeichnet damit ein Gebiet, auf welchem gewöhnlich die Kausalität für uns am meisten in ein geheimnisvolles Dunkel eingehüllt ist.

Wie zeitlich, so können auch räumlich Reizursache und Wirkung weit auseinanderfallen, d. h. der Reiz trifft nur eine kleine Stelle der reizbaren Substanz, kommt aber an dieser Stelle selbst nicht zur sichtbaren Wirkung, sondern an einem unter Umständen weit entfernten Ort. So tritt z. B. der auf einen motorischen Nerven an einer Austrittsstelle aus dem Rückenmark ausgeübte Reiz als Wirkung in der Kontraktion eines mehr oder minder weit abgelegenen Muskels in Erscheinung. Hier findet also eine Reizfortpflanzung oder Reizleitung statt; es schiebt sich zwischen die Eintrittsstelle des Reizes und der Ort der sichtbar werdenden Wirkung reizbare Substanz, in welcher durch eine Kette innerer Ursachen der Reiz umgesetzt und

von dem Ort des Eintritts zum Ort der zutage tretenden Reizwirkung fortgepflanzt wird. Die Reizleitung erfolgt im allgemeinen rascher im tierischen Körper, als im pflanzlichen Protoplasma. Für die Nerven des Menschen beträgt sie z. B. 34 m in der Sekunde.

Man stellt sich vor, daß die reizbare Substanz ein im labilen Gleichgewicht befindliches System materieller, mit hohen Spannkraften ausgerüsteter Teilchen ist. In einem solchen System genügt ein geringer Anstoß eines Teilchens, um auch alle anderen Teilchen mit in Bewegung zu versetzen, indem das eine auf das andere seine Bewegung überträgt. Daraus erklärt sich noch eine letzte Form der Disproportionalität, die zwischen Reizursache und Wirkung häufig stattfindet. Ein kleiner Reiz hat eine ihm gar nicht entsprechende, außerordentlich große Reizwirkung zur Folge, gleichwie ein durch einen Funken entzündetes Pulverkörnchen eine gewaltige Pulvermasse zur Explosion bringen kann. Namentlich ist dies bei fast allen Wirkungen der Fall, die durch Reizung von Nerven hervorgerufen werden.

Ein kontrahierter Muskel, der ein schweres Gewicht hebt, führt eine Kraftleistung aus, welche unendlich die Kraft übertrifft, die bei der Reizung der Nerven wirkte, welche die Muskelkontraktion hervorrief. Und dasselbe ist der Fall, wenn sich plötzlich ein reichlicher Strom von Sekret mit seinen chemisch wirksamen Substanzen aus dem Ausführungsgang einer Drüse infolge Reizung ihres Nerven ergießt. In beiden Fällen erklärt sich die Disproportionalität zwischen Reiz und Wirkung daraus, daß der Reiz nur eine unter vielen Ursachen ist, welche in der reizbaren Substanz das Zustandekommen des Reizeffektes bewirkt haben, und zwar ist er die letzte in der Reihe, die noch zum plötzlichen Eintritt der Wirkung erforderlich war. Wegen dieser besonderen Stellung in dem Ablauf der ganzen kausalen Verkettung wird die letzte Ursache auch als die auslösende bezeichnet, im Unterschied zu den übrigen Ursachen, welche das Ereignis oft von langer Hand her vorbereiteten. So sind bei der Muskelfaser die vorbereitenden Ursachen die durch den Blutstrom unterhaltenen Ernährungsprozesse, durch welche die bei vorausgegangenen Kontraktionen verbrauchten Stoffteile wieder ersetzt worden sind; bei der Drüse war die Sekretion schon vorbereitet durch Aufnahme von Stoffen, welche in den Drüsenzellen zu spezifischem Sekret verarbeitet und für spätere Verwendung aufgespeichert worden waren.

Für den Muskel und für die Drüse spielt der dem Nerven mitgeteilte Reiz eine gleiche Rolle wie die Öffnung des Ventils bei einer geheizten Lokomotive. In dieser ist ihre besondere Art zu wirken durch ihre Konstruktion bestimmt: die zur Ausführung von Leistungen erforderliche Kraft ist auch vorhanden, wenn durch Einfuhr und Entzündung von Heizmaterial das in den Kessel gefüllte Wasser zum Kochen erhitzt und zum Teil in Dampf mit hoher Spannung verwandelt worden ist. Obwohl so alles für die Bewegung der Lokomotive vorbereitet ist, tritt sie dennoch nicht ein, solange das Ventil, das den Dampf aus dem Kessel zu dem Räderwerk leitet, geschlossen bleibt. Ein schwacher Druck auf das Ventil wird erst die letzte oder die auslösende Ursache, um eine große, in der Einrichtung der Lokomotive schon vorbereitete Wirkung zu entfalten.

## Die Bedeutung der vielen Ursachen.

In der zusammengeworfenen Darstellung wurde häufig von mehreren Ursachen, gesprochen, die für das Zustandekommen einer Veränderung maßgebend sind. Indem wir dies zum Schluß noch einmal besonders hervorheben wollen, wir dadurch einer mißbräuchlichen Auffassung entgegenzutreten, die nicht selten mit dem Begriff der Ursache verbindet. So ist man oft bestrebt, eine Veränderung als nur durch eine einzige Ursache veranlaßt darzustellen. Besonders verhängnisvoll kann dieser Irrtum in der Biologie werden, zumal wenn er in der Entwicklungslehre begangen wird.

Weil die Organismen wegen ihres zusammengesetzten Baues die Hauptfaktoren enthalten, von deren Aufeinanderwirken das Eigentümliche einer an ihnen eintretenden Veränderung abhängt, pflegt man gern zu übersehen, daß bei jeder Veränderung auch noch andere, von außen kommende Ursachen mitwirken, oder man liebt es, wenn man sie nicht übersieht, sie als etwas Nebensächliches hinzustellen. Man bezeichnet die inneren Faktoren als die „eigentlichen Ursachen“, als ob es eine uneigentliche Ursache überhaupt geben könnte, die äußeren Ursachen dagegen als Bedingungen oder Reize, und glaubt, sich dadurch mit ihnen abgefunden zu haben. Man übersieht hierbei, daß doch die Bedingungen, sowie sie eintreten, somit auf den Organismus einwirken, selbst ursächlich werden, daher „äußere Ursachen“ sind, und daß der Begriff Reiz nur ein besonderer Name für eine besondere Form der Kausalität ist.

Von den eine Veränderung bewirkenden Ursachen sind im Grunde genommen alle gleich notwendig; denn beim Versagen einer Ursache kann entweder die Veränderung, auch wenn sonst alles für sie vorbereitet ist, nicht eintreten, wie die Explosion von Pulver, wenn der zündende Funke ausbleibt, oder sie erfolgt in anderer Weise, als es bei Mitwirkung der ausgebliebenen Ursache geschehen sein würde. Damit eine Lokomotive sich fortbewegt, ist die Beschaffung und Verbrennung von Heizmaterial, die Füllung des Kessels mit Wasser, die Öffnung des Ventils zur Überleitung des Dampfes auf das Räderwerk usw. ebenso notwendig, wie ihre zweckentsprechende Konstruktion.

Ebenso wahr wie treffend bemerkt **LOTZE**: „Zu jeder Wirkung ist eine Mehrheit von Ursachen nötig.“ „Nach dem bestimmtesten Sprachgebrauch ist Ursache nie etwas anderes als ein wirkliches Ding, dessen Eigenschaften, wenn sie mit den Eigenschaften eines anderen ebenso wirklich vorhandenen Dinges in eine bestimmte Beziehung treten, mit diesen zusammengenommen den vollständigen Grund darstellen, aus dem eine Folge hervorgeht, die hier, wegen der Wirklichkeit der Prämissen, ebenfalls ein wirkliches Ereignis, eine Ursache ist.“ — „Niemals kann es eine einzige Ursache einer Wirkung geben; denn wo beide Prämissen in einem Ding vereinigt wären, könnte es kein Hindernis mehr geben, um dessentwillen die Folge zu entstehen zögerte, und so würde unverweilt alles zu einer ruhenden Eigenschaft zusammensinken.“

Es ist daher ebenso irrelitend als falsch, wenn man von der Entwicklung des Eies, wie es nicht selten geschieht, als von einer Selbstdifferenzierung redet, und dadurch leicht die Vorstellung erweckt, daß das Ei alle Ursachen zu seiner Entwicklung in sich vereinigt.

Allerdings ist nichts leichter, als durch dialektische Kunstgriffe, deren man sich bei der Darstellung kausaler Verhältnisse bedienen kann, jemanden zu veranlassen, aus einem Ursachenkomplex nur eine

Ursache für eine eingetretene Veränderung anzugeben, wie es im gewöhnlichen Leben so häufig geschieht. O. HERTWIG hat dies Verhältnis schon einmal bei anderer Gelegenheit durch ein Beispiel anschaulich gemacht, dessen wir uns auch hier bedienen wollen:

Wir lassen vier befruchtete Eier von *Rana fusca* sich gleichzeitig bei vier verschiedenen Temperaturen entwickeln, das eine bei  $-1^{\circ}\text{C}$ , das zweite bei  $+5^{\circ}$ , das dritte bei  $+15^{\circ}$  und das vierte bei  $+25^{\circ}$ . Vergleichen wir am dritten Tage die vier Eier (Fig. 127), so ist das erste noch ungeteilt, das zweite hat sich ungefähr bis zur Keimblase entwickelt, das dritte zeigt schon die Medullarwülste deutlich hervortretend, das vierte ist schon ein Embryo, an welchem die Achsenorgane, Medullarrohr, Chorda, Ursegmente gebildet sind und das Kopfende sich vom Rumpfteil absetzt. Somit sind aus den vier befruchteten Eiern, die gleichzeitig während dreier verschiedener Tage in Entwicklung begriffen sind, vier ganz verschiedene Entwicklungsprodukte hervorgegangen, die allerdings für den Kenner der Froschentwicklung zueinander in einem Abhängigkeitsverhältnis stehen. Denn sie sind Stufen eines Entwicklungsprozesses, die der Reihe nach durchlaufen werden müssen und nur bei unserem Experiment infolge der ungleichen Erwärmung mit ungleicher Geschwindigkeit von den einzelnen Eiern durchlaufen worden sind. Worin ist nun „die eigentliche Ursache“ (*causa efficiens*) dafür zu suchen, daß aus den vier Froscheiern in jedem einzelnen Falle etwas anderes geworden ist? Wie ich die Sache dargestellt habe, wird niemand um die Antwort verlegen sein, und die Antwort wird ohne Zaudern lauten, daß die ungleiche Wärmezufuhr die *Causa efficiens* ist, welche für die ungleiche Entwicklung der vier Froscheier verantwortlich zu machen ist und sie erklärt.

Als zweites Beispiel nehmen wir zwei befruchtete Froscheier und zwei frisch abgelegte Hühnereier und setzen von jeder Art eines einer Temperatur von  $15^{\circ}\text{C}$  und je eines einer Temperatur von  $38^{\circ}\text{C}$  aus. Wenn wir jetzt nach drei Tagen zusehen, so hat bei der ersten Versuchsbedingung das Froschei sich bis zu dem Hervortreten der Medullarwülste entwickelt, das Hühnerei ist unverändert geblieben, im zweiten Fall dagegen hat sich das Hühnerei schon zu einem kleinen Embryo mit pulsierendem Herz umgewandelt, während das Froschei zwar in Zellen zerlegt, aber abgestorben ist und Zerfallerscheinungen zeigt. Suchen wir auch bei diesem Experiment die Ursache dafür zu ergründen, daß die unter denselben Bedingungen befindlichen Eier sich so ungleich entwickelt haben, daß das Froschei einen Embryo liefert, wo das Hühnerei unentwickelt bleibt und umgekehrt, so wird auch jetzt niemand mit der Erklärung zaudern: die „eigentliche Ursache“ ist in der verschiedenen Organisation oder in der Anlage der beiden Eier zu suchen.

Aus den für die zwei Beispiele gegebenen, verschiedenartigen Erklärungen läßt sich leicht ein Widerspruch, wenigstens dem Anschein nach, herauskonstruieren. Man könnte uns vorhalten, daß wir dafür, daß das befruchtete, in einer Temperatur von  $15^{\circ}\text{C}$  befindliche Froschei sich in drei Tagen zu einem Embryo mit Medullarwülsten entwickelt hat, einmal die Erwärmung auf  $15^{\circ}\text{C}$ , das andere Mal dagegen die Organisation der Eizelle als die „*causa efficiens*“ angegeben haben, das eine Mal also einen äußeren, das andere Mal einen inneren Grund: man könnte uns weiterhin fragen, welche von den beiden Ursachen nun die „wirkliche Ursache“ sei. Auf diese Weise können sich zwei Disputanten

in einem der beiden Fälle, wie sie den Vergleich einrichten und die Entwicklung in beiden, bald den äußeren, bald den inneren Grund als den einzigen, bald als verschieden entgegenhalten, hier die Temperatur, dort die Temperatur der Eizellen.

Der scheinbare Widerspruch ist eben nur ein scheinbarer und nicht ein wesentlicher. Da jeder Entwicklungsprozeß seinem Wesen nach, wie oben schon angeführt wurde, auf inneren und äußeren, gleich notwendigen Ursachen beruht, so hat jede Veränderung, die an einer Antagonen tritt, stets in beiden ihren Grund und ist aus beiden zu erklären. Bei einer allgemeinen und erschöpfenden Untersuchung eines Entwicklungsprozesses ist es daher ebenso falsch, wenn ich die Ursache in das Ei, als wenn ich sie außerhalb desselben verlegen wollte, da der ganze oder volle Grund stets in beiden ruht. Anders liegt die Sache, wenn ich im konkreten, der Beurteilung vorliegenden Falle den einen oder den anderen Grund als eine für die Urteilsbildung nicht erforderliche Größe beiseite setzen kann. Die inneren Ursachen kommen nicht in Betracht, wenn ich den Grund für die Verschiedenheiten der bei ungleichen Temperaturen ungleich entwickelten Froscheier wissen will: denn ich mache hier mit Recht die auf anderen Erfahrungen beruhende Voraussetzung, daß die zum Versuch benutzten Froscheier ein gleichartiges Material mit durchaus gleichen Anfangseigenschaften ausmachen, und daß sie sich daher bei gleicher Temperatur auch gleich entwickelt haben würden. Folglich können die später zur Erscheinung kommenden Verschiedenheiten nur durch die ungleiche Erwärmung in die Eier hineingetragen sein.

Und umgekehrt kann ich in dem Experiment, in welchem Frosch- und Hühnereier bei gleicher Temperatur gezüchtet wurden, bei den sich zeigenden Verschiedenheiten den äußeren Grund unberücksichtigt lassen, weil die Versuchsbedingungen genau die gleichen sind: der Erklärungsgrund ist dann allein im Ei zu suchen.

#### Unterschiede zwischen Maschinenwesen und Organismus, zwischen Mechanischem und Organischem.

Bei der Erklärung der Reizwirkungen wurde zur Veranschaulichung häufig auf die Vorgänge verwiesen, wie sie in komplizierter gebauten Maschinen und mechanischen Kunstwerken (in einer Dampfmaschine, einem Mühlwerk, einer Uhr oder Spieldose) ablaufen. Da liegt es ziemlich nahe, sich die Frage vorzulegen, aus welchem Grunde man nicht auch bei der Maschine von Reiz, Reizwirkung und Reizbarkeit spricht.

In der Tat denkt man so wenig an eine derartige Gebrauchsweise der genannten Worte, sowohl im gewöhnlichen Leben als in der Wissenschaft, daß man, wo es geschähe, es sehr auffällig empfinden würde. SCHOPENHAUER nennt ja geradezu den Reiz als die das organische Leben beherrschende Form der Kausalität, und auch SACHS definiert in diesem Sinne ganz mit Recht das Wort Reizbarkeit „als die nur den lebenden Organismen eigentümliche Art, auf Einwirkungen, welche sie treffen, zu reagieren“.

Es muß dies doch wohl darin seinen Grund haben, daß zwischen der Konstruktion einer Maschine und den durch sie ermöglichten Wirkungen, wie zwischen der Organisation der lebenden Substanz und den durch sie ermöglichten Prozessen andererseits noch ein wesentlicher Unterschied besteht. Denselben hier in das rechte Licht zu setzen, scheint uns um so notwendiger, als in unseren Tagen ja mehrfach das



Bestreben zutage tritt, den Organismus als ein Maschinenwesen zu verstehen und das Organische als ein Mechanisches aus den einfachen Grundprinzipien der Mechanik zu erklären. Es soll aber jeder Anschein vermieden werden, als ob durch unsere Vergleiche mit Maschinen einer derartigen Auffassung gehuldigt würde; es soll im Gegenteil, wenn auch nur kurz und im allgemeinen, gezeigt werden, daß sehr wesentliche Unterschiede zwischen einem Organismus und einem Maschinenwesen bestehen.

Eine Maschine kann nur eine oder höchstens wenige bestimmte Vorrichtungen in einer Weise ausführen, die unabänderlich in ihrer bestimmten Konstruktion festgelegt ist. Ihre einzelnen Konstruktionsteile können sich nicht selbsttätig auswechseln, neue Kombinationen eingehen und sich für verschiedene Vorrichtungen, wechselnden Verhältnissen entsprechend, einstellen. Die Maschine kann daher nicht auf beliebige äußere Eingriffe in einer zweckentsprechenden, vielseitigen Weise reagieren. Der Organismus dagegen ist kraft seines Baues hierzu instande: wie denn schon die einfache Zelle als das Urbild eines Organismus gegen Wärme und Licht, sowie gegen alle Arten mechanischer und chemischer Einflüsse irritabel ist und durch sie zu den mannigfachsten Lebensäußerungen veranlaßt wird. In der Maschine entwickelt sich ein in ganz bestimmter Richtung gebundenes, im Organismus ein trotz der Gebundenheit viel freieres, vielseitigeres Spiel der Kräfte.

Der Unterschied läßt sich durch einen Vergleich anschaulicher machen. Maschinenwesen und Organismus verhalten sich wie eine für viele Melodien eingerichtete Spieldose und der lebendige, menschliche Kehlkopf mit dem zugehörigen Lungengebläse nebst Nerven- und Muskelapparat. Beide können viele Lieder hervorbringen, aber in wie grundverschiedener Weise! Bei der Spieldose ist je nach ihrer Konstruktion für jede Melodie entweder eine besondere, mit Stiften versehene Walze oder eine Scheibe mit Einschnitten erforderlich. Bei jeder Melodie muß jedesmal eine Walze oder Scheibe besonders eingestellt werden. Der Kehlkopf dagegen zeigt keine, für bestimmte Melodien fest vorgebildete Einrichtungen; er erzeugt die Töne willkürlich durch verschiedenartige, unter der Herrschaft von Willensimpulsen erfolgende Erschlaffung und Anspannung der Stimmbänder, wobei durch die Stimmritze die Luft bald stärker, bald schwächer in ebenfalls vielfach variiertes Weise hindurch gepreßt wird. Beherrscht vom Nervenapparat, vermag er die Töne in jeder beliebigen Kombination zu verbinden, was die Spieldose nicht kann, da in ihr die den Ton erzeugenden Stiften für jedes Lied immer in einer festen Anordnung gegeben sind. Der Sänger kann den Ton bald leise, bald stark singen, er kann Tempo und Rhythmus ändern und überhaupt Effekte durch die verschiedenartigsten Kunstmittel erzielen, durch welche in eine Melodie, wie man sich ausdrückt, erst Seele hineingelegt wird. Die Spieldose verfügt nicht frei über die Mittel zur Hervorbringung, Kombination und Modulation der Töne, über Rhythmus, Stärke und Ausdruck der Melodie, wie es einzig und allein nur der Organismus vermag.

Hierzu kommt ein zweiter Unterschied. Wenn durch einen Reiz der Organismus eine Veränderung erfahren, eine Drüse z. B. das in ihr zur Abscheidung vorbereitete Sekret abgesondert hat, oder der Muskel durch längere Tätigkeit in seiner Struktur alteriert und ermüdet

Die willkürliche Tätigkeit des Vermögens, nach einiger Zeit der Ruhe wieder zum ursprünglichen Zustand zurückzukehren, so daß nun derselbe wieder die Ursache einer zu gleicher Veränderung fähige Substanz vorfindet. Die Uterus speichert wieder Sekret in sich auf, der vom Blut durch die Arterien-Muskeln erholt sich wieder von seiner Ermüdung und ist im Stande, wieder genau dieselben Leistungen wie früher hervorzubringen. Eine Maschine dagegen besitzt nicht in ihrer Konstruktion die Mittel, schadhafte gewordene Konstruktionsteile auszuschalten und gegen neue einzuwechseln, sie, wenn es nötig ist, mit Öl zu schmieren, Staub und andere Schädlichkeiten zu entfernen, die als Betriebskraft verwendbaren chemischen Stoffe nach Erfordernis von außen selbsttätig zu beziehen und an die geeigneten Verbrauchsstellen zu befördern. Die Maschine braucht daher einen Menschen als Betriebsleiter, der sie mit allem, was sie sich nicht beschaffen kann, versorgt.

Wenn schon in all diesen Beziehungen ein ungeheurer Gegensatz im Wesen der Maschine und des Organismus besteht, so wird er doch noch erheblich vergrößert durch einen dritten Unterschied, der im Vermögen des Zellorganismus gegeben ist, sich in zwei oder mehr Tochterorganismen durch Fortpflanzung zu vermehren. Zunächst wenigstens ist es nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen eine ungeheuerliche Vorstellung, eine Maschine zu konstruieren, die durch Vervielfältigung ihrer Maschinenteile instande sein könnte, sich in zwei Maschinen zu teilen.

Aus allen diesen Gründen bezeichnet man mit richtigem Takt auch die vollkommenste und in Tätigkeit gesetzte Maschine doch nie als ein lebendiges Wesen, sondern reserviert die Eigenschaft des Lebens nur dem Organismus; und deswegen spricht man auch nur beim Organismus von Reizbarkeit, von Reizursachen und Reizwirkungen. Deswegen ist es aber auch ein ganz verfehltes Bestreben, sich einzubilden, nach den Prinzipien der Mechanik einen Organismus begreifen zu können.

In einer Maschine lassen sich in der Tat die auf ihrer Konstruktion beruhenden Wirkungen aus den im Zusammenhang erfolgenden Bewegungen von Walzen, Rädern, Hebeln und anderen Konstruktionsteilen nach einfach mechanischen Prinzipien erklären und berechnen. Im Organismus dagegen beruhen seine Wirkungen vorzugsweise auf den chemischen Prozessen seiner außerordentlich zahlreichen und verschiedenartigen chemischen Bestandteile, gehören also dem Gebiet der Chemie an, das zurzeit weit entfernt ist, einen Bestandteil der Mechanik auszumachen. Während in der Maschine die Wirkungen durch die Konstruktion der fest verbundenen Teile, die sich nicht gegeneinander selbständig auswechseln können, unabänderlich festgelegt sind, können in einem Organismus, weil in ihm chemische Kräfte die Herrschaft führen, die Strukturteile seines Baues sich verändern in mannigfacher Weise; es können sich unter den zahlreichen organischen Stoffen einzelne durch wechselnde Wahlverwandschaften ohne Zerstörung des Organismus umsetzen. So kann sich auf der prinzipiell verschiedenen Grundlage das freiere Spiel der Kräfte entfalten, welches allem Maschinenwesen durchaus fremd ist.

„Nur das Leben besitzt eine systematisierte Verwendung chemischer Prozesse und unterscheidet sich dadurch auch nach anderer Seite hin von allen bisherigen Hervorbringungen unserer menschlichen Technik“ (Lotze).

## SIEBENTES KAPITEL.

### IIIb. Untersuchung der einzelnen Reizarten.

Ob ein Protoplastkörper reizbar ist und auf Veränderungen seiner Umgebung reagiert, sind wir gewöhnlich nicht imstande, gleich zu erkennen. Die meisten Reizwirkungen bleiben uns verborgen oder werden uns erst nach Ablauf einer längeren Zeit wahrnehmbar, z. B. solche, die in chemischen Vorgängen bestehen und entweder zur Absonderung neugebildeter Sekrete oder zur Differenzierung organisierter Produkte oder zur Vermehrung der Zelle durch Teilung führen. Am deutlichsten und am raschesten sichtbar wird uns die Reaktion in den Fällen, in denen das Protoplasma durch auffällige Veränderungen seiner Form oder durch Bewegungen den Reiz beantwortet. Aber wie schon hervorgehoben wurde, ist dies nur ein beschränktes, kleines Gebiet der Reizwirkung, wenn auch für den Forscher das wichtigste, weil hier die Untersuchung angreifen kann. Infolgedessen werden wir denn auch im folgenden hauptsächlich zu untersuchen haben, wie das Protoplasma auf die oben (S. 155) angeführten fünf Gruppen von Reizursachen durch Bewegungen antwortet. Dieser Umstand hat auch die Veranlassung gegeben, bei der Besprechung der Lebenseigenschaften der Elementarorganismen die Kontraktilität vor der Reizbarkeit zu betrachten.

Am frühesten und eingehendsten haben sich die Botaniker mit dem Studium der Bewegungen beschäftigt, mit welchen die pflanzliche Zelle auf die verschiedenen Reizarten antwortet. Sie haben auch die auf diesem Gebiete herrschende wissenschaftliche Terminologie ausgebildet; sie bezeichnen gewöhnlich die Bewegungen, je nachdem sie an fest-sitzenden oder an freibeweglichen Pflanzenzellen hervorgerufen werden, als tropistische und taktische oder als Tropismus und Taxis. Es lassen sich dann weiter so viele Arten von Tropismus und Taxis unterscheiden, als es verschiedene Reizqualitäten gibt, wie Licht, Temperatur, Schwerkraft, galvanischen Strom, chemische Substanzen usw., und sie lassen sich in der wissenschaftlichen Nomenklatur mit einem einzigen Wort in der Weise kurz ausdrücken, daß man ein die Reizart charakterisierendes Wort mit den Worten Tropismus und Taxis verbindet. In dieser Weise bezeichnet man dann die durch Lichtreize hervorgerufene Bewegung festsitzender oder freibeweglicher Organismen als Heliotropismus und Heliotaxis oder gebraucht dafür die synonymen Bezeichnungen Phototropismus und Phototaxis. Dementsprechend sind zur Bezeichnung chemischer, thermischer, galvanischer Reizbewegungen usw. die Worte Chemotropismus und Chemotaxis, Thermotropismus und Thermotaxis,

Galvanotropismus und Galvanotaxis und noch manche andere Termini technici gebildet worden.

In der tierischen Biologie ist es vielleicht überflüssig, eine besondere Unterscheidung zwischen Tropismus und Taxis zu machen. PFEFFER selbst, der das Wort Taxis eingeführt hat, bemerkt in seinem Handbuch der Physiologie (I 1904, S. 547), „daß es naturgemäß keine scharfe Grenze zwischen Tropismus und Taxis gibt und daß es für das Wesen dieser Reizvorgänge gleichgültig ist, ob man die Unterscheidung von Tropismus und Taxis akzeptiert oder verwirft“. „Der Mensch“, bemerkt er beispielsweise, „führt eine phototropische oder phototaktische Bewegung aus, je nachdem er nach der Lichtquelle hinwandert oder, ohne den Platz zu verlassen, sich nach dem Lichte hinbeugt.“ PFEFFER hat daher selbst auch in seinem Handbuch der Physiologie das Wort „Tropismus“, wie er hervorhebt, häufig in genereller Bedeutung gebraucht, was auch zuweilen in den folgenden Abschnitten geschehen wird.

Das Studium der Reizarten ist nicht nur ein sehr ausgedehntes, sondern auch ein schwieriges und besonders interessantes Forschungsgebiet. Die Wirkung der Reize ist ein recht verwickeltes Phänomen. Denn wenn Reize in verschiedener, allmählich steigender Stärke auf die Zelle einwirken, so konnten bei ihrem Studium von PFEFFER und anderen Forschern ähnliche Beziehungen nachgewiesen werden, wie sie für die Sinneswahrnehmungen des Menschen durch das WEBER-FECHNERSche Gesetz festgestellt worden sind. „Während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt, wächst die Empfindung oder die Reaktion in arithmetischer Progression“, oder wie man auch sagen kann: „proportional dem Logarithmus des Reizes“. Durch einen vorausgegangenen Reiz wird die Empfindlichkeit für einen bald nachfolgenden abgestumpft. Besonders ist dies der Fall, wenn sich eine Zelle unter der Wirkung eines Reizes in bestimmter Stärke, z. B. von Wärme, Licht, chemischen Agentien usw. längere Zeit befindet. Es wird hierdurch ihre Stimmung gegenüber dem Reize verändert. Damit jetzt dasselbe Agens als neuer Reiz empfunden werden kann, muß seine Intensität einen absolut größeren Zuwachs als bei der vorausgegangenen Reizung erfahren haben. Denn es ist nach der Ausdrucksweise von HERBART der Schwellenwert des Reizes ein absolut größerer geworden. Unter Schwellenwert aber versteht man eine gewisse untere Grenze, welche die Stärke eines Reizes überschreiten muß, um überhaupt Empfindung hervorrufen zu können.

Durch Beispiele wird im folgenden das WEBER-FECHNERSche Gesetz noch besser, als es eine allgemeine Formulierung vermag, dem Verständnis näher gebracht werden.

## I. Thermische Reize.

### a) Bei gleichmäßiger Einwirkung auf die Zellen.

Eine der wesentlichsten Bedingungen für die Lebenstätigkeit des Protoplasmas ist die Temperatur der Umgebung. Es gibt eine obere und eine untere Grenze derselben, deren Überschreitung in allen Fällen den sofortigen Tod des Protoplasmas zur Folge hat. Die Grenze ist allerdings nicht immer ein und dieselbe für alle Protoplasmakörper. Einige vermögen besser als andere extremere Temperaturgrade zu vertragen.

Das Maximum der Wärme bewegt sich gewöhnlich für tierische und pflanzliche Zellen um  $40^{\circ}$  C herum. Schon eine Einwirkung von wenigen Minuten genügt, um im Protoplasma Verquellungen und Gerinnungen und dadurch eine Zerstörung der reizbaren Struktur und des Lebens überhaupt hervorzurufen. Amöben, in Wasser von  $40^{\circ}$  C gebracht, sterben sofort ab, indem sie ihre Pseudopodien einziehen und „sich in eine kugelförmige, scharf und doppelt konturierte Blase umwandeln, welche einen großen, trüben in durchfallendem Licht bräunlich aussehenden Klumpen einschließt“ (KÜHNE VII 1864). Die gleiche Temperatur hat, wie man sich kurz ausdrückt, den „Wärmethod“ bei *Aethalium septicum* unter eintretender Koagulation zur Folge. Für *Actinophrys* dagegen liegt die Grenze, wo augenblicklicher Tod eintritt, bei  $45^{\circ}$  und für Zellen von *Tradescantia* und *Vallisneria* erst bei  $47$ — $48^{\circ}$  C (MAX SCHULTZE I 1863).

Auf viel höhere Temperaturen ist das Protoplasma bei einzelnen Organismen angepaßt, die in heißen Quellen vegetieren. Im Karlsbader Sprudel fand COHN *Leptothrix* und *Oscillarien* bei  $53^{\circ}$  C, und EHRENBURG beobachtete ebenso Algenfilze in warmen Quellen von Ischia. Aber auch damit ist die oberste Temperaturgrenze, bei welcher sich lebende Substanz eine Zeitlang zu erhalten vermag, noch nicht erreicht. Denn endogene Sporen von Bazillen, welche außerordentlich derbe Hüllen besitzen, bleiben keimfähig, wenn sie vorübergehend in Flüssigkeit auf  $100^{\circ}$  erhitzt werden; manche ertragen  $105^{\circ}$ — $130^{\circ}$  (DE BARY VII 1885, S. 41). Trockene Hitze von  $140^{\circ}$  vernichtet mit Sicherheit alles Leben erst bei dreistündiger Einwirkung.

Viel schwieriger als die obere ist die untere Temperaturgrenze, durch welche unmittelbar der „Kältethod“ herbeigeführt wird, zu bestimmen. Im allgemeinen wirken Temperaturen unter  $0^{\circ}$  weniger schädlich auf das Protoplasma ein als hohe Temperaturen. Bei Echinodermeneiern, die sich in den Vorstadien zur Teilung befinden, wird zwar der Teilungsprozeß momentan unterbrochen, wenn sie in eine Kältemischung von  $-2$  bis  $-3^{\circ}$  C gebracht werden (HERTWIG VII 1890), er spielt sich aber in normaler Weise weiter ab, wenn man nach viertelstündiger Dauer der Abkühlung die Eier langsam wieder erwärmt. Ja selbst bei zweistündiger Abkühlung erfährt ein großer Teil der Eier keine andauernde Schädigung. Pflanzenzellen können gefrieren, so daß sich Eiskristalle im Zellsaft bilden, und zeigen, wenn sie allmählich aufgetaut werden, wieder das Phänomen der Protoplasmaströmung (KÜHNE VII 1864).

Durch das plötzliche Gefrieren treten im Protoplasma von Pflanzenzellen erhebliche Formveränderungen ein, werden aber beim Auftauen wieder rückgängig gemacht. Als KÜHNE (VII 1864) *Tradescantiazellen* in einer Kältemischung von  $-14^{\circ}$  C etwas länger als 5 Minuten gefrieren ließ, fand er bei Untersuchung im Wassertropfen an Stelle des normalen Protoplasmanetzes eine große Zahl gesonderter, runder Tropfen und Klümpchen. Diese begannen aber schon nach wenigen Sekunden eine lebhafte Bewegung zu zeigen, nach einigen Minuten sich zu verbinden und bald wieder in ein Netzwerk mit lebhafter Strömung überzugehen. Einen zweiten Versuch beschreibt KÜHNE in folgender Weise: „Legt man ein Präparat mit *Tradescantiazellen* mindestens während einer Stunde in einen mit Eis auf  $0^{\circ}$  abgekühlten Raum, so zeigt ihr Protoplasma bereits eine Neigung zum Zerfallen in einzelne Tröpfchen. Wo

noch ein Netzwerk existiert, ist es aus außerordentlich feinen Fäden gebildet, die nur stellenweise mit größeren Kugeln und Tropfen besetzt sind. Viele freie Kugeln befinden sich unabhängig davon in der Zellflüssigkeit, wo sie unter lebhaften, zuckenden Bewegungen, ohne erziehbige Ortsbewegungen zu machen, sich um ihre Achse drehen. Wenige Minuten später vereinigen sich jedoch diese freien Kugeln mit den feinen Fäden oder verschmelzen mit anderen daran hängenden Kugeln, bis das Bild des fließenden Protoplasmanetzes völlig wiederhergestellt ist.“

Bei den Pflanzen ist im allgemeinen die Widerstandskraft gegen Kälte um so größer, je wasserärmer die Zellen sind: lufttrockene Samen und Winterknospen, deren Zellen fast rein protoplasmatisch sind, können sehr hohe Kältegrade ertragen, während junge Blätter mit ihren saftigen Zellen schon bei Nachtfrösten absterben. Doch auch die verschiedene spezifische Organisation der einzelnen Pflanzen, resp. ihrer Zellen, bedingt eine sehr ungleiche Widerstandskraft gegen Kälte, wie die tägliche Erfahrung lehrt (SACHS I 1865).

Mikroorganismen können außerordentlich hohe Kältegrade aushalten. Wie FRISCH fand, wird die Entwicklungsfähigkeit von *Bacillus anthracis* sowohl von Sporen als auch von vegetativen Zellen nicht beeinträchtigt, wenn sie bei  $-100^{\circ}$  C in Flüssigkeit eingefroren und nachher wieder aufgetaut werden. Manche Bakterien vertragen sogar eine Kälte von  $-200^{\circ}$  bis  $-250^{\circ}$  C (PICTET).

Noch ehe die oben für einzelne Fälle näher angegebenen, extremen Temperaturgrenzen erreicht werden, welche den unmittelbaren Wärme- oder Kältetod des Protoplasmas zur Folge haben, tritt schon zuvor eine Erscheinung ein, welche man als Wärmestarre und als Kältestarre bezeichnet. Man versteht darunter einen Zustand des Protoplasmas, in welchem die Eigenschaften, in denen sich sein Leben betätigt, namentlich alle Bewegungserscheinungen, aufgehoben sind, solange eine bestimmte Temperatur einwirkt, aber bei geeigneter Veränderung derselben nach einer Periode der Erholung wiederkehren. Die Kältestarre stellt sich gewöhnlich bei Temperaturen ein, die sich um  $0^{\circ}$  herum bewegen; die Wärmestarre erfolgt einige Grade tiefer als das Wärmemaximum beträgt, bei welchem das Protoplasma sofort absterbt. In beiden Fällen verlangsamt sich die Protoplasmaabewegung mehr und mehr und hört bald ganz auf. Amöben, Rhizopoden, weiße Blutkörperchen ziehen ihre Ausläufer ein und wandeln sich in kugelige Klümpchen um. Pflanzenzellen gewinnen häufig das oben schon mit den Worten von KÜHNE beschriebene Aussehen. Langsame Erhöhung der Temperatur bei Kältestarre, Erniedrigung derselben bei Wärmestarre läßt die Lebenserscheinungen zur Norm zurückkehren. Hält freilich der Starrezustand lange Zeit an, so kann er zum Tode führen, und zwar wird durchgängig Kältestarre viel länger und besser als Wärmestarre vertragen. Beim Absterben gerinnt und trübt sich das Protoplasma und beginnt unter Quellungserscheinungen zu zerfallen.

Zwischen Kälte- und Wärmestarre liegt ein Gebiet, in welchem sich je nach der Höhe der Temperatur die Lebensprozesse mit ungleicher Intensität abspielen. Namentlich die Bewegungen nehmen bei Steigerung der Wärme bis zu einem Maximum zu. Dieses aber fällt mit einem bestimmten Temperaturgrad zusammen, der als Temperatur-optimum bezeichnet wird und immer mehrere Grad unter der Temperaturgrenze liegt, bei welcher die Wärmestarre erfolgt. Wenn die

Erwärmung noch über das Temperaturoptimum hinaus wächst, so hat sie eine immer mehr zunehmende Verlangsamung der Protoplasma-bewegung zur Folge, bis endlich der Punkt erreicht ist, an welchem der Starrezustand einsetzt.

Ein wichtiges Objekt, an welchem man den Einfluß der Erwärmung studiert hat, sind die weißen Blutkörperchen; hierbei bedient man sich am besten des heizbaren Objektisches von MAX SCHULTZE oder des SACHSschen Wärmekastens. In frisch entleerten Blutstropfen zeigen die Leukozyten kugelige Gestalt und sind bewegungslos; unter den entsprechenden Vorsichtsmaßregeln erwärmt, beginnen sie Pseudopodien auszustrecken und sich fortzubewegen; ihre Formveränderung wird um so lebhafter, je mehr die Temperatur bis zu dem jeweiligen Optimum zunimmt. Bei Myxomyceten, Rhizopoden und Pflanzenzellen äußert sich die Zunahme der Erwärmung in einer Beschleunigung der Körnchenströmung. So legen nach Messungen von MAX SCHULTZE (I 1863) die Körnchen bei den Haarzellen von *Urtica* und *Tradescantia* bei gewöhnlicher Temperatur einen Weg von 0,004—0,005 mm in der Sekunde zurück, bei Erwärmung bis auf 35° C einen Weg von 0,009 mm in der Sekunde. Bei *Vallisneria* ließ sich die Zirkulation bis 0,015 mm und bei einer Charaart sogar bis 0,04 mm in der Sekunde beschleunigen. Zwischen langsamer und beschleunigter Bewegung kann die Differenz so groß sein, daß im ersten Falle die Länge eines Fußes etwa in 50 Stunden, im zweiten Falle in  $\frac{1}{2}$  Stunde durchlaufen wird.

NÄGELI (V 1860) hat für die Geschwindigkeitszunahme der Körnchenströmung in den Zellen von *Nitella* bei Zunahme der Temperatur folgende Werte erhalten: Um einen Weg von 0,1 mm zurückzulegen, brauchte die Plasmaströmung 60 Sekunden bei 1° C, 24 Sekunden bei 5° C, 8 Sekunden bei 10° C, 5 Sekunden bei 15° C, 3,6 Sekunden bei 20° C, 2,4 Sekunden bei 26° C, 1,5 Sekunden bei 31° C, 0,65 Sekunden bei 37° C. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß „die Zunahme der Geschwindigkeit für jeden folgenden Grad einen kleineren Wert darstellt“ (NÄGELI, VELTEN).

In gleicher Weise wie die Protoplasma-bewegung ist auch die Schnelligkeit in der Pulsation der kontraktilen Vakuolen, die auf S. 149 besprochen wurde, von der Temperatur abhängig. Bei ein und derselben Temperatur ist das Zeitintervall zwischen zwei Entleerungen ein sehr gleichmäßiges, verändert sich aber sehr bei Erhöhung oder Erniedrigung derselben (ROSSBACH [V 1874], MAUPAS). Während bei *Euplotes Charon* das Zeitintervall zwischen zwei Kontraktionen bei gewöhnlicher Temperatur 61 Sekunden beträgt, ist es bei 30° C auf 23 Sekunden gesunken (ROSSBACH). Die Frequenz der Kontraktionen hat sich demnach fast verdreifacht. Ebenso wird Flimmer- und Geißelbewegung durch Wärme beschleunigt, durch Abkühlung verlangsamt.

Bemerkenswert ist endlich noch das Verhalten der Protoplasma-körper gegen plötzliche, größere Temperaturschwankungen und zweitens gegen einseitige oder ungleiche Erwärmung.

Die Temperaturschwankungen können entweder positive oder negative sein, d. h. sie können auf einer Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur beruhen; die Folge eines solchen größeren, thermischen Reizes ist vorübergehender Stillstand der Bewegung. Nach einiger Zeit der Ruhe kehrt aber die Bewegung wieder und nimmt dann die der Temperatur entsprechende Geschwindigkeit an. (DUTROCHET, HOFMEISTER,

DE VRIES). VELTEN (VII 1876) bestreitet die Richtigkeit dieser Beobachtungen. Nach seinen Experimenten rufen Temperaturschwankungen innerhalb der Grenzwerte weder eine Sistierung noch eine Verlangsamung der Protoplasmabewegung hervor, sondern es wird sofort die der betreffenden Temperatur zukommende Geschwindigkeit herbeigeführt.

Überhaupt wird durch das Maß der Temperatur der ganze Lebensprozeß der Zelle, die chemische Arbeit, die in einer bestimmten Zeiteinheit von ihr geleistet wird, der Stoffansatz und -umsatz, infolgedessen das Wachstum und die Teilung der Zelle beeinflußt. Mit großer Genauigkeit läßt sich dies nachweisen, wenn man befruchtete Eizellen sich bei verschiedenen Graden entwickeln läßt, wie O. HERTWIG (VII 1898 l. c.) eine derartige Versuchsreihe an den Eiern von *Rana fusca* und *Rana esculenta* ausgeführt hat. Von einem bestimmten Optimum an nimmt auch die Teilungsgeschwindigkeit des Eies mit jedem Grad, mit welchem die Temperatur abnimmt, proportional ab. So tritt bei Froscheiern, die sich bei 24° entwickeln, die erste Teilung nach 2 Stunden 10 Minuten, die zweite Teilung nach 2 Stunden 40 Minuten und die dritte Teilung nach 3 Stunden 25 Minuten auf, bei welchen Angaben die Zeit immer von der Vornahme der Befruchtung an gerechnet ist. Bei einer Temperatur von 15° dagegen schicken sich die Eier zur ersten Teilung erst nach 3 Stunden, zur zweiten Teilung nach 4 Stunden 10 Minuten und zur dritten Teilung nach 5 Stunden 35 Minuten an. Hier ist also im Vergleich zu den bei 24° erhaltenen Werten die erste Teilung um 50, die zweite um 90 und die dritte um 130 Minuten später als die ihr entsprechende Teilung bei höherer Temperatur eingetreten.

In noch beträchtlich rascherem Tempo nimmt die Geschwindigkeit des Entwicklungsprozesses innerhalb der niederen Temperatur von 7° bis 2° ab. Denn bei 5° wird die erste Furche nach 9 Stunden 15 Minuten, die zweite nach 14 Stunden 50 Minuten und die dritte nach 18 Stunden 25 Minuten bemerkbar. — Bei 3° ist der Prozeß noch in viel erheblicherem Maße verlangsamt. Denn wir erhalten für die erste, zweite und dritte Teilung die Werte: 12 Stunden, 18 Stunden 15 Minuten, 26 Stunden. Bei 3° Wärme hat die Entwicklung bis zur dritten Teilung 7 mal mehr Zeit erfordert als bei 24°.

Indem durch die Wärme der Teilungsrhythmus der Zellen in so hohem Maße beeinflußt wird, entstehen je nach der beschleunigten Vermehrung der Zellen die allergrößten Entwicklungsdifferenzen zwischen Embryonen, die ihre Entwicklung gleichzeitig, aber bei verschiedenen Temperaturen begonnen haben.

Durch eine systematisch durchgeführte Untersuchung hat O. HERTWIG für die Eier von *Rana fusca* und *Rana esculenta* nachweisen können, wie ein bestimmtes Stadium der Entwicklung für jeden Temperaturgrad eine verschiedene, genau normierte Zeitdauer zu seiner Vollendung gebraucht, und wie infolgedessen durch Erhöhung und Erniedrigung der Temperatur die allergrößten Entwicklungsdifferenzen hervorgerufen werden können.

Zur Veranschaulichung der Verhältnisse diene Fig. 127. Sie zeigt uns vier Froscheier, die seit der Vornahme der künstlich ausgeführten Befruchtung genau drei Tage alt, dabei aber in ihrer Entwicklung sehr ungleich weit vorgerückt sind. Denn das erste Ei hat eben die Gastrulation beendet, das zweite hat die Medullarplatte entwickelt, deren Ränder sich als Medullarwülste über die Oberfläche deutlich zu erheben be-



ginnen. Das dritte hat sich schon zur Länge von 5 mm gestreckt. Hinten ist das Schwanzende, vorn der Kopf abgesetzt, an welchem sich die Haftnäpfe bereits angelegt haben und die Kiemen als kleine Höcker hervorsprossen. Der vierte Embryo hat im Vergleich zum dritten eine Längenzunahme von 2,5 mm erfahren, ist also 7,5 mm lang geworden. Die Kiemenhöcker sind zu ansehnlichen Büscheln ausgewachsen; der 3,5 mm lange Ruderschwanz hat sich in einen aus Chorda, Rückenmark und vielen Muskelsegmenten zusammengesetzten Achsenteil und in einen dünnen, durchsichtigen Flossensaum gesondert.

Die erheblichen Differenzen in der Entwicklung der vier Eier sind einzig und allein dadurch hervorgerufen worden, daß das erste sich bei einer konstanten Wassertemperatur von 10° C, das zweite bei 15° C, das dritte bei 20° C und das vierte bei 24° C entwickelt hat. Um das Stadium, welches bei 24° C schon am Ende des dritten Tages eintritt, zu erreichen, braucht das Ei von *Rana fusca* bei 10° C 13—14 Tage, bei 15° C 7 Tage, bei 20° C 4 Tage. — Ein entsprechendes Verhalten hat dann später PETER (VII 1905) im Anschluß an meine Fröscheversuche bei Seeigeleiern festgestellt, indem er mehrere Portionen derselben sich bei verschiedenen Temperaturgraden längere Zeit entwickeln ließ.

Wenn ich oben hervorhob, daß durch die Temperatur besonders die chemische Arbeit in der Zelle beeinflußt wird, so läßt sich dieser Ausspruch in unserem Beispiel noch etwas genauer präzisieren. Beim Wachstum und bei der Teilung der Zellen erfährt die Kernsubstanz, besonders ihr Chromatin, wie später beim Studium der Karyokinese noch festgestellt werden wird, eine ganz gesetzmäßige Zunahme, und zwar vermehrt sie sich beim Furchungsprozeß und in der weiteren Entwicklung in geometrischer Progression mit dem Quotienten 2. An diesem Punkte scheint sich nun, wie O. HERTWIG schon 1898 geltend machte, die am Froschei durchgeführte zahlenmäßige Feststellung einer Proportion zwischen der zunehmenden Geschwindigkeit der Zellteilung und der Entwicklung der Embryonen auf der einen Seite und der zunehmenden

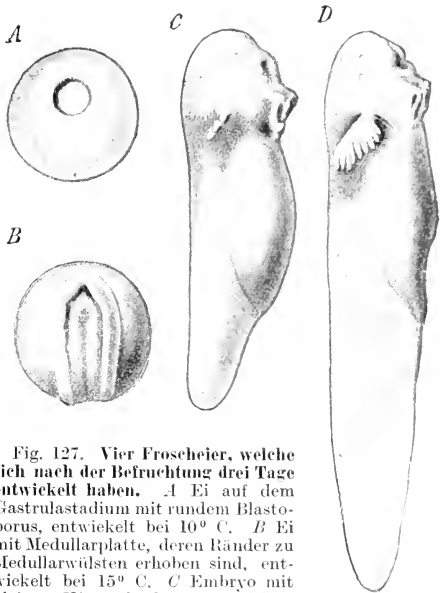


Fig. 127. Vier Froscheier, welche sich nach der Befruchtung drei Tage entwickelt haben. A Ei auf dem Gastrulastadium mit rundem Blastoporus, entwickelt bei 10° C. B Ei mit Medullarplatte, deren Ränder zu Medullarwülsten erhoben sind, entwickelt bei 15° C. C Embryo mit kleinen Kiemenhöckern, entwickelt bei 20° C. D Embryo mit Kiemenbüscheln und langem Ruderschwanz, entwickelt bei 24° C.

Steigerung der Temperatur auf der anderen die Möglichkeit zu bieten, diesen biologischen Vorgang an ein von VAN'T HOFF entdecktes chemisch-physikalisches Gesetz anzuknüpfen. VAN'T HOFF und ERNST COHEN haben nämlich in ihren Studien zur chemischen Dynamik, besonders in dem Abschnitte „Einfluß der Temperatur auf die chemische Reaktion“ nachgewiesen, daß Temperaturunterschiede auf die Reaktionsgeschwindigkeit chemischer Vorgänge einen gesetzmäßigen Einfluß ausüben; sie haben denselben in die mathematische Formel gebracht: Die Geschwindigkeit chemischer Prozesse steigt um das Zwei- bis Dreifache mit der Zunahme der Temperatur. Hierauf gestützt, suchte O. HERTWIG auch die Beschleunigung der Entwicklung tierischer Eier bei höheren Temperaturen in erster Linie daraus zu erklären, daß die komplizierten Nukleinverbindungen usw. im chemischen Laboratorium der Zelle in einer gewissen Proportion zum Wärmegrad schneller gebildet werden, während bei Abnahme der Temperatur die chemische Arbeit verlangsamt und schließlich ganz zum Stillstand gebracht wird. Natürlich werden außer der Nukleinbildung gleichzeitig auch noch andere chemische Prozesse und andere Vorgänge, die wohl allerdings minder wichtig sind, an dem Zustandekommen des Gesamtergebnisses nebenher mitwirken. Später haben die Chemiker COHEN (VII 1901) und ABEGG sich HERTWIGS Ansicht angeschlossen. Als sie die von ihm beim Frosch und die von PETER beim Seeigel ermittelten Zahlenwerte berechneten, fanden sie dieselben in Übereinstimmung mit dem Gesetz von VAN'T HOFF.

b) Die Temperatur als Richtungsreiz (Thermotaxis). Wenn Wärme als Reiz von einem bestimmten Punkte aus einseitig auf frei bewegliche Zellen einwirkt, kann sie dieselben zu Bewegungen veranlassen, die in einer Richtung und nach einem bestimmten Ziel, nach der Wärmequelle, hingelichtet sind und so Erscheinungen hervorrufen, die nach den oben auseinandergesetzten Nomenklaturregeln als Thermotaxis (Thermotropismus) bezeichnet werden. Auf diesem Gebiete hat STAHL (VII 1884) sehr interessante Versuche an den Plasmodien von Myxomyceeten angestellt. Wenn an solchen, während sie sich netzartig auf einer Unterlage ausgebreitet haben, nur ein Teil abgekühlt wird, so wandert das Protoplasma aus dem abgekühlten Teil allmählich in den wärmeren hinüber; der eine Teil des Netzes schrumpft ein, der andere schwillt an. Man kann den Versuch in der Weise vornehmen, daß man zwei Bechergläser dicht nebeneinander stellt und das eine mit Wasser von 7°, das andere mit Wasser von 30° Wärme füllt und über ihre sich berührenden Ränder einen nassen Papierstreifen, auf welchem sich ein Plasmodium ausgebreitet hat, in der Weise legt, daß das eine Ende in das kühlere, das andere in das wärmere, auf konstanter Temperatur gehaltene Wasser taucht. Nach einiger Zeit ist das Plasmodium durch zweckentprechendes Einziehen und Ausstrecken seiner Protoplasmafäden nach dem ihm zusagenden wärmeren Medium hinübergekrochen.

In dieser Weise können freilebende Protoplasmakörper Bewegungen ausführen, die den Stempel des Zweckmäßigen an sich tragen, weil sie zugleich zur Erhaltung des Organismus dienen. Die Lohblüte wandert im Herbst infolge der Abkühlung der Luft mehrere Fuß tief in die wärmeren Schichten des Lohhaufens hinein, um dort zu überwintern.

Im Frühjahr erfolgt dann wieder bei eingetretener Erhöhung der Lufttemperatur die Bewegung in entgegengesetzter Richtung nach den nun wieder mehr erwärmten, oberflächlichen Schichten.

## II. Lichtreize.

Wie die Wärme ist auch das Licht eine Quelle intensiver Reize für tierisches und pflanzliches Protoplasma. Es beeinflußt mehr oder minder alle Seiten der Lebenstätigkeit der Zelle, nicht nur den Stoffwechsel und die chemischen Prozesse, sondern auch indirekt, vielleicht auch direkt ihre Teilbarkeit und ihr Fortpflanzungsvermögen, endlich die Bewegungen. — Auch auf diesem Gebiet ist die pflanzliche Zelle für Untersuchungen weitaus am geeignetsten; botanische Forscher haben daher nicht nur die zahlreichsten Arbeiten über Lichtwirkung geliefert, sondern auch die meisten interessanten Ergebnisse zutage gefördert. Wie im Abschnitt über die Temperatur, sind die Erscheinungen am besten in zwei Gruppen zu besprechen, je nachdem das Licht gleichmäßig in mehr diffuser Weise die Lebenstätigkeit der Zelle beeinflußt oder zugleich als Richtungsreiz orientierend auf ihre Bewegungen einwirkt.

### a) Bei gleichmäßiger Einwirkung auf die Zellen.

Das schönste und am besten studierte Beispiel von dem Einfluß des Lichtes auf den Ablauf bestimmter chemischer Prozesse in der Zelle bietet die Kohlensäureassimilation und die Bildung von Stärke von seiten der Pflanze. Da sie schon eingehender an anderer Stelle (S. 70 bis 73) besprochen wurde, sei auf diese verwiesen, desgleichen auf S. 100 bis 104.

Zuweilen läßt sich die Wirkung des Lichtes an rasch eintretenden Bewegungen und Formveränderungen der Zelle erkennen.

*Pelomyxa palustris*, ein amöbenartiger Organismus, der im Schlamm von Teichen lebt, führt im Schatten durch Einziehen und Ausstrecken breiter Pseudopodien lebhaft Bewegungen aus. Wenn sie von einem mäßig starken Lichtstrahl getroffen wird, zieht sie plötzlich alle Pseudopodien ein und wandelt sich zu einem kugeligen Körper um. Erst nach einer Zeit der Ruhe kehrt im Schatten allmählich die amöboide Bewegung wieder. „Wenn dagegen das Dunkel ganz allmählich (etwa innerhalb  $\frac{1}{4}$  Stunde) durch Tageslicht wachsender Helligkeit vertrieben wird, bleibt die Reizwirkung aus, ebenso wenn nach längerer Beleuchtung plötzlich verdunkelt wird“ (ENGELMANN VII 1879). Ein vollkommen entgegengesetztes Verhalten als *Pelomyxa* zeigen andere niederste Organismen. Eine Bakterienart, die sich mit einem Geißelfaden lebhaft fortbewegt, hat wegen ihres Verhaltens zum Licht und gegenüber den besonders wirksamen Strahlen von Orange und Ultrarot den Namen *Bacterium photometricum* von ENGELMANN erhalten. Im Dunkeln still liegend, führt es tumultuarische Bewegungen im Wassertropfen aus, sowie es plötzlich belichtet wird. — Eine ähnliche große Empfindlichkeit gegen Beleuchtung zeigt eine Infusorienart, *Pleuronema chrysalis*, die durch rasches Aufschmelzen langer Wimpern sprunghafte Bewegungen bei plötzlichem Lichteinfall ausführt (VERWORN).

Sehr lebhaft reagieren auf Licht die sternförmigen Pigmentzellen vieler Wirbellosen und Wirbeltiere, welche in der Literatur unter dem

Namen der Chromatophoren (BRÜCKE VII 1854, POUCHET VII 1874) bekannt und die Ursache für den oft augenfälligen Farbenwechsel vieler Fische, Amphibien, Reptilien und Cephalopoden sind. Im Licht nimmt z. B. die Haut der Frösche eine hellere Färbung an. Es rührt dies daher, daß schwarze Pigmentzellen, die sich mit reichlich verzweigten Ästen in der Lederhaut ausgebreitet hatten, unter dem Reiz des Lichtes sich zu kleinen, schwarzen Kugeln zusammengezogen haben. Indem sie selbst weniger auffällig werden, kommen außerdem noch vorhandene grün und gelb gefärbte und sich nicht kontrahierende Pigmentzellen besser zur Geltung.

Ferner erfahren unter dem Einfluß des Lichtes die Pigmentzellen der Retina auffällige Formveränderungen, und zwar sowohl bei den Wirbeltieren (BOLL), als auch bei den Wirbellosen, z. B. im Cephalopodenauge (RAWITZ VII 1891).

### b) Das Licht als Richtungsreiz (Phototaxis).

Die Bewegung freilebender einzelliger Organismen, welche entweder nach einer Lichtquelle hin oder umgekehrt von ihr weg erfolgt, bezeichnet man nach dem Vorgang der Botaniker als Phototaxis oder Heliotaxis. Es ist eine bekannte Erscheinung, daß viele durch Flimmern oder Geißeln sich fortbewegende Flagellaten, Infusorien, Schwärmsporen von Algen usw. sich mit Vorliebe an der nach dem Fenster gekehrten, diffus beleuchteten Seite des Zuchtglases anhäufen oder umgekehrt. Sehr überzeugend ist ein einfaches, von NÄGELI (V 1860) angestelltes Experiment. Eine 3 Fuß lange Glasröhre wird mit Wasser, in welchem sich grüne Algenschwärmer (Tetraspora) befinden, gefüllt und senkrecht aufgestellt. Wenn man nun die Röhre mit schwarzem Papier umwickelt mit Ausnahme des unteren Endes, auf welches man Licht einfallen läßt, so haben sich in diesem nach einigen Stunden alle Algenschwärmer versammelt, so daß der übrige Teil der Röhre farblos geworden ist. Umwickelt man jetzt das untere Ende, läßt dagegen das obere Ende frei, so steigen allmählich alle Schwärmsporen nach diesem empor und sammeln sich an der Oberfläche des Wassers an.

In hohem Grade ist *Euglena viridis* gegen Licht empfindlich (Fig. 109 A). Wird in einem auf den Objektträger gebrachten Wassertropfen, der Euglenen enthält, nur ein kleiner Teil beleuchtet, so häufen sich alle Individuen binnen kurzem im Lichtbezirk an, der, um einen Ausdruck von ENGELMANN (VII 1882) zu gebrauchen, wie eine Falle wirkt. Besonders interessant aber wird dieses Versuchsobjekt noch dadurch, daß die Lichtperzeption nur an einen ganz bestimmten, kleinen Teil des Körpers gebunden ist. Jede *Euglena* besteht aus einem größeren hinteren, chlorophyllführenden Teil und einem geißeltragenden, farblosen Vorderende, an dem sich ein roter Pigmentfleck findet. Nur wenn dieses Vorderende vom Lichtstrahl getroffen oder verdunkelt wird, reagiert der Organismus durch veränderte Richtung seiner Bewegung (ENGELMANN). Ein Teil des Körpers wirkt hier also gewissermaßen als Auge.

Am eingehendsten haben sich mit der Einwirkung des Lichtes auf Schwärmsporen STAHL (VII 1880) und STRASBURGER (VII 1878) beschäftigt. STAHL faßt seine Resultate in folgende Sätze zusammen: „Das Licht übt einen richtenden Einfluß auf den Schwärmsporenkörper

in der Weise, daß dessen Längsachse annähernd mit der Richtung des Lichtstrahls zusammenfällt. Hierbei kann das farblose, zilientragende Ende entweder der Lichtquelle zu- oder von derselben abgewendet sein. Beiderlei Stellungen können unter sonst unveränderten, äußeren Bedingungen miteinander abwechseln, und dies zwar bei sehr verschiedenen Graden der Lichtintensität. Den größten Einfluß auf die relative Stellung hat die Intensität des Lichtes. Bei intensiverem Lichte kehren die Schwärmer ihr Mundende von der Lichtquelle ab, sie entfernen sich von ihr; bei schwächerem Lichte bewegen sie sich lichtwärts.“

Die Reizbarkeit gegen Licht ist eine sehr verschiedene, sowohl nach den einzelnen Arten, als auch bei einzelnen Individuen derselben Art; sie ändert sich endlich auch bei demselben Individuum infolge wechselnder, äußerer Bedingungen. STRASBURGER bezeichnet dieses ungleiche Reaktionsvermögen der Schwärmsporen als Lichtstimmung. Zwei zur Untersuchung der Lichtstimmung geeignete, sich etwas verschieden verhaltende Objekte sind die Schwärmsporen von *Botrydium* und *Ulothrix*.

Wenn Schwärmsporen von *Botrydium* in einem Tropfen Wasser auf einen Objektträger gebracht werden, so verteilen sie sich im Dunkeln gleichförmig im Wasser. Werden sie dagegen jetzt beleuchtet, so richten sie sich gleich mit ihrem vorderen Ende nach der Lichtquelle und eilen derselben in geraden, somit ziemlich parallelläufigen Bahnen zu. Nach wenigen, meist  $1\frac{1}{2}$ —2 Minuten sind fast sämtliche Schwärmer an der Lichtseite des Tropfens, welche STRASBURGER der Kürze wegen auch als positiven Rand im Unterschied zum entgegengesetzten oder negativen Rand bezeichnet, angesammelt und schwärmen hier, reichlich kopulierend, durcheinander. Wird das Präparat um  $180^{\circ}$  gedreht, so verlassen alle noch beweglichen Schwärmer momentan den jetzt von der Lichtquelle abgekehrten Rand des Tropfens und eilen wieder dem Lichtstrom zu. Wird die Beobachtung unter einem Mikroskop mit drehbarem Objektisch angestellt, so kann man durch Drehung des Tisches die Schwärmer zur fortwährenden Änderung der Bewegungsrichtung bringen.

Ein etwas abweichendes Verhalten zeigen *Ulothrix*schwärmer. „Auch diese eilen rasch und auch in fast geraden Bahnen nach dem positiven Tropfenrand; doch nur selten tun sie es alle; vielmehr wird man in den meisten Präparaten einen größeren oder geringeren Teil derselben ebenso rasch in entgegengesetzter Richtung, also nach dem negativen Rand zu, sich bewegen sehen. Es gewährt nun ein eigenes Schauspiel, wenn die Schwärmer so in entgegengesetzter Richtung und daher mit scheinbar verdoppelter Schnelligkeit aneinander vorüber-eilen. Wird das Präparat um  $180^{\circ}$  gedreht, so sieht man sofort die an der zuvor positiven Seite angesammelten wieder der negativen Seite, die zuvor an der negativen Seite angesammelten wieder der positiven Seite zu-eilen. Hier angelangt, bewegen sich die Schwärmer durcheinander, sich je nach den Präparaten schärfer oder weniger scharf am Rande haltend. Ununterbrochen bemerkt man auch, sowohl an der positiven als auch an der negativen Seite, einzelne Schwärmer, die plötzlich den Rand verlassen und geradeaus durch den Tropfen nach dem anderen Rand eilen. Ein solcher Austausch findet ununterbrochen zwischen beiden Rändern statt. Ja nicht selten kann man einzelne Schwärmer, die eben vom entgegengesetzten Rande kamen, wieder dorthin zurück-

kehren sehen. Noch andere bleiben mitten in ihrem Laufe stehen und eilen nach dem Ausgangsort ihrer Wanderung zurück, um event. von dort das Spiel längere Zeit pendelartig zu wiederholen.“

Wie fein und rasch die Reaktion der Schwärmer auf Licht ist, zeigt das folgende von STRASBURGER mitgeteilte Experiment. „Schaltet man, während die Schwärmer auf dem Wege von dem einen Rande des Tropfens zum anderen sind, ein Blatt Papier zwischen dem Mikroskop und die Lichtquelle ein, so schwenken die Schwärmer sofort zur Seite ab, manche drehen sich selbst im Kreise; doch das dauert nur einen Augenblick, und sie lenken in die verlassenen Bahnen wieder ein (Schreckbewegung).“ STRASBURGER (VII 1878) nennt die Schwärmer, welche der Lichtquelle zufliegen, lichthold (photophil), solche dagegen, welche sie fliehen, lichtscheu (photophob).

Wie schon oben angedeutet wurde, ist die Ansammlung der Schwärmer am negativen oder positiven Rand des Tropfens, worin sich die besondere Art ihrer Lichtstimmung kundgibt, von äußeren Bedingungen abhängig, von der Intensität des Lichtes, von der Temperatur, von der Durchlüftung des Wassers, von Entwicklungszuständen. Wenn man mit Schwärmern experimentiert, die bei intensiver Beleuchtung sich am negativen Rand angesammelt haben, so kann man sie zum entgegengesetzten Rand hinüberlocken. Man muß dann das Licht auf einen ihrer Stimmung entsprechenden Grad allmählich abdämpfen, indem man einen, zwei, drei oder mehr Schirme aus matt geschliffenem Glas zwischen das Präparat und die Lichtquelle einschiebt. In noch einfacherer Weise kann man das Resultat auch dadurch erreichen, daß man sich mit dem Mikroskop langsam weiter vom Fenster entfernt und dadurch das einfallende Licht abschwächt.

Durch die Temperatur der Umgebung wird der Grad der Lichtempfindlichkeit bei vielen Schwärmern sehr beeinflußt. Diese werden gewöhnlich durch Erhöhung der Temperatur, welche außerdem auch ihre Beweglichkeit steigert, auf höhere Lichtintensitäten, durch Erniedrigung der Temperatur auf geringere Lichtintensität abgestimmt. Im ersten Fall werden sie also lichtholder, im zweiten Fall lichtscheuer gemacht. „Ferner verändern die Schwärmer auch ihre Lichtstimmung im Laufe ihrer Entwicklung, und zwar so, daß sie in der Jugend auf höhere Intensitäten als im Alter gestimmt erscheinen.“

Wie durch Experimente von COHN, STRASBURGER u. a. festgestellt ist, haben nicht alle Strahlen des Spektrums auf die Bewegungsrichtung der Sporen einen Einfluß, sondern es sind vorzugsweise nur die stark brechbaren Strahlen, die blauen, indigofarbigten und violetten, welche als Reiz empfunden werden. Schiebt man zwischen Lichtquelle und Präparat ein Gefäß mit dunkler Kupferoxydammoniaklösung, welche nur blaues, violettes Licht hindurchläßt, so reagieren die Schwärmsporen, als ob sie von gemischtem Tageslicht getroffen würden; dagegen reagieren sie gar nicht auf Lichtstrahlen, welche durch eine Lösung von doppelchromsaurem Kali, durch die gelben Dämpfe einer Natriumflamme oder durch Rubinglas hindurchgegangen sind.

Auch niedere Organismen, die sich durch Aussenden von Pseudopodien kriechend fortbewegen, wie Amöben, Myxomyceeten usw., eignen sich zum Studium der Phototaxis.

Plasmodien von *Aethalium septicum* z. B. breiten sich nur im Dunkeln auf der Oberfläche der Lohe aus, während sie sich im Lichte

in die Tiefe derselben zurückziehen. Wenn man auf ein Plasmodium, das auf einer Glasscheibe zierlicher Netze gebildet hat, einen Lichtstrahl in einem beschränkten Bezirk auffallen läßt, so strömt alsbald das Protoplasma von den belichteten Stellen hinweg und sammelt sich in den beschatteten an (BARENEZKI, STAHL VII 1884).

Ein anderes, mannigfaltiges und wichtiges Gebiet von Lichtwirkung bietet sich uns in der Chlorophyllwanderung pflanzlicher Zellen dar. Licht wirkt als Reiz auf chlorophyllhaltiges Protoplasma und veranlaßt es, durch langsame Bewegungen sich in zweckmäßiger Weise innerhalb der Zellulosemembran anzuordnen. Zum Studium dieser Erscheinungen ist wohl das geeignetste Objekt die Fadenalge *Mesocarpus*, an welcher STAHL (VII 1880) sehr überzeugende Beobachtungen angestellt hat. In den zu langen Fäden vereinigten, zylindrischen Zellen spannt sich ihrer Länge nach ein dünnes Chlorophyllband mitten durch den Saft Raum aus, ihn in zwei gleichgroße Hälften zerlegend, und geht mit seinen Rändern in den protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle über. Je nach der Richtung des einfallenden Lichtes verändert das Chlorophyllband seine Stellung. Wird es direkt von oben oder von unten durch schwaches Tageslicht getroffen, so kehrt es dem Beobachter seine Fläche zu. Wenn man dagegen die Beleuchtung so reguliert, daß nur Strahlen, die dem Mikroskopisch parallel verlaufen, von der Seite zum Präparat gelangen, so drehen sich die grünen Platten um etwa 90°, bis sie eine genau vertikale Stellung einnehmen und jetzt als dunkelgrüne Längsstreifen die sonst durchsichtigen Zellen ihrer Länge nach durchziehen. Zwischen beiden Extremen kann das Band alle möglichen Zwischenstellungen einnehmen, indem es stets seine Fläche senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes zu orientieren sucht. An warmen Sommertagen erfolgt der Stellungswechsel schon in wenigen Minuten; er erklärt sich aus aktiven Bewegungen, welche das Protoplasma innerhalb der Zellmembran ausführt.

Auch hier übt, wie bei den Schwärmsporen, die Intensität des Lichtes einen verschiedenen Einfluß aus. Während diffuse Beleuchtung das oben beschriebene Resultat herbeiführt, bewirkt direktes, grelles Sonnenlicht eine entgegengesetzte Stellung der Chlorophyllplatte. Diese kehrt jetzt ihre eine Kante der Sonne zu. Wir erhalten also folgendes Gesetz: „Das Licht übt einen richtenden Einfluß auf den Chlorophyllapparat von *Mesocarpus*. Bei schwächerem Lichte orientiert sich derselbe senkrecht zum Strahlengang, bei intensiver Beleuchtung fällt dessen Ebene in die Richtung des Strahlenganges.“ Die erste Anordnung bezeichnet STAHL als Flächenstellung, die zweite als Profilstellung. — Bei langer Dauer der intensiven Beleuchtung zieht sich das ganze Band zu einem dunkelgrünen, wurmförmigen Körper zusammen, um später unter günstigen Bedingungen wieder seine ursprüngliche Gestalt anzunehmen. Alle diese verschiedenartigen, unter dem Reiz des Lichtes erfolgenden Bewegungen des Protoplasmas werden den Zweck haben, den Chlorophyllapparat einerseits in eine für seine Funktion günstige Stellung zum Licht zu bringen, andererseits ihn vor der schädigenden Wirkung allzu intensiver Beleuchtung zu schützen.

Dem richtenden Einfluß des Lichtes, der sich bei *Mesocarpus* in so klarer Weise äußert, sind ebenso auch die mit Chlorophyllkörnern versehenen, gewebeartig verbundenen Zellen der Pflanzen unterworfen. Nur sind hier die Erscheinungen von etwas komplizierterer Art (Fig. 128).

Wie zuerst SACHS entdeckt hat, sind im intensiven Sonnenlicht die Blätter hellgrüner als bei matter Beleuchtung oder im Schatten. Auf Grund dieser Wahrnehmung konnte SACHS auf intensiv beleuchteten Blättern Lichtbilder künstlich hervorrufen, wenn er sie teilweise mit Papierstreifen bedeckte (I 1882). Nach einiger Zeit erscheinen nach Entfernung der Papierstreifen die von ihnen beschattet gewesenen Stellen dunkelgrün auf hellgrünem Grund. Die ganze Erscheinung erklärt sich auch hier aus dem für *Mesocarpus* festgestellten Gesetz, wie die Unter-

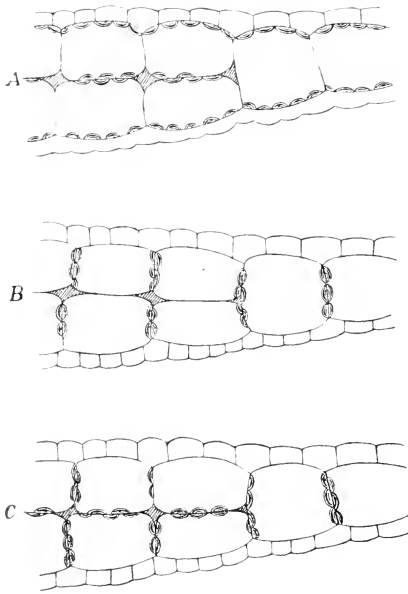


Fig. 128. Querschnitt durch das Blatt von *Lemna trisulca* (nach STAHL). A Flächenstellung (Tagstellung). B Anordnung der Chlorophyllkörner im intensiven Licht. C Dunkelstellung der Chlorophyllkörner.

fallenden Licht eine Flächenstellung, im zweiten Fall eine Profilstellung ein; dort erscheinen daher die Blätter dunkler, hier heller grün gefärbt.

Außerdem verändern die Chlorophyllkörner selbst noch ihre Gestalt in der Weise, daß sie bei intensivem Licht kleiner und kugelig werden.

Alle diese Vorgänge führen zu ein und demselben Ziel: „Die Chlorophyllkörner schützen sich bald durch Drehung (*Mesocarpus*), bald durch Wanderung oder Gestaltsveränderung vor zu intensiver Beleuchtung. — Bei schwacher Beleuchtung wird die größte Fläche der Lichtquelle zugekehrt; das Licht wird so viel wie möglich aufgefangen Ein entgegengesetz-

suchungen von STAHL (VII 1880) nach den Vorarbeiten von FAMINTZIN, FRANK, BORODIN ergeben haben; sie beruht also einfach darauf, daß die einzelnen Chlorophyllkörner im Protoplasma, wie PFEFFER sich ausdrückt, nach dem Einfall und der Intensität des Lichtstrahls „photisch orientiert“ werden. Bei matter Beleuchtung und im Schatten führt das Protoplasma solche Bewegungen aus, daß die Chlorophyllkörner an die dem Licht zugekehrten Außenflächen der Zellen zu liegen kommen (Fig. 128 A), während sie an den Seitenwänden geschwunden sind. In indirektem Sonnenlicht dagegen strömt das Protoplasma mit den Chlorophyllkörnern den Seitenwänden (Fig. 128 B) zu, bis die Außenwand ganz chlorophyllfrei geworden ist. Im ersten Fall nimmt also der ganze Chlorophyllapparat, wie bei *Mesocarpus* zum ein-



tes Verhalten macht sich bei sehr starker Beleuchtung bemerkbar; es wird dem Lichte eine kleinere Fläche dargeboten.“

### III. Reizwirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen.

Ein ganz neues Forschungsgebiet ist der Reizphysiologie in den letzten Jahrzehnten durch die Entdeckung der unsichtbaren Röntgen- und Radiumstrahlen eröffnet worden. Da indessen die Wirkung dieser Strahlen sich vorzugsweise in Veränderungen der Kernsubstanzen geltend macht, so daß sie geradezu als ein biologisches Reagens auf dieselben bezeichnet werden können, soll ihre Besprechung im Anschluß an die Lebenstätigkeit der Zellkerne auf die Kapitel VIII, XI und XII verschoben werden.

### IV. Elektrische Reize.

#### a) Allgemeine Erscheinungen.

Wie namentlich die Experimente von Max SCHULTZE (I 1863) und KÜHNE (VII 1864), von ENGELMANN und von VERWORN (VII 1889) gezeigt haben, wirken galvanische Ströme, und zwar sowohl die induzierten, als die konstanten, als Reiz auf das Protoplasma ein, soweit sie es direkt durchströmen.

Wenn man Staubfadenhaare von *Tradescantia* (Fig. 106) quer zwischen die dicht genäherten, unpolarisierbaren Elektroden legt und mit schwachen Induktionsschlägen reizt, so sieht man in der vom Strom durchflossenen Strecke des Protoplasmanetzes die Körnchenströmung plötzlich stillstehen. Es bilden sich unregelmäßige Klumpen und Kugeln an den Protoplasmafäden aus, die an den dünnsten Stellen einreißen und in Nachbarfäden aufgenommen werden. Nach einiger Zeit der Ruhe kehrt die Bewegung wieder, indem die Klumpen und Kugeln von den benachbarten Protoplasmaströmen allmählich ergriffen, mit fortgerissen und zur Verteilung gebracht werden. Bei starken und oft wiederholten Induktionsschlägen, welche die ganze Zelle getroffen haben, ist eine Rückkehr zur Norm nicht mehr möglich, indem der Protoplasmakörper unter partieller Gerinnung in trübe Schollen und Klumpen verwandelt wird.

Bei Amöben und weißen Blutkörperchen stockt die Körnchenbewegung und das Vorwärtskriechen auf kurze Zeit, wenn sie durch schwache Induktionsschläge gereizt werden; dann wird sie wieder in normaler Weise fortgesetzt. Stärkere Induktionsschläge haben zur Folge, daß die Pseudopodien rasch eingezogen werden und der Körper sich zur Kugel zusammenzieht. Sehr starke Ströme endlich rufen ein Platzen und eine Zerstörung des zur Kugel kontrahierten Körpers hervor.

Durch längere Zeit fortgesetzte Induktionsströme kann man niedere einzellige Organismen stückweise zerstören und verkleinern. Bei *Actinosphaerium* verläuft der Vorgang in folgender Weise: Die Pseudopodien, welche nach den beiden Elektroden gerichtet sind, zeigen bald Varikositäten und werden allmählich, indem das Protoplasma zu Kügelchen und Spindeln zusammenfließt, ganz eingezogen (Fig. 129). Dann fällt an diesen Stellen die Oberfläche des Körpers immer mehr einer Zerstörung, gewissermaßen einer Art von Einschmelzung, anheim, wobei die im Protoplasma eingeschlossenen Flüssigkeitsvakuolen platzen. Dagegen erhalten

sich die senkrecht zur Stromesrichtung stehenden Pseudopodien unverändert. Nach Beseitigung des Reizes erhält sich nach und nach das event. bis zur Hälfte oder auf ein Drittel reduzierte Individuum und ergänzt die durch Einschmelzung verloren gegangenen Teile.

Ähnliches bewirkt die Anwendung des konstanten Stromes bei *Actinosphaerium* (Fig. 130), *Actinophrys*, *Pelomyxa*, *Myxomyceten*. Beim Schließen des Stromes entsteht an dem positiven Pol (der Anode) (Fig. 130 +) eine Erregung, die sich in Einziehung der Pseudopodien und bei längerer Dauer in einer Zerstörung des Protoplasmas an der Eintrittsstelle des Stromes kundgibt. Beim Öffnen desselben hört die Einschmelzung an der Anode sofort auf, und es tritt dagegen eine bald vorübergehende Zusammenziehung an der der Kathode zugewandten Körperoberfläche ein.

Fig. 129.

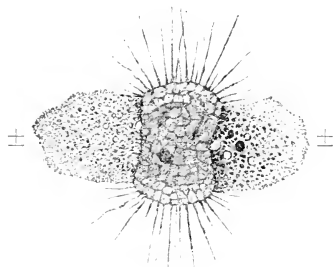


Fig. 130.

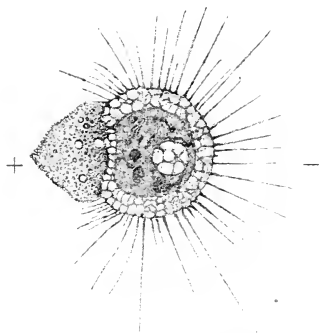


Fig. 129. *Actinosphaerium Eichhornii*. [Wirkung von Wechselströmen. An beiden Polen gleichmäßig fortschreitender Zerfall des Protoplasmas. Nach VERWORN, Taf. I, Fig. 5.]

Fig. 130. *Actinosphaerium Eichhornii* zwischen den Polen eines konstanten Stromes. Einige Zeit nach Schließung des Stromes beginnt an der Anode (+) der körnige Zerfall des Protoplasmas. An der Kathode (—) sind die Pseudopodien wieder normal geworden. Nach VERWORN, Taf. I, Fig. 2.

Interessanter und wichtiger als diese allgemeinen Reizerscheinungen sind vielleicht

b) die Erscheinungen der Galvanotaxis (Galvanotropismus), welche VERWORN an einer Anzahl einzelliger Organismen (VII 1889 und 1890) entdeckt hat.

Unter Galvanotaxis versteht VERWORN die Erscheinung, daß durch den konstanten Strom manche Organismen zu Bewegungen in einer bestimmten Richtung veranlaßt werden, in ähnlicher Weise wie durch den Lichtstrahl (Phototaxis). „Bringt man auf einen Objektträger zwischen zwei unpolarisierbare Elektroden einen Tropfen, welcher *Paramecium aurelia* in möglichst großer Individuenzahl enthält, und schließt dann den konstanten galvanischen Strom, so sieht man im Augenblick der Schließung sämtliche *Paramecien* die Anode verlassen und als dichten Schwarm

auf die Kathode zufließen, wo sie sich in großen Mengen ansammeln. Nach wenigen Sekunden ist der übrige Teil des Tropfens vollkommen leer von den Protisten, und nur die kathodische Seite desselben zeigt ein dichtes Gewimmel von ihnen. Hier bleiben sie während der ganzen Dauer des Stromes. Wird nun der Strom geöffnet, so sieht man den ganzen Schwarm wieder die Kathode verlassen und in der Richtung nach der Anode hinüberschwimmen. Diesmal findet keine vollkommene Ansammlung an der Anode statt, sondern ein Teil der Protisten bleibt gleichmäßig im Tropfen zerstreut, anfangs jedoch ohne der Kathode näherzukommen, was erst ganz allmählich einige Zeit nach der Stromöffnung geschieht. Schließlich sind wieder alle Protisten gleichmäßig im Tropfen verteilt.“

Hat man spitze Elektroden angewandt, so schwärmen die Paramäcien innerhalb der Stromkurve der Kathode zu (Fig. 131 A). Es entsteht ein Bild, wie wenn Eisenfeilspäne von einem Magneten angezogen werden. „Dabei macht man“, wie VERWORN bemerkt, „die Beobachtung, daß, nachdem die Paramäcien nach dem negativen Pol hinübergewandert sind,

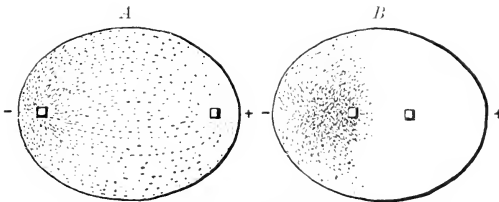


Fig. 131. Bei Schließung des konstanten Stromes schwimmen in einem Wassertropfen (A) alle Paramäcien innerhalb der Stromkurven nach dem negativen Pol und haben nach einiger Zeit sich jenseits des negativen Pols angehäuft (B). Nach VERWORN.

die größte Anhäufung sich hinter, d. h. also jenseits des negativen Pols (vom positiven Pol aus gerechnet), gebildet hat, und daß sich nur wenige an der anderen Seite des Pols aufhalten (Fig. 131 B). Bei Öffnung des Stromes schwimmen die Protisten in der oben beschriebenen Weise wieder in der Richtung nach dem positiven Pol zurück, und zwar ebenfalls zuerst mit strenger Innehaltung der Stromkurven, bis allmählich die Bewegung und damit die Verteilung im Tropfen wieder regellos wird.“ In derselben Weise sind noch andere Infusorien, wie Stentor, Colpoda, Halteria, Coleps, Urocentrum und Flagellaten, wie Trachelomonas, Peridinium galvanotropisch.

Galvanotaxis zeigen auch Amöben. Während sie im ersten Augenblick der Schließung des konstanten Stromes eine Sistierung der Körnchenströmung erfahren, treten dann plötzlich an dem der Kathode zugewandten Ende hyaline Pseudopodien hervor, und indem in derselben Richtung die andere Leibessubstanz nachfließt und immer wieder neue Pseudopodien hervorgestreckt werden, kriechen die Amöben nach der Kathode zu. Bei Umkehr des Stromes kann man auch eine plötzliche ruckweise Umkehr der Körnchenströmung und ein Kriechen nach der entgegengesetzten Richtung beobachten.

Die Bewegung nach der Kathode kann man als negative Galvanotaxis bezeichnen. Wie es nun eine negative und eine positive

Phototaxis und Thermotaxis gibt, so läßt sich auch in einzelnen Fällen die Erscheinung einer positiven Galvanotaxis nachweisen. VERWORN hat sie bei *Opalina ranarum*, bei einigen Bakterien und Flagellaten, wie *Cryptomonas* und *Chilomonas*, beobachtet. Beim Schließen des Stromes wandern die genannten Arten anstatt nach der Kathode nach der Anode hin und sammeln sich daselbst an. Sind in einem Tropfen gleichzeitig ziliäre Infusorien und Flagellaten vorhanden, dann eilen sie bei Schließung des konstanten Stromes nach entgegengesetzter Richtung auseinander, so daß schließlich zwei scharf voneinander gesonderte Gruppen zu sehen sind, die Flagellaten an der Anode, die Ciliaten an der Kathode. Wird der Strom nun gewendet, so rücken sie wie zwei feindliche Heere gegeneinander los, bis sie sich wieder an den gegenüberliegenden Polen angesammelt haben. Jede Stromschließung vollzieht in wenigen Sekunden eine scharfe Trennung der vorher in unentwirrbarem Gewimmel vermischten Infusorienformen.

Einen Versuch, die eigentümlichen Erscheinungen des Galvanotropismus zu erklären, hat der Physiker COHEN und A. BARRAT (1905) gemacht; sie haben die Hypothese aufgestellt, daß die Infusorien eine elektrische Ladung erhalten, und zwar bei dem Zustandekommen des kathodischen Galvanotropismus durch Austritt von negativen und Anhäufung von positiven Ionen im Protoplasma.

#### V. Mechanische Reize.

Druck, Erschütterung, Quetschung wirken als Reize auf das Protoplasma ein. Schwache mechanische Reize bleiben in ihrer Wirkung auf die nächst betroffene Stelle beschränkt; starke Reize breiten sich auf weitere Entfernung aus und haben eine größere und schnellere Wirkung als schwächere. Wenn eine Zelle von *Tradescantia* oder *Chara* oder ein Plasmodium von *Aethalium* erschüttert oder an einer Stelle gedrückt wird, so steht die Körnchenbewegung eine Zeitlang still; an den Protoplasmafäden können sich sogar Anschwellungen und Klumpen bilden, in ähnlicher Weise wie nach Reizung mit dem elektrischen Strom. So kommt es häufig, daß beim Herrichten der Präparate schon durch das Auflegen des Deckgläschens die Protoplasmaabewegung zum Stillstand gebracht wird. Nach einiger Zeit der Ruhe kehrt sie dann allmählich wieder zurück.

Amöben und weiße Blutkörperchen ziehen bei heftiger Erschütterung alle ihre Pseudopodien ein und nehmen Kugelgestalt an. Rhizopoden mit schön ausgebreiteten, langen Fäden tun dies oft mit einer solchen Energie, daß die Enden, welche an dem Objektträger kleben, abreißen (VERWORN).

Mit einer feinen Nadel kann man eine einzelne Stelle lokal reizen. Die Wirkung bleibt auf dieselbe beschränkt, wenn der Reiz schwach ist, und äußert sich in einem Variköswerden und einer Verkürzung des Pseudopodium. Starke und wiederholte Reize rufen auch in den nicht direkt getroffenen, benachbarten Pseudopodien Kontraktionserscheinungen hervor (Fig. 132 B).

Für die Nahrungsaufnahme der Rhizopoden ist dies von Bedeutung. Wenn ein Infusor oder irgendein anderes kleines Tier mit einem ausgestreckten Pseudopodium in Berührung kommt, wird es von ihm gleich festgehalten und vom Protoplasma rings umflossen (Fig. 105). Dann

wird es, indem sich das Pseudopodium allmählich verkürzt, wobei sich auch noch die benachbarten event. beteiligen, in die zentrale Protoplasma-masse geschafft, wo es verdaut wird.

Bei den Vorticellen, die Kolonien bilden, weil sie durch muskulöse Stiele (Myoide) zu zierlichen Bäumchen verbunden sind, macht sich die geringste Erschütterung oder Berührung gleich in einer plötzlichen und sehr energischen Zusammenziehung aller Stiele bemerkbar. Diese ziehen sich zu einer eng gewundenen Spirale zusammen, die beim Abklingen des Reizes wieder gestreckt wird.

Auch viele andere Lebensverrichtungen der Zelle können noch durch mechanische Reize beeinflußt werden, wenn die Veränderung uns auch häufig weniger wahrnehmbar wird. Viele Arten niederer, im Meere lebender, ein- und mehrzelliger Sctiere (Noktiluken, Salpen, Medusen usw.) reagieren durch Lichtproduktion, durch plötzliches Funkensprühen auf Erschütterungen des Wassers, z. B. durch einen Ruderschlag, und erzeugen so, wenn sie in ungeheuren Mengen die Meeresoberfläche be-

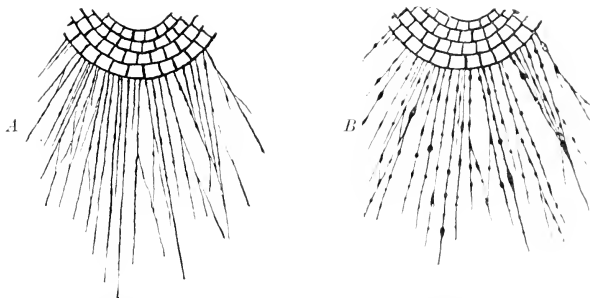


Fig. 132. **Orbitolites.** Ein Teil der Oberfläche mit Pseudopodien. Links ungestört, rechts total durch andauernde Erschütterung gereizt. Nach VERWORX.

völkern das wunderbare Phänomen des Meerleuchtens. Andere einzellige Organismen (*Actinosphaerium*, *Thalassikolla*) scheiden infolge mechanischer Reize eine klebrige, schleimige Substanz auf der Oberfläche ihres Protoplasmas ab (VERWORX).

## VI. Chemische Reize.

Ein lebender Zellkörper kann sich bis zu einem gewissen Grade chemischen Veränderungen seiner Umgebung anpassen. Eine Hauptbedingung dabei ist freilich, daß die Veränderungen nicht plötzlich, sondern allmählich eintreten.

Plasmodien von *Aethalium* gedeihen in einer 2proz. Lösung von Traubenzucker, wenn man ihm in langsam steigender Dosis zum Wasser zusetzt (STAHL VII 1884). Würde man sie dagegen gleich aus reinem Wasser in die chemisch veränderte Umgebung bringen, so würde der plötzliche Wechsel den Tod zur Folge haben, und dasselbe würde eintreten, wollte man sie aus der 2proz. Zuckerlösung gleich in reines Wasser zurückversetzen. Wie man hieraus sieht, muß das Protoplasma Zeit haben, wahrscheinlich durch Zu- und Abnahme seines Wassergehaltes, sich den veränderten Bedingungen anzupassen.

Meerwasseramöben und Rhizopoden bleiben am Leben, wenn durch allmähliche Verdunstung das in einem offenen Gefäß stehende Meerwasser selbst einen Salzgehalt von 10% erreicht hat. Süßwasseramöben lassen sich allmählich an 4proz. Kochsalzlösung gewöhnen, während sie durch plötzlichen Zusatz schon einer 1proz. Lösung sich zu Kugeln zusammenziehen und mit der Zeit in glänzende Tropfen zerfallen.

Bei der Anpassung an eine neue chemische Umgebung werden die einzelnen Zellkörper mehr oder minder Veränderungen in ihrer Struktur und in ihrer Lebenstätigkeit erfahren. Wenn sich die Reaktion in einer für uns wahrnehmbaren Weise äußert, werden wir von chemischen Reizwirkungen sprechen. Die auf diesem außerordentlich umfangreichen Gebiete zu beobachtenden Erscheinungen fallen ebenfalls wieder verschieden aus, je nachdem das chemische Reizmittel allseitig und gleichmäßig oder nur in einer bestimmten Richtung, also einseitig, auf den Zellkörper einwirkt.

#### a) Erste Gruppe von Versuchen.

Chemische Einwirkungen, die von allen Seiten den Zellkörper treffen.

Um die erste Gruppe der Erscheinungen zu erläutern, soll auf das Verhalten des Protoplasmas 1. gegen einzelne Gase und 2. gegen die unter dem gemeinsamen Namen der Anaesthetica oder Narcotica zusammengefaßten Stoffe näher eingegangen werden.

1. In den Pflanzenzellen, die nicht eigene Chlorophyllkörner besitzen, wie z. B. in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia*, hört die Bewegung des Protoplasmas in kurzer Zeit auf, wenn man sie anstatt in Wasser in einen Tropfen Olivenöl einlegt und dadurch den Luftzutritt abschließt (KÜHNE VII 1864). Nach Entfernung des Öles kann man die Bewegung allmählich wiederkehren sehen. Man kann die Verlangsamung und schließlich den Stillstand der Protoplasmaströmung auch dadurch hervorrufen, daß man die atmosphärische Luft durch Kohlensäure oder durch Wasserstoff verdrängt. Zur Anstellung derartiger Experimente hat man besondere Objektträger mit Gaskammern konstruiert, durch welche man einen Strom von Kohlensäure oder Wasserstoff hindurchleiten kann. Nach einem Aufenthalt der Pflanzenzellen von 45 Minuten bis eine Stunde im Kohlensäurestrom ist die Bewegung durchschnittlich überall erloschen; bei Anwendung des Wasserstoffs ist eine etwas längere Zeit dazu erforderlich. Die Lähmung des Protoplasmas kann jedoch, wenn sie nicht zu lange angedauert hat, stets durch Sauerstoffzufuhr wieder aufgehoben werden. „Offenbar bindet das lebendige Protoplasma den Sauerstoff der Umgebung chemisch, und wird die so entstandene feste Sauerstoffverbindung, von der unter normalen Verhältnissen in jedem Protoplasma Körper ein gewisser Vorrat angenommen werden muß, während der Bewegungen beständig zerstört, vermutlich unter Abspaltung von Kohlensäure“ (ENGELMANN V 1879). Entziehung von Sauerstoff wirkt daher lähmend auf die Reizbarkeit und überhaupt auf jede Lebenstätigkeit des Protoplasmas ein.

2. Einen deutlich ausgesprochenen Einfluß auf die Lebenstätigkeit der Zelle haben die Anaesthetica: Chloroform, Morphinum, Chloralhydrat usw. Es wirken diese Stoffe nicht nur, wie man häufig glaubt, auf das Nervensystem ein, sondern ebensogut auch auf jedes

Protoplasma. Die Wirkungsweise ist nur eine graduell verschiedene; es wird die Reizbarkeit der Nervenzellen früher und rascher als die Reizbarkeit des Protoplasmas herabgesetzt und endlich aufgehoben. Auch wird bei der medizinischen Verwendung der Narcotica beim Menschen nur eine Einwirkung auf das Nervensystem angestrebt, da eine tiefere Narkose der Elementarteile einen Stillstand des Lebensprozesses und also den Tod zur Folge haben würde. Daß aber die Reizbarkeit des Protoplasmas im Pflanzen- und Tierreich ohne bleibenden Schaden vorübergehend aufgehoben werden kann, wird aus folgenden Beispielen klar hervorgehen:

Die Sinnpflanze oder *Mimosa pudica* (Fig. 133) ist gegen Berührung sehr empfindlich. Wenn die Fiederblättchen etwas erschüttert werden, so klappen sie sofort paarweise zusammen. Zugleich senken sich die Blattstiele erster und zweiter Ordnung aus der aufgerichteten

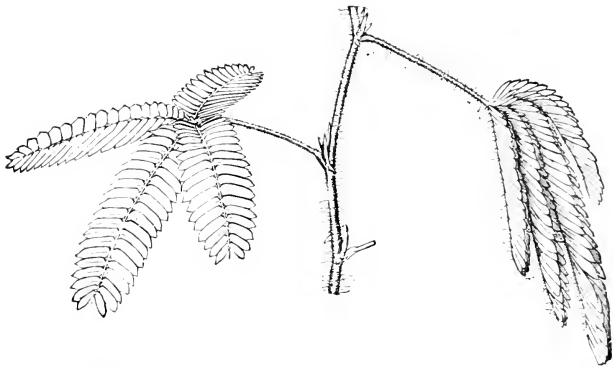


Fig. 133. *Mimosa pudica*. Links ein Zweig in ungestörtem, reizempfindlichem Zustand. Rechts ein Zweig desselben Stengels in gereiztem Zustand. Nach DETMER, aus VERWORN'S allgem. Physiologie.

Stellung nach abwärts herab. Infolge einer besonderen Art von Reizfortleitung, welche bei dieser Pflanze gewissermaßen die Rolle des tierischen Nerven übernimmt, schlagen bei einer Berührung, je nach ihrer Stärke, nicht nur die unmittelbar betroffenen Blätter, sondern auch die Blätter desselben Zweiges, event. sogar der ganzen Pflanze zusammen, wobei gewisse, hier nicht näher zu besprechende, mechanische Einrichtungen in Wirksamkeit treten. Um nun den Einfluß der Anaesthetica zu studieren, stelle man eine mit voller Reizbarkeit ausgestattete Sinnpflanze unter eine Glasglocke und lege noch, wenn sie ihre Blätter vollständig ausgebreitet hat, einen mit Chloroform oder Aether durchtränkten Schwamm darunter (CLAUDE BERNARD I 1885). Nach einer halben Stunde etwa hat das Protoplasma durch die Chloroform- oder Ätherdämpfe seine Reizbarkeit eingeübt. Nach Entfernung der Glocke kann man die normal ausgebreiteten Blättchen berühren, sogar heftig quetschen oder abschneiden, ohne daß eine Reaktion eintritt: der Erfolg ist derselbe wie bei einem mit Nerven versehenen, höheren Geschöpf. Und trotzdem ist das Protoplasma, vorausgesetzt, daß der Versuch mit der

nötigen Vorsicht angestellt worden ist, nicht abgestorben. Denn nachdem die Simppflanze einige Zeit in frischer Luft zugebracht hat, schwindet allmählich die Narkose; erst schlagen einzelne Blättchen bei kräftiger Berührung noch langsam zusammen, endlich ist die volle Reizbarkeit wieder zurückgekehrt.

In derselben Weise lassen sich Eier- und Samenfäden in Narkose versetzen. Als OSCAR und RICHARD HERTWIG (VII 1887) lebhaft bewegliche Samenfäden von Seeigeln in eine mit Meerwasser hergestellte 0,5proz. Lösung von Chloralhydrat brachten, wurde ihre Bewegung schon nach 5 Minuten vollständig aufgehoben, kehrte indessen, nachdem reines Meerwasser zugesetzt worden war, sehr rasch wieder. Auch befruchteten die durch den vorübergehenden Aufenthalt in 0,5proz. Chloral gelähmten Samenfäden, als sie zu Eiern hinzugefügt wurden, fast ebenso gut als frischer Samen. Nach halbstündiger Einwirkung der Chlorallösung wurde die dadurch hervorgerufene Lähmung der Samenfäden eine stärkere und hielt längere Zeit auch nach Entfernung des schädigenden Mittels an. Erst nach einigen Minuten begannen einzelne Samenfäden schlängelnde Bewegungen, die bald lebhafter wurden. Als sie zu Eiern hinzugefügt wurden, waren diese nach zehn Minuten zwar noch nicht befruchtet, obwohl auf ihrer Oberfläche schon viele Samenfäden sich festgesetzt hatten und bohrende Bewegungen ausführten; aber schließlich blieb auch hier die Befruchtung und normale Teilung der Eier nicht aus.

Im Gegensatz zu der lähmenden Wirkung des Chloralhydrats regt Strychnin nach den Untersuchungen von G. und P. HERTWIG die Beweglichkeit der Spermatozoen an. Ebenso bewegen sich die Samenfäden des Seeigels in einer 0,25proz. Nikotinlösung tumultuarisch. Sobald sie aber aus der Nikotinlösung in reines Meerwasser gelangen, läßt die gesteigerte Beweglichkeit außerst rasch nach und geht bald in Starrheit über. Nikotin wirkt also als Anagemittel auf die Samenfäden; sobald aber der Reiz durch Verdünnung der Lösung mit Meerwasser aufhört, tritt Unbeweglichkeit ein. Ähnlich, wenn auch nicht so ausgesprochen ist die Wirkung des Alkohols. Dagegen läßt nach den Forschungen von OSCAR sowie von G. und P. HERTWIG das Methylenblau in 0,05proz. Lösung die Beweglichkeit der Samenfäden fast ganz unbeeinflußt, schädigt dagegen in höchstem Maße die Kernsubstanz der Samenfäden.

Wie bei den Samenfäden, läßt sich auch bei den Eiern die Reizbarkeit durch eine 0,2—0,5proz. Lösung von Chloralhydrat, Morphinum, Nikotin und von ähnlichen Substanzen beeinflussen, was sich dann bei Zusatz von Samenflüssigkeit in einer Veränderung des normalen Befruchtungsprozesses zu erkennen gibt. Denn während normalerweise nur ein einziger Samenfaden in das Ei eindringt und sofort die Bildung einer festen Dotterhaut veranlaßt, durch welche das Nachdringen weiterer Samenfäden unmöglich gemacht wird, tritt bei Eiern, die mit einer der oben genannten chemischen Agentien behandelt sind (Fig. 134), Mehrfachbefruchtung ein. Dabei kann festgestellt werden, daß je nach dem Grade der Chloralwirkung, je nach der Dauer der Einwirkung und der Konzentration der Lösung, die Zahl der Samenfäden steigt, welche in das Ei gelangt sind, ehe durch Abscheidung der Dotterhaut der Weg für weitere Eindringlinge verlegt ist. Offenbar ist durch den chemischen Eingriff die Reaktionsfähigkeit des Eiplasmas

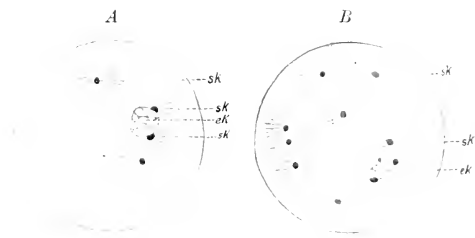


herabgesetzt, so daß der normale, durch einen Samenfaden ausgeübte Reiz nicht mehr genügt, sondern durch das Eindringen von 2, 3 und mehr Samenfäden, in entsprechender Weise gesteigert werden muß, um das Ei zur Membranbildung anzuregen.

Ein letztes Beispiel wird uns endlich noch zeigen, daß auch chemische Prozesse in der Zelle durch Narkotisieren eine Hemmung erfahren können. Wie bekannt, rufen die Spaltpilze, welche die Bierhefe bilden, *Saccharomyces cerevisiae*, in einer Zuckerlösung alkoholische Gärung hervor, wobei Bläschen von Kohlensäure in der Flüssigkeit aufsteigen. Als CLAUDE BERNARD (1855) eine Zuckerlösung mit Chloroformwasser oder Ätherwasser versetzte und dann Bierhefe hinzufügte, trat keine Gärung auch unter sonst günstigen Bedingungen ein. Als darauf die Hefepilze von der Chloroformlösung abfiltriert, mit reinem Wasser ausgewaschen und in reine Zuckerlösung gebracht wurden, riefen sie in kurzer Zeit wieder Gärung hervor; sie hatten also das Vermögen, Zucker in Alkohol und Kohlensäure umzuwandeln, welches durch Chloroform- und Ätherwirkung vorübergehend aufgehoben war, wiedererhalten.

In ähnlicher Weise kann die Chlorophyllfunktion der Pflanzen, die mit ihr zusammenhängende Abscheidung von Sauerstoff und die

Fig. 134. A und B. Eier von *Strongylocentrotus lividus*, die in einer Nikotinlösung (1 Tropfen Extrakt auf 200 cem Wasser) 10 Minuten gelegen, mit Samen befruchtet und darauf 15 Minuten nach der Befruchtung abgetötet worden sind. Nach O. und R. HERTWIG.



Bildung von Stärke durch Chloroform (CLAUDE BERNARD), oder es kann das Meerleuchten der Noktiluken durch Zutritt von Alkoholdämpfen zum Meerwasser (MASSART) zum Aufblühen gebracht werden. Man vergleiche auch die durch chemische Lösungen hervorgerufene „Stimmung der Zelle“ (S. 191).

#### b) Zweite Gruppe von Versuchen.

Chemische Einwirkungen, die in einer bestimmten Richtung den Zellkörper treffen. Chemotaxis.

Sehr interessante und mannigfaltige Reizerscheinungen werden hervorgerufen, wenn chemische Substanzen nicht allseitig, wie in den eben betrachteten Fällen, sondern nur einseitig, in einer bestimmten Richtung, den Zellkörper treffen. Dieser kann dadurch zu Formveränderungen und zu Bewegungen nach einer bestimmten Richtung veranlaßt werden. Die Erscheinungen hat man unter dem Namen der Chemotaxis (Chemotropismus) zusammengefaßt.

Die chemotaktischen Bewegungen können entweder nach der Reizquelle zu gerichtet oder im Gegenteil von ihr abgewandt sein. Im ersten Falle wirken die chemischen Substanzen anziehend, im zweiten ab-

stoßend auf die Protoplasmakörper ein. Es hängt dies teils von der chemischen Natur des Stoffes, teils auch von der Eigenart der dem Versuch dienenden Plasmaart, teils auch von dem Konzentrationsgrad der chemischen Substanz ab. Ein Stoff, der in geringerer Konzentration anziehend wirkt, kann in stärkerer Konzentration abstoßen. Es liegen hier ähnliche eigentümliche Verschiedenheiten vor, wie bei der Einwirkung gedämpften und starken Lichtes. Ebenso wie die Phototaxis eine positive und eine negative sein kann, ist auch eine positive und eine negative Chemotaxis unterschieden worden.

Zuerst werden wir in diesem Abschnitt die Einwirkung von Gasen, alsdann von Lösungen in das Auge fassen und uns dabei mit einigen sinnreichen Methoden bekannt machen, welche wir besonders dem Botaniker PFEFFER (VII 1886) verdanken.

### I. Gase.

Ein gutes chemisches Lockmittel für freibewegliche Zellen ist der Sauerstoff, wie namentlich die Experimente von STAHL, ENGELMANN und VERWORN lehren.

STAHL hat mit Plasmodien von *Aethalium septicum* experimentiert (VII 1884). Er füllte einen Glaszylinder zur Hälfte mit ausgekochtem Wasser, das er zum Luftabschluß mit einer sehr dünnen Ölschicht bedeckte, und legte an die Wand des Zylinders einen Streifen Filtrierpapier, auf dem sich ein Plasmodium aufgebretet hatte, in der Weise, daß die Hälfte in das Wasser tauchte. Schon nach kurzer Zeit verdünnten sich die im sauerstoffreien Wasser befindlichen Protoplasmastränge, und bald war alles Protoplasma über die Ölschicht, die auf das Plasmodium sonst nicht schädigend einwirkt, emporgewandert nach dem oberen Teile des Zylinders, wo der Sauerstoff der Luft zutreten konnte. Man kann den Versuch auch in der Weise anstellen, daß man ein Plasmodium in einen mit ausgekochtem Wasser ganz gefüllten Zylinder bringt, die Öffnung mit einem durchlöchernten Kork schließt und den Zylinder mit der Öffnung nach unten in einen mit frischem Wasser gefüllten Teller stellt. Bald ist das Plasmodium durch die feinen Löcher des Korks hindurch dem sauerstoffreicheren Medium entgegengewandert.

Interessante Untersuchungen über den richtenden Einfluß des Sauerstoffes auf die Bewegungen der Bakterien hat ENGELMANN (VII 1881) angestellt und gezeigt, daß man manche Bakterienformen als ein sehr feines Reagens zum Nachweis sehr geringer Sauerstoffmengen benutzen kann. Wird in eine Flüssigkeit, die gewisse Bakterien enthält, eine kleine Alge oder Diatomee gebracht, so ist sie in kurzer Zeit von einer dichten Hülle von Bakterien umgeben, die durch den bei der Chlorophylltätigkeit frei werdenden Sauerstoff angezogen werden.

VERWORN (VII 1889) sah eine Diatomee von einem Wall bewegungslos liegender Spirochäten eingeschlossen, die im übrigen Teil des Präparates fast ganz fehlten (Fig. 135). Plötzlich bewegte sich die Diatomee eine Strecke weit aus dem Bakterienhaufen heraus. Die Spirochäten, welche so von ihrer Sauerstoffquelle im Stich gelassen waren, lagen zunächst einige Augenblicke ruhig, fingen aber bald darauf an, sich lebhaft zu bewegen und in dichten Scharen wieder zu der Diatomee hinüberzuschwimmen. In 1—2 Minuten waren fast alle wieder um sie versammelt und blieben bewegungslos an ihr liegen.

Aus der Reizwirkung des Sauerstoffes erklärt es sich auch, daß man an mikroskopischen Präparaten nach einiger Zeit fast alle Bakterien, Flagellaten und Infusorien an den Rändern des Deckgläschens oder um Luftblasen, die sich im Wasser befinden, angesammelt sieht.

Einen recht lehrreichen Versuch teilt VERWORX (VII 1889) mit. Man bringe eine große Menge Paramäcien in ein mit sauerstoffarmem Wasser gefülltes Reagensglas, das man umgekehrt über Quecksilber aufstellt. Bald beginnen die Flimmerbewegungen infolge des Mangels an Sauerstoff langsam zu werden. Wenn man jetzt eine Blase reinen Sauerstoffes von unten her in das Reagensglas hineinläßt, so sieht man dieselbe schon nach wenigen Sekunden von einer dicken, weißen Hülle von Paramäcien umgeben, „die, von Sauerstoffdurst getrieben, wild auf die Sauerstoffblase losstürmen“.

## 2. Flüssigkeiten.

Über die Reizwirkungen von flüssigen Substanzen liegen systematische Untersuchungen von STAHL und PFEFFER vor.

STAHL (VII 1884) hat als Untersuchungsobjekt auch hier wieder die Lohblüte benutzt. Auf diese kann schon einfaches Wasser als Reiz wirken, eine Erscheinung, die STAHL als positiven und negativen Hydrotropismus beschrieben hat. Ein gleichmäßig auf einen Streifen feuchten Filtrierpapiers ausgebreitetes Plasmodium zieht sich stets, wenn das Papier auszutrocknen beginnt, nach den Stellen zurück, welche noch am feuchtesten zu liegen sind. Wenn man während des Austrocknens über das Papier senkrecht einen mit Gelatine bestrichenen Objektträger in 2 mm Abstand anbringt, so erheben sich an dieser Stelle, durch den von der Gelatine ausgehenden Wasserdampf angezogen, einzelne Äste vom Plasmodiumnetz senkrecht in die Höhe, bis sie die Gelatine erreichen und sich auf ihr ausbreiten; nach wenigen Stunden kann so das ganze Plasmodium auf die feuchtere Unterlage hinübergewandert sein. Zur Zeit, wo sich die Myxomyceeten zur Fruchtbildung anschicken, tritt an Stelle des positiven der negative Hydrotropismus. Die Plasmodien suchen jetzt im Gegenteil die trockensten Stellen ihrer Umgebung auf und weichen vor feuchten Gelatinestückchen und angefeuchtem Filtrierpapier, das man in ihre Nähe bringt, zurück. Die Erscheinungen des Hydrotropismus findet leicht ihre Erklärung darin, daß das Protoplasma ein gewisses Quantum von Imbibitionswasser enthält, welches in gewissen Graden schwanken und auch während der Entwicklung des Zellkörpers zu- und abnehmen kann. Je reichlicher das Protoplasma vom Imbibitionswasser durchtränkt ist, um so lebhaftere Bewegungen wird es im allgemeinen zeigen. Während der vegetativen Periode hat das Plasmodium von *Aethalium* die Neigung, seinen

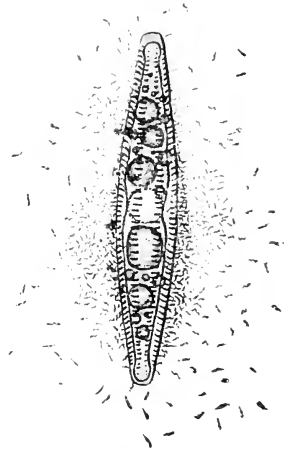


Fig. 135. Eine große Diatomee (*Pinnularia*) mit einem Haufen von *Spirochaete plicatilis* umgeben. Nach VERWORX.

Wassergehalt zu erhöhen und wird sich daher nach der Wasserquelle zu bewegen; beim Eintritt in die Fortpflanzungsperiode dagegen flieht es die Feuchtigkeit, weil bei der Sporenbildung der Wassergehalt des Protoplasmas vermindert wird.

Manche chemische Substanzen wirken anziehend, andere abstoßend auf Plasmodien ein. Wenn man ein auf feuchtem Substrat ausgebreitetes Netz von *Aethalium* mit einer Filtrierpapierkugel in Berührung bringt, die von einem Lohaufguß durchtränkt ist, so kriechen alsbald einzelne Plasmastränge nach der Nahrungsquelle hin; schon nach wenigen Stunden sind alle Zwischenräume der Papierkugel vom Schleimpilz durchsetzt. — Um den negativen Chemotropismus zu studieren, bringe man an den Rand eines auf feuchtem Filtrierpapier ausgebreiteten Schleimpilzes einen Kochsalzkristall oder Salpeter oder einen Tropfen Glycerin. Man wird dann sehen, wie unter dem Reiz der im Filtrierpapier sich ausbreitenden konzentrierten Salz- oder Glycerinlösung das Protoplasma sich von der Reizquelle in immer größeren Umkreise zurückzieht. So besitzen die leicht zerstörbaren, nackten Plasmodien die wunderbare Fähigkeit, auf der einen Seite schädlichen Substanzen aus dem Wege zu gehen, auf der anderen Seite ihr Substrat nach allen Richtungen zu durchsuchen und die ihnen zusagenden Stoffe aufzunehmen. „Trifft nämlich irgendeiner der zahlreichen Zweige eines Plasmodium zufällig auf einen an Nährstoffen reichen Boden, so erfolgt sofort ein Zufluß des Plasmas nach der begünstigsten Stelle.“

In bahnbrechenden Untersuchungen hat PFEFFER (VII 1886) die Chemotaxis kleiner, freibeweglicher Zellen, wie Samenfäden, Bakterien, Flagellaten, Infusorien, genauer erforscht und dabei ein sehr einfaches und sinnreiches Verfahren angewandt. PFEFFER nimmt feine Glaskapillaren, die 4—12 mm lang, an einem Ende zugeschmolzen sind und an dem anderen Ende eine Mündung von 0,03—0,15 mm im Lichten je nach der Größe der zu untersuchenden Organismen besitzen. Dieselben werden etwa ein Drittel oder zur Hälfte mit dem Reizmittel gefüllt, während der nach dem zugeschmolzenen Ende befindliche Raum noch Luft enthält.

Um die Gebrauchsweise zu erläutern, diene Apfelsäure, in welcher PFEFFER ein Reizmittel entdeckt hat, das die Samenfäden der Farne in hohem Grade anlockt und wahrscheinlich zu diesem Zwecke auch in der Natur von den Archegonien ausgeschieden wird. — Eine Kapillare, die mit 0,01% Apfelsäure angefüllt ist, wird nach sorgfältiger Reinigung ihrer Oberfläche in einen Tropfen Wasser, in dem sich viele Samenfäden der Farne befinden, vorsichtig hineingeschoben. Bei 100—200facher Vergrößerung wird man dann sehen, wie sofort einzelne Samenfäden nach der Öffnung der Kapillare zusteuern, von welcher die Apfelsäure in das Wasser zu diffundieren beginnt. Sie dringen alsbald in die Kapillare selbst ein; ihre Zahl nimmt rasch zu und ist in 5—10 Minuten auf viele Hunderte gestiegen. Nach einiger Zeit sind fast sämtliche Samenfäden mit Ausnahme weniger Exemplare in das Glasröhrchen hineingeschlüpft.

Wenn man in der angegebenen Weise eine Prüfung mit verschiedenen Konzentrationsgraden der Apfelsäure vornimmt, so ergibt sich ein ähnliches Gesetz wie bei der Einwirkung verschiedener Wärmegrade auf die Protoplasmaströmung. Von einem gewissen Minimalwert an, der bei 0,001% liegt und den man als Schwellenwert bezeichnet (vgl.

S. 166), wächst die anziehende Wirkung mit zunehmender Konzentration der Lösung bis zu einem bestimmten Punkt, dem Optimum oder Maximum des Reizerfolges; bei weiterer Zunahme der Konzentration nimmt erst die Anziehung ab, und hier endlich tritt ein Moment ein, wo die positive in die negative Chemotaxis umschlägt. Die stark konzentrierte Lösung wirkt geradezu entgegengesetzt und stößt die Samenfäden von sich ab. Wie gering die Menge der Apfelsäure ist, durch welche schon ein Reizerfolg erzielt werden kann, wird man am besten daraus erschen, daß in einem Röhrchen mit einer 0,001proz. Lösung sich nur 0,000000284 mg oder der 35millionste Teil eines Milligramms Apfelsäure befindet.

Wie schon oben hervorgehoben wurde, muß der chemische Reiz, um eine bestimmte Bewegungsrichtung bei einzelligen Organismen hervorzurufen, nur einseitig oder wenigstens von einer Seite intensiver einwirken. Das ist nun auch in den mitgeteilten Experimenten der Fall; denn indem aus der Kapillarmündung die Apfelsäure in die Umgebung diffundiert, geraten die Samenfäden, wenn sie zur Kapillaröffnung und wenn sie dann weiter durch dieselbe in der Röhre vordringen, in Lösungen von allmählich steigender Konzentration. Durch die Diffusion wird eine ungleiche Verteilung des Reizmittels um den Körper der Samenfäden hergestellt; „erst durch Konzentrationsunterschiede wirkt die Apfelsäure als ein die Bewegungsrichtung bestimmender Reiz“.

In einer homogenen Lösung bleiben die Samenfäden, wie nicht anders zu erwarten ist, gleichmäßig verteilt; doch wird auf sie auch unter diesen Verhältnissen eine spezifische Reizwirkung ausgeübt; sie ist allerdings nur auf indirektem Wege, und zwar daran zu erkennen, daß gewissermaßen die Stimmung der Zellen gegen Apfelsäure eine Änderung erfahren hat (vgl. auch S. 166, 175—176).

Hier bietet sich uns zugleich die beste Gelegenheit, den Sinn und die Bedeutung des WEBER-FECHNERsehen Gesetzes, welches schon in der Einleitung zum siebenten Kapitel (S. 166) eine allgemeine Besprechung gefunden hat, auf der Grundlage der ausgezeichneten Experimente von PFEFFER an einemlehrreichen Beispiel noch genauer zu erläutern und dem Verständnis dadurch näher zu bringen: Das Gesetz lautet: „Während der Reiz in geometrischer Progression zunimmt, wächst die Empfindung oder die Reaktion in arithmetischer Progression.“ Wenn der Experimentator zu der Flüssigkeit, in welcher sich die Samenfäden der Farne befinden, etwas Apfelsäure hinzufügt und gleichmäßig verteilt, so daß eine 0,0005proz. Lösung entsteht, so wirkt eine 0,001proz. Apfelsäure in einer Kapillarröhre, die zum Einfangen dienen soll, nicht mehr anlockend, wie es der Fall war zur Zeit, als die Samenfäden in reinem Wasser waren. Vielmehr muß jetzt die Kapillarflüssigkeit zur Erreichung des Schwellenwertes 0,015% und bei einem Gehalt des Wassers von 0,05% Apfelsäure 1,5% von diesem Reizmittel enthalten; oder allgemeiner ausgedrückt: die Lösung in der Kapillare muß 30mal so viel Apfelsäure enthalten als die Außenflüssigkeit, aus welcher die Samenfäden eingefangen werden sollen. Die Reizempfänglichkeit oder Reizstimmung der Samenfäden verändert sich also, wenn sie in einem Medium verweilen, das schon eine bestimmte Menge der Substanz enthält, die als Reizmittel dienen soll. Man kann sie so auf künstlichem Wege auf der einen Seite unempfindlich machen gegen schwache Lösungen von Apfelsäure, die unter veränderten Bedingungen

als gutes Reizmittel wirken, auf der anderen Seite können sie reizempfindlich gemacht werden gegen stärker konzentrierte Apfelsäurelösungen, welche in reinem Wasser befindliche Samenfäden abstoßen.

Wie gegen Licht, verhalten sich die einzelnen Zellkörper auch gegen chemische Stoffe sehr verschieden. Apfelsäure, welche die Samenfäden von Farnen kräftig anlockt, erweist sich für Samenfäden der Laubmoose völlig wirkungslos. Für diese ist wieder Rohrzucker von 0,1% ein Reizmittel. Samenfäden endlich von Lebermoosen und Characeen reagieren auf keinen von diesen Stoffen. Eine 1proz. Lösung von Fleichextrakt oder von Asparagin hat eine kräftige anziehende Wirkung auf *Bacterium termo* und *Spirillum undula* und manche andere einzellige Organismen. Schon nach 2—5 Minuten hat sich ein förmlicher Pfropf von Bakterien an der Mündung eines Kapillarröhrchens angesammelt, das in einen bakterienhaltigen Wassertropfen geschoben wird.

Wegen des ungleichen Verhaltens der Zellkörper gegen chemische Reize läßt sich die von PFEFFER ausgebildete Methode, welche sich verschiedenartig modifizieren läßt, nicht nur zum Einfangen entsprechend empfindlicher Organismen, sondern auch zur Trennung einzelner Arten in Gemischen verwenden, ähnlich wie die Galvanotaxis (S. 182) und Phototaxis (S. 175). Mit Lockmitteln versehene Glasröhrchen lassen sich, in Flüssigkeiten getaucht, als Bakterienfalle und Infusorienfalle benutzen.

Ferner ergibt sich aus den mitgeteilten Experimenten, daß chemisch besonders empfindliche Organismen gewissermaßen als Reagentien benutzt werden können, um die Gegenwart von Stoffen, die als Reiz wirken, nachzuweisen. So sind nach ENGELMANN (VII 1881) gewisse Spaltpilze ein ausgezeichnetes Reagens für Sauerstoff; denn schon der trillionste Teil eines Milligramms genügt, um sie anzulocken.

Nicht alle Stoffe, die anlockend wirken, haben einen Nährwert für die Organismen oder sind ihnen unschädlich; manche führen sogar alsbald zur Vernichtung der angelockten Organismen, wie salzylsaurer Natron, salpetersaurer Strychnin oder Morphinium. Indessen haben die meisten Stoffe, die schädlich auf den Protoplasmakörper einwirken, auch eine abstoßende Wirkung auf ihn, so die meisten sauren und alkalischen Lösungen. Zitronensäure und Natriumkarbonat wirken schon in 0,2proz. Konzentration deutlich abstoßend. Im allgemeinen und unter der obigen Einschränkung läßt sich daher immerhin sagen, daß durch den positiven Chemotropismus die Organismen in den Stand gesetzt werden, ihnen zusagende Stoffe aufzusuchen, während sie infolge des negativen Chemotropismus schädlichen Stoffen ausweichen.

Die Erscheinungen der Chemotaxis sind von großer Bedeutung auch für das Verständnis vieler Vorgänge im Körper der Wirbeltiere und des Menschen. Auch hier gibt es Zellen, welche auf chemische Reize durch bestimmt gerichtete Bewegungen und Ortsveränderungen reagieren. Es sind dies die weißen Blutkörperchen und die Lymphzellen (die Leukozyten und Wanderzellen). Die chemische Reizbarkeit der Leukozyten ist durch Versuche von LEBER (VII 1888 und 1891), MASSART und BORDET (VII 1890, 1891), STEINHAUS (VII 1889), GABRITSCHESKY (VII 1890) und anderen festgestellt worden. Wenn man nach dem Verfahren von PFEFFER feine Kapillarröhrchen mit einer kleinen Menge „entzündungserregender Substanz“ füllt und in die vordere Augenkammer oder in den Lymphsack des

Frosches einführt, so füllen sie sich in kurzer Zeit mit einer beträchtlichen Menge von Lymphkörperchen, während Röhrechen mit destilliertem Wasser nicht die gleiche Wirkung äußern. In das Unterhautbindegewebe gebracht, rufen die Röhrechen Auswanderung der Leukozyten (Diapedesis) aus den nächst angrenzenden Kapillargefäßen und unter Umständen Eiterbildung hervor.

Unter den entzündungserregenden Substanzen stehen in erster Reihe obenan viele Mikroorganismen und ihre Stoffwechselprodukte. So erwies sich bei den Versuchen von LEBER namentlich ein Extrakt von *Staphylococcus pyogenes* sehr wirksam. Dadurch greift die Lehre von der Chemotaxis in die Lehre der durch pathogene Mikroorganismen erzeugten Krankheiten bedeutungsvoll ein. Erst durch genaue Kenntnis der Chemotaxis werden viele wechselvolle Erscheinungen, die uns das Studium der Infektionskrankheiten darbietet, verständlich gemacht. Es kann nun wohl von vornherein keinem Zweifel unterliegen, daß, wenn die Leukozyten überhaupt durch chemische, von Mikroorganismen erzeugte Substanzen in einen Reizzustand versetzt werden können, dies nach ähnlichen Gesetzen wird geschehen müssen, wie sie für die Zelle im allgemeinen haben festgestellt werden können. Positive und negative Chemotaxis, Reizschwelle, Veränderung der Reizschwelle durch gleichmäßige Verteilung des Reizmittels, Reiznachwirkung werden auch auf diesem Gebiete in Betracht kommen.

So gestaltet sich denn die Beziehung der Leukozyten zu den als Reiz wirkenden Substanzen zu einem komplizierten Prozeß, der je nach den vorliegenden Bedingungen sehr verschieden ausfallen kann. Denn die von den Mikroorganismen ausgeschiedenen Stoffwechselprodukte werden je nach ihrer Natur und je nach ihrer Konzentration bald eine anziehende, bald eine abstoßende Reizwirkung ausüben müssen. Außerdem aber wird die Einwirkung sich noch verändern, wenn die Stoffwechselprodukte der Mikroorganismen sich nicht nur am Ort ihrer Entstehung in den erkrankten Gewebspartien vorfinden und von da aus die Leukozyten reizen, sondern auch noch im Blutstrom selbst in gleichmäßiger Verteilung enthalten sind. Dann werden, wie es bei dem Beispiel mit den Samenfäden und der Apfelsäure der Fall war (S. 190, 191), die im Blut gleichmäßig verteilten bakteriellen Stoffwechselprodukte die Reaktionsweise der Leukozyten gegen die am Orte der Erkrankung angehäuften Stoffwechselprodukte modifizieren. Hierbei muß das relative Verhältnis der hier und dort vorhandenen wirksamen Substanzen Ausschlag geben.

Wie O. HERTWIG in einer kleinen, gemeinverständlichen Schrift: „Über die physiologische Grundlage der Tuberkulinwirkung, eine Theorie der Wirkungsweise bazillärer Stoffwechselprodukte“ (VII 1894) nachzuweisen versucht hat, scheinen sich durch Berücksichtigung dieser Verhältnisse viel interessante Erscheinungen erklären zu lassen, welche durch französische Forscher, ROGER, CHARRIN, BOUCHARD (VII 1894) usw. bei ihren verschiedenartigen Experimenten mit den Stoffwechselprodukten des *Bacillus pyocyaneus*, des Milzbrandbacillus usw. und durch KOCH bei seiner Tuberkulintherapie beobachtet worden sind.

## ACHTES KAPITEL.

### Die Lebereigenschaften der Zelle.

#### IV. Die Fortpflanzung der Zelle auf dem Wege der Teilung.

##### Geschichte der Zellenentstehung.

Eine der wichtigsten Eigenschaften der Zelle, durch welche die Erhaltung und Vervielfältigung des Lebens überhaupt erst ermöglicht wird, ist ihre Fähigkeit, neue Gebilde ihresgleichen zu erzeugen. Wie durch zahllose Beobachtungen immer sicherer gezeigt worden ist, entstehen neue Elementarorganismen nur in der Weise, daß Mutterzellen auf dem Wege der Selbstteilung in zwei oder mehr Tochterzellen zerlegt werden. (Omnis cellula e cellula.) Dieser für die Erkenntnis des Lebens grundlegende Satz ist nach mühsamer Arbeit auf mannigfachen Umwegen und nach vielfachen Irrungen erreicht worden.

Schon SCHLEIDEN (I 1838) und SCHWANN (I 1839) legten sich bei Ausarbeitung ihrer Theorien die sich naturgemäß aufdrängende Frage vor: In welcher Weise bilden sich neue Zellen? Ihre Antwort, die sie auf Grund sehr lückenhafter und ungenauer Beobachtungen gaben, war eine verkehrte; sie ließen die Zellen, die sie mit Vorliebe Kristallen verglichen, wie diese in einer Mutterlauge entstehen. Die Flüssigkeit im Innern einer Pflanzenzelle bezeichnete SCHLEIDEN als Cytoblastem, als Keimstoff, als eine Art Mutterlauge. In dieser sollten sich junge Zellen in der Weise entwickeln, daß sich zuerst ein festes Körnchen, der Nucleolus des Kerns, bildet, daß darauf um ihn sich eine Substanzschicht niederschlägt und zur Kernmembran wird, indem Flüssigkeit zwischen beide dringt. Der Kern ist wieder der Organisationsmittelpunkt für die Zelle, daher er auch Cytoblast genannt wird. Es wiederholt sich derselbe Prozeß wie bei der Bildung des Kerns um den Nucleolus. Um den Cytoblast scheidet sich durch Niederschlag aus dem Zellsaft eine Membran aus; sie liegt ihm anfangs dicht auf, entfernt sich aber dann von ihm, indem wieder Flüssigkeit zwischen beide eindringt.

SCHWANN (I 1839) adoptierte die SCHLEIDENSche Theorie und verfiel dabei in einen zweiten, noch größeren Irrtum. Er ließ nämlich die jungen Zellen nicht allein im Innern von Mutterzellen, wie es SCHLEIDEN tat, ihren Ursprung nehmen, sondern auch außerhalb von ihnen in einem organischen Stoff, welcher bei den Tieren als Intercellularsubstanz in manchen Geweben vorgefunden wird, und welchen er ebenfalls als Cytoblastem bezeichnete. SCHWANN lehrte also freie Zellbildung sowohl innerhalb als außerhalb von Mutterzellen, eine wahre Urzeugung von Zellen aus formlosem Keimstoff.



Das waren schwere, fundamentale Irrtümer, von denen sich am raschesten die Botaniker losgesagt haben. Durch MOHL (VIII 1835, 1837), UNGER und besonders durch die vorzüglichen Untersuchungen NÄGELIS (VIII 1845) konnte schon im Jahre 1846 ein allgemeines Gesetz formuliert werden. Nach ihm bilden sich neue Pflanzenzellen stets nur aus bereits vorhandenen, und zwar in der Weise, daß Mutterzellen durch einen Teilungsakt, wie ihn MOHL zuerst beobachtet hat, in zwei oder mehrere Tochterzellen zerfallen.

Viel hartnäckiger hat sich die Lehre von der Urzeugung der Zellen aus einem Cytoblastem in der tierischen Gewebelehre, namentlich auf dem Gebiete der pathologischen Anatomie, erhalten, wo die Geschwulst- und Eiterbildung auf sie zurückgeführt wurde. Erst nach manchen Irrwegen und durch die Bemühungen von vielen Forschern, insbesondere von v. KÖLLIKER (VIII 1844, 1845), REICHERT (VIII 1846, 1847) und REMAK (VIII 1852, 1855) wurde auch hier mehr Klarheit in die Frage der Zellengeseue gebracht und zuletzt noch das Schlagwort „Omnis cellula e cellula“ durch VIRCHOW (I 1858) der Cytoblastemlehre entgegen gestellt. Wie bei den Pflanzen, existiert auch bei den Tieren keine Urzeugung von Zellen. Die vielen Milliarden von Zellen, aus denen z. B. der erwachsene Körper eines Wirbeltieres besteht, sind insgesamt hervorgegangen aus der unendlich oft wiederholten Teilung einer Zelle, des Eies, mit welchem das Leben eines jeden Tieres beginnt.

So konnte VIRCHOW mit Recht jetzt in seiner berühmten Cellularpathologie 1858 den allgemeinen Ausspruch tun: „Wo eine Zelle entsteht, da muß eine Zelle vorausgegangen sein, ebenso wie das Tier nur aus dem Tiere, die Pflanze nur aus der Pflanze entstehen kann. Auf diese Weise ist, wenngleich es einzelne Punkte im Körper gibt, wo der strenge Nachweis noch nicht geliefert ist, doch das Prinzip gesichert, daß in der ganzen Reihe alles Lebendigen, dies mögen nun ganze Pflanzen oder tierische Organismen oder integrierende Teile derselben sein, ein ewiges Gesetz der kontinuierlichen Entwicklung besteht.“

Über die Rolle, welche der Kern bei der Zellteilung spielt, gelang es den älteren Histologen nicht, zur Klarheit zu gelangen. Mehrere Jahrzehnte lang standen sich zwei Ansichten gegenüber, von denen bald die eine, bald die andere zeitweilig zu einer größeren Allgemeingeltung gelangt ist. Nach der einen Ansicht [die meisten Botaniker, REICHERT (VIII 1847), AUERBACH (VIII 1874) usw.] soll der Kern vor jeder Teilung verschwinden und sich auflösen, um in jeder Tochterzelle wieder von neuem gebildet zu werden; nach der anderen Ansicht dagegen [C. E. VON BAER, JOH. MÜLLER, REMAK (VIII 1852), LEYDIG, GEGENBAUR, HAECKEL (I 1886.) VAN BENEDEN usw.) soll der Kern in den Teilungsprozeß aktiv eingreifen; noch vor seinem Beginn soll er sich strecken und der späteren Teilungsebene entsprechend einschnüren und in zwei Hälften zerfallen, welche nach entgegengesetzter Richtung etwas auseinanderweichen. Dann soll sich auch der Zellkörper selbst einschnüren und in zwei Stücke trennen, für welche die beiden Tochterkerne Attraktionszentren darstellen.

Jede dieser diametral entgegengesetzten Ansichten enthielt ein kleines Stück Wahrheit; keine entsprach dem wirklichen Vorgang, der den älteren Histologen zum Teil wegen der von ihnen angewandten Untersuchungsmethoden verborgen blieb. Erst in den letzten fünf Jahrzehnten ist die Erkenntnis des Zellenlebens durch die Erforschung der

hochinteressanten Kernstrukturen und Kernmetamorphosen bei der Zellteilung durch SCHNEIDER (VIII 1873), FOL (VIII 1873, 1877), AUERBACH (VIII 1874), BÜTSCHLI (VIII 1876), STRASBURGER (VIII 1875, 1884, 1888), O. HERTWIG (VIII 1875—1890), R. HERTWIG (VIII 1875 bis 1877), FLEMMING (VIII 1879—1891), VAN BENEDEN (VIII 1883 bis 1887), RABL (VIII 1889), BOVERI (VIII 1887—1903) und vielen anderen in eingreifender Weise gefördert worden. Ihre Untersuchungen, auf die wir in diesem Abschnitt noch öfters zurückkommen werden, haben zu dem allgemeinen Resultat geführt, daß der Kern ein permanentes Organ der Zelle ist, welchem eine sehr wichtige und namentlich bei der Teilung sich äußernde Aufgabe im Zellenleben zugefallen ist. Wie eine Zelle nicht durch Urzeugung entsteht, sondern direkt auf dem Wege der Teilung aus einer anderen Zelle hervorgeht, so bildet sich auch der Kern niemals neu, sondern stammt immer von Substanzen eines anderen Kernes ab. Die Erkenntnis „Omnis cellula e cellula“ findet eine Ergänzung durch den Zusatz „Omnis nucleus e nucleo“.

Indem wir die zur Einführung in unseren Gegenstand dienende kurze historische Einleitung beschließen, soll jetzt ein Überblick über das umfangreiche Tatsachenmaterial, welches in 50jähriger Arbeit gesammelt worden ist, in zwei Hauptabschnitten gegeben werden. Der eine behandelt die Erscheinungen der Kernvermehrung, die in einer dreifach verschiedenen Weise als Kernsegmentierung oder Mitose, als Kernzerstückerung oder Amitose, und als endogene Kernvermehrung vor sich gehen kann (Kap. VIII). Der zweite Abschnitt (Kap. IX) hat sich dann mit den verschiedenen Arten der Vermehrung der Zelle, die entweder unmittelbar oder später sich an die Kernteilung anschließt, zu beschäftigen. In beiden Abschnitten wird auch in je einem Anhang noch auf experimentelle Abänderungen des normalen Verlaufs sowohl der Kern- als Zellteilung eingegangen werden.

### Erster Abschnitt. Der Prozeß der Kernteilung in seinen drei verschiedenen Arten.

#### I. Die Kernsegmentierung.

Mitose (FLEMMING), Karyokinese (SCHLEICHER).

Die Karyokinese verläuft unter sehr komplizierten und gesetzmäßigen Erscheinungen, welche bei Tieren, bei Pflanzen und sogar bei vielen Protozoen festgestellt worden sind und in ganz auffallender Weise untereinander übereinstimmen. Das Wesentliche des Prozesses besteht darin, daß die im ruhenden Kern vorhandenen verschiedenen chemischen Substanzen (s. S. 34) sich schärfer voneinander trennen, typische Umlagerungen eingehen, sich in faserige Gebilde (Spindelfasern und Chromosomen) umwandeln (Fig. 139) und unter Auflösung der Kernmembran mit dem Protoplasmakörper, der ebenfalls häufig strahlige Differenzierungen zeigt, in eine nähere Wechselbeziehung treten. Besonders fällt hierbei die gesetzmäßige Anordnung des Chromatins in die Augen; sie ist auch in ihren Einzelheiten bisher am genauesten und sichersten verfolgt worden, während betreffs des Schicksals der übrigen Kernsubstanzen noch manches in Dunkel gehüllt ist.

Die ganze Chromatinmenge des Kernes wandelt sich bei der Teilung in eine für jede Tierart konstante Anzahl von feinen Fadenabschnitten um, welche untereinander nahezu gleich lang, meist gekrümmt und nach

den einzelnen Tier- und Pflanzenarten von abweichender Form und Größe sind; bald sehen sie wie Schleifen, wie Haken, wie Stäbchen oder, wenn sie sehr klein sind, wie Körner aus. WALDEYER (VIII 1888) hat für sie die Bezeichnung Chromosomen vorgeschlagen. Wir werden hierfür ab und zu als deutsche Bezeichnung auch das ebenso für alle einzelne Fälle passende Wort „Kernsegmente“ gebrauchen. Das Wort drückt zugleich das Wesentliche der mitotischen Teilung aus, welches doch hauptsächlich darin besteht, daß das Chromatin in Segmentierung“ als Ersatz für den längeren und weniger bezeichnenden Ausdruck „indirekte Kernteilung“ oder für die Fremdwörter „Mitose und Karyokinese“ geeignet zu sein.

Im Verlaufe der Teilung zerfallen die Chromosomen durch eine Längsspaltung in je zwei, eine Zeitlang parallel verlaufende und noch eng verbundene Tochterchromosomen (resp. -Segmente). Dieselben weichen dann in zwei Gruppen auseinander und werden in gleicher Zahl auf die Tochterzellen verteilt, wo sie die Grundlage für ihre bläschenförmigen Kerne bilden (vgl. die Fig. 139—141).

Für den Prozeß der Kernsegmentierung ist ferner charakteristisch 1. das Auftreten zweier Pole, welche allen Zellbestandteilen als Mittelpunkte für ihre Anordnung dienen; 2. die Ausbildung der sog. Kernspindel; 3. die strahlige Anordnung des Protoplasma um ihre Enden.

Was die beiden Teilungspole betrifft, so erscheinen sie schon früh am bläschenförmigen Kern zu einer Zeit, wo seine Membran noch nicht aufgelöst ist, und zwar in dem an die Membran unmittelbar angrenzenden Protoplasma. Sie liegen zu dieser Zeit dicht beieinander und bestehen aus zwei außerordentlich kleinen Kügelchen, welche von dem schon früher beschriebenen Zentralkörperchen oder Zentriol abstammen. Später rücken die Zentriolen allmählich, indem sie um die Kernoberfläche einen Halbkreis beschreiben, weiter auseinander, bis sie die entgegengesetzten Enden des Kerndurchmessers einnehmen.

Zwischen ihnen bildet sich die Kernspindel aus. Sie besteht aus zahlreichen, sehr feinen, parallel angeordneten Spindelfäserchen, die zum Teil vom Liningerüst des ruhenden Kerns herrühren. In ihrer Mitte liegen sie etwas weiter auseinander, während sie mit ihren Enden nach den Polen zu konvergieren, wodurch das Bündel der Fäserchen mehr oder minder die Form einer Spindel erhält. Die Spindel wird erst klein angelegt, wenn die Zentralkörperchen auseinanderzuweichen beginnen, und ist dann schwer als ein sie verbindender Substanzstreifen sichtbar zu machen. Sie wächst mit zunehmender Entfernung der Pole gleichfalls an Größe heran und hebt sich dabei schärfer von ihrer Umgebung ab.

Um die Pole der Kernfigur beginnt sich auch das Protoplasma der Zelle in einer Weise anzuordnen, als ob von ihnen gleichsam eine polare Wirkung ausgeübt würde (Fig. 153). Es entsteht eine Figur wie um die Enden eines Magneten, die in Eisenfeilspäne eingetaucht sind. Das Protoplasma bildet zahlreiche feine Fäden, welche sich um die Zentriolen als Mittelpunkte oder Attraktionszentren in radiärer Richtung, also strahlig, herum gruppieren. Die Protoplasmastrahlen sind anfangs kurz und auf die allernächste Umgebung der Attraktionszentren beschränkt. Während des Verlaufes des Teilungsprozesses aber werden

sie immer länger, bis sie sich endlich durch den ganzen Zellkörper erstrecken. Die protoplasmatische Figur um die Pole wird in der Literatur als Plasmastrahlung, Strahlenfigur, Stern, Sonne (wobei die Fäden den von einem Himmelskörper ausgehenden Lichtstrahlen verglichen werden), Attraktionssphäre usw. beschrieben.

Das sind kurz die verschiedenartigen Elemente, aus denen sich die Kernteilungsfiguren zusammensetzen. Zentriolen, Spindel und die beiden Plasmastrahlungen werden von FLEMMING als der achromatische Teil der Kernteilungsfigur zusammengefaßt und den verschiedenen Bildern, die durch Umordnung des Chromatins entstehen und den chromatischen Teil der Figur bilden, gegenüber gestellt.

Alle einzelnen Bestandteile der gesamten Teilungsfigur ändern sich durch Umgruppierung ihrer Elemente im Verlauf des ganzen Prozesses in gesetzmäßiger Weise. Um sich besser zu orientieren, empfiehlt es sich, vier verschiedene Phasen zu unterscheiden, die sich überall in regelmäßiger Folge ablösen. Wir bezeichnen sie mit Namen, die von STRASBURGER eingeführt sind, als Prophase, Metaphase, Anaphase und Telophase, grenzen aber die einzelnen Phasen, wie es auch von WILSON geschehen ist, in etwas anderer Weise gegeneinander ab, als es STRASBURGER versucht hat. Die erste Phase besteht in der Vorbereitung des ruhenden Kerns zur Teilung und führt zur Bildung der Chromosomen, der Kernpole und der ersten Anlage der Spindel. In der zweiten Phase gruppieren sich die Chromosomen nach Auflösung der Kernmembran zu einer regelmäßigen Figur in der Mitte zwischen beiden Polen im Äquator der Spindel. In der dritten Phase verteilen sich die Tochterchromosomen, welche aus Längsspaltung der Muttersegmente schon in einer der vorausgegangenen Phasen entstanden sind, auf zwei Gruppen, die sich vom Äquator in entgegengesetzten Richtungen entfernen und bis in die Nähe der Kernpole auseinanderweichen. Die vierte Phase führt zur Rekonstruktion von bläschenförmigen, ruhenden Tochterkernen aus den zwei Gruppen der Tochterchromosomen und zur Teilung des Zellkörpers in zwei Tochterzellen.

Nach dieser allgemeinen Orientierung soll der Verlauf der Zellteilung an einzelnen Beispielen aus dem Tier-, dem Pflanzen- und Protistenreich in seinen Einzelheiten genauer beschrieben werden, wobei auch auf Variationen und Besonderheiten in einzelnen Fällen unter Hervorhebung strittiger Punkte eingegangen werden wird.

### 1. Die Kernsegmentierung im Tierreich.

Hier sind die zum Studium geeignetsten und am häufigsten untersuchten Objekte die Gewebszellen junger Larven von *Salamandra maculata* und von Triton, die Samenzellen geschlechtsreifer Tiere, ferner die Furchungskugeln kleiner, durchsichtiger Eier, namentlich von Nematoden (*Ascaris megalocephala*) und von Echinodermen (*Toxopneustes lividus*).

#### a) Kernteilung bei *Salamandra maculata*. Prophase. Vorbereitung des Kerns zur Teilung.

Bei *Salamandra maculata* gehen Veränderungen am ruhenden Kern schon geraume Zeit vor Beginn der Teilung vor sich. Die überall auf dem Liniengerüst ausgebreiteten Chromatinkörnchen (Fig. 136 A) rücken

an einzelnen Stellen dichter aneinander und ordnen sich zu gewundenen, feinen Fäden an, die mit kleinen Zäckchen und Höckern bedeckt sind. Von diesen entspringen unter rechtem Winkel zahlreiche, feinste Fäserchen, die nun sichtbar werdenden Strecken des Liningerüsts, von deren Oberfläche sich das Chromatin zurückgezogen hat. Später werden die Chromatinfäden noch deutlicher ausgeprägt und nehmen, indem die Zäckchen und Höcker schwinden, eine vollkommen glatte Oberfläche (Fig. 136 B) an. Da sie nach allen Richtungen den Kernraum in Windungen durchsetzen, erzeugen sie eine Figur, welche FLEMMING die Knäuelform (Spirem) nennt. In den Spermatozyten von *Salamandra* ist der Knäuel viel weniger dicht als in den Epithelzellen, in denen der Faden zugleich auch viel feiner und länger ist (Fig. 136 C). Darüber, ob anfangs der Knäuel aus einem einzigen, langen Faden oder gleich aus einer größeren Anzahl von solchen besteht, lauten die Angaben

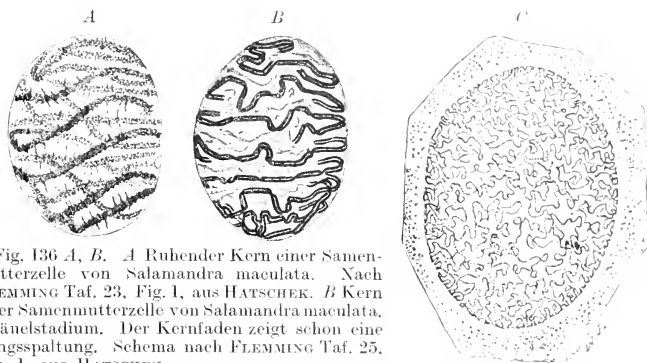


Fig. 136 A, B. A Ruhender Kern einer Samennutterzelle von *Salamandra maculata*. Nach FLEMMING Taf. 23, Fig. 1, aus HATSCHKE. B Kern einer Samennutterzelle von *Salamandra maculata*. Knäuelstadium. Der Kernfaden zeigt schon eine Längsspaltung. Schema nach FLEMMING Taf. 25, Fig. 1, aus HATSCHKE.

Fig. 136 C. Epithelkern im Anfang der Teilung von der Mundbodenplatte des Kiemengerüsts einer Salamanderlarve. Enge Knäuelform. Zwei Nukleolenreste noch erhalten. Nach FLEMMING.

verschieden. Der zweite Fall scheint mir mit RABL (VIII 1889) das Wahrscheinlichere zu sein.

In der Färbbarkeit tritt gegen früher ein auffallender Unterschied ein. Je deutlicher und schärfer die Fäden ausgeprägt werden, um so stärker färben sie sich und um so energischer halten sie auch den Farbstoff fest, wie dies beim Gerüst des ruhenden Kerns nicht der Fall ist. Besonders bei Anwendung der GRAM'schen Färbungsmethode läßt es sich erreichen, daß die ruhenden Kerne allen Farbstoff abgeben, während die in Vorbereitung zur Teilung begriffenen und die sich teilenden Kerne allein durch ihre starke Färbung die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich ziehen.

In den Anfangsstadien der Knäuelbildung sind die Nukleolen noch vorhanden, verkleinern sich aber allmählich und sind bald spurlos verschwunden, ohne daß es bis jetzt gelungen ist, ganz sicher zu erforschen, was aus ihrer Substanz geworden ist.

Während der Ausbildung des Knäuels kann man bei sorgsamer Beobachtung an der Oberfläche des Kerns eine kleine Stelle erkennen

welche während des weiteren Prozesses sich immer deutlicher markiert, das Polfeld von RABL (Fig. 137). Die ihr vis-à-vis gelegene Oberfläche des Kernes ist die Gegenpolseite. Nach ihnen beginnen sich die Chromatinfäden immer deutlicher zu orientieren. Von der Gegenpolseite kommend, ziehen sie bis in die Nähe des Polfeldes, „biegen hier schleifenförmig um und kehren dann wieder in vielen kleinen, unregelmäßigen, zackigen Windungen in die Nähe ihres Ausgangspunktes zurück“. Im weiteren Verlauf werden die Fäden kürzer und entsprechend dicker, sie sind weniger gewunden und rücken etwas weiter auseinander, so daß jetzt der ganze Fadenknäuel viel lockerer geworden ist. Ihre Schleifenform tritt immer deutlicher hervor. Die Gesamtzahl der Schleifen läßt sich in günstigen Fällen auf 24 bestimmen, eine Zahl, welche für die Gewebszellen, für die Ovogonien und Spermatogonien von Salamandra und Triton gesetzmäßig ist.

Gleichzeitig haben sich im Polfeld wichtige Gebilde der Kernfigur, die beiden Zentriolen und die Spindel angelegt. Sie sind auf diesem

Fig. 137.

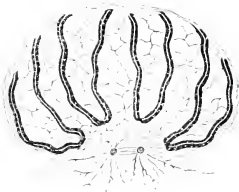


Fig. 138.



Fig. 137. Schematische Darstellung eines Kernes mit dem Polfeld, in welchem zwei Zentrosomen und die Spindel entstehen. Nach FLEMMING, Taf. 39, Fig. 37.

Fig. 138. Kern einer Spermatoocyte von *Salamandra maculata* in Vorbereitung zur Teilung. Anlage der Spindel zwischen den beiden Zentrosomen. Nach HERMANN (VIII, 1891), Taf. 31, Fig. 7.

Stadium wegen ihrer geringen Färbbarkeit, ihrer Kleinheit und Zartheit schwer sichtbar zu machen, da sie schon durch Körnchen, die sich im Protoplasma in ihrer Umgebung ansammeln, mehr und minder verdeckt werden können. Nach FLEMMING, HERMANN und MEVES sind jetzt an gelungenen Präparaten zwei dicht beieinander gelegene Zentriolen zu beobachten, zwischen denen eine kleine Anzahl von verbindenden Fäden als erste Anlage der späteren Spindel auftritt (Fig. 137).

#### Metaphase der Teilung.

Der Beginn der Metaphase läßt sich am besten wohl von der Zeit an rechnen, wo die Kernmembran undeutlich wird und sich auflöst. Indem der Kernsaft sich gleichmäßig im Zellkörper verteilt, kommen die Kernsegmente jetzt mitten in das Protoplasma zu liegen (Fig. 138). In ihrer Nähe befinden sich die beiden Zentrosomen, die jetzt weiter auseinanderrücken. In demselben Maße nimmt zwischen ihnen die Spindelanlage an Ausdehnung und Deutlichkeit zu und zeigt sich aus zahlreichen, feinsten Fäserchen zusammengesetzt, die sich kontinu-

ierlich von einem Zentrosom zum andern erstrecken, wie die von HERMANN und MEVES dargestellten Präparate so schön zeigen. Jetzt beginnt auch von den Polen der Kernfigur sich ein Einfluß auf das umgebende Protoplasma geltend zu machen. Zahlreiche Protoplasmafäden gruppieren sich in radiärer Richtung um je ein Zentriol als Mittelpunkt herum, und zwar so, daß sie vorzugsweise nach der Gegend, wo die Chromosomen liegen, ausstrahlen und sich an ihrer Oberfläche anzusetzen scheinen. Rasch vergrößert sich von jetzt ab die Spindel, bis sie die anschließenden Dimensionen der Fig. 139 erreicht hat.

Währendem verändert sich auch die chromatische Figur von Grund aus (Fig. 139). Die Chromosomen sind noch um ein Erhebliches kürzer und dicker geworden: sie legen sich um die Mitte der Spindel als ein vollständig geschlossener Ring herum und gehen jetzt die von FLEMMING als Mutterstern (Monaster) beschriebene, regelmäßige Anordnung ein. Auch zeigen sie jetzt die Schleifenform auf das deutlichste ausgeprägt. Ohne Ausnahme haben sie sich so orientiert, daß die Winkel der Schleifen gegen die Spindelachse, ihre beiden Schenkel dagegen nach der Oberfläche der Zelle gekehrt sind. Alle 24 Schleifen liegen ziemlich genau in einer Ebene, welche senkrecht durch die Mitte der Spindel hindurchgeht, als Äquatorialebene bezeichnet werden kann und mit der später auftretenden Teilungsebene identisch ist. Von einem der beiden Pole aus betrachtet, hat die chromatische Figur „die Form eines Sterns, dessen Strahlen von den Schenkeln der Schleifen gebildet werden, und dessen Mitte das Bündel achromatischer Fäden, das die Kernspindel aufbaut, durchsetzt“. Bei dieser Ansicht lassen sich die Chromosomen am besten überblicken und ihre Zahl läßt sich auf 24 bestimmen.

In die zweite Phase fällt noch ein sehr wichtiger Vorgang. Wenn man an gut konservierten Präparaten und bei starker Vergrößerung die Chromosomen (Fig. 139) genauer untersucht, so wird man wahrnehmen, daß ihrer Länge nach ein feiner Spalt durch sie hindurchgeht, und daß infolgedessen jetzt jedes Muttersegment in genau parallel verlaufende und dicht zusammenliegende Tochtersegmente zerlegt ist. Da früher bei der Anlage der Segmente aus dem Kerngerüst von dieser Struktur nichts zu sehen war, muß sie sich erst nachträglich ausgebildet haben. Meist tritt die Längsspaltung schon in der Prophase des lockeren Knäuels ein (Fig. 136 B); sie ist in der zweiten Phase des Muttersterns vollendet und am schärfsten ausgeprägt. Der ganze Vorgang, welcher

zuerst von FLEMMING (VIII 1879) bei Salamandra entdeckt, an diesem und anderen Objekten von VAN BÉNEDEX (VIII 1883), HEUSER (VIII 1884), GUGNARD (VIII 1884), RABL (VIII 1889) und vielen anderen bestätigt worden ist, scheint bei der indirekten Kernteilung überall vorzukommen und ist für das Verständnis des Teilungsprozesses von der größten Wichtigkeit, wie bei seiner theoretischen Beurteilung später gezeigt werden wird.



Fig. 139. Schematische Darstellung der Kernsegmentierung. Nach FLEMMING. Stadium, auf welchem die Kernsegmente im Äquator der Spindel angeordnet sind. Aus HATSCHKEK.

### Anaphase der Teilung.

Die Anaphase der Teilung ist dadurch ausgezeichnet, daß sich die äquatorial gelegene, äußerlich noch einfache Gruppe der längsgespaltenen Mutterchromosomen nunmehr in die beiden Gruppen der Tochterchromosomen immer schärfer dadurch sondert, daß diese nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderweichen und in die Nähe der beiden Pole der Kernfigur zu liegen kommen (Fig. 140 A, B, C). Aus dem Mutterstern entstehen, wie FLEMMING sich ausdrückt, die beiden Tochtersterne (Dyaster). Der schwer zu beobachtende Vorgang vollzieht sich im einzelnen in folgender Weise:

Die durch Längsspaltung entstandenen Tochtersegmente je eines ursprünglichen Muttersegmentes trennen sich an dem Winkel der Schleife, welcher der Spindel zugekehrt ist, voneinander und weichen nach den Zentrosomen zu auseinander, während sie an den Schenkelenden noch eine Zeitlang in Zusammenhang bleiben. Schließlich erfolgt auch hier eine Trennung. Aus den 24 Mutterschleifen sind zwei Gruppen von je 24 Tochtersehleifen entstanden, die bis auf einen geringen Abstand an

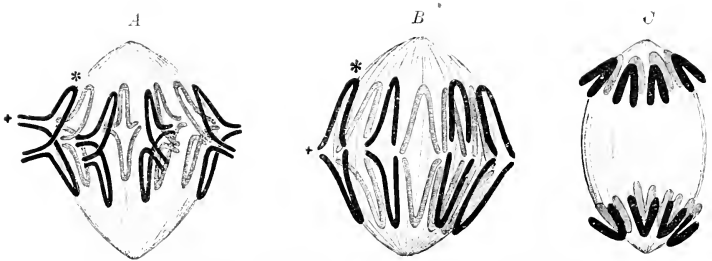


Fig. 140. Schematische Darstellung der Kernsegmentierung. Nach FLEMMING. Die Tochtersegmente weichen nach den Polen in zwei Gruppen auseinander.

die Zentrosomen heranrücken und dann in ihrer Bewegung Halt machen. Nie kommen sie an die Pole selbst zu liegen. Zwischen den beiden Gruppen spannen sich feine „Verbindungsfäden“ aus, deren Ursprung wohl auf die Spindelfasern zurückzuführen ist.

Die einzelnen Schleifen haben „ihre Winkel nach den Polen, ihre Schenkelenden teils schräg, teils senkrecht gegen die Äquatorialebene gekehrt“. Sie sind ihrer Entstehung gemäß anfangs viel dünner als die Mutterfäden, verkürzen sich aber von jetzt ab und werden dementsprechend dicker. Bei der Entstehung der Tochtersterne liegen sie ziemlich lose nebeneinander, dann rücken sie dichter zusammen, so daß sich ihre Anzahl und ihr Verlauf wieder schwieriger und nur ausnahmsweise feststellen läßt.

### Telophase der Teilung.

Während der Telophase wandelt sich allmählich jede Gruppe von Tochterchromosomen wieder in einen bläschenförmigen, ruhenden Kern um (Fig. 141). Die Fäden rücken noch enger zusammen, krümmen sich stärker und werden durch Aufnahme von Kernsaft dicker: sie erhalten eine rauhe und zackige Oberfläche, indem sie kleine Fortsätze nach außen hervorstrecken. Um die ganze Gruppe herum bildet sich eine zarte Kernmembran aus. Die Strahlung im Protoplasma wird allmählich



schwächer und ist bald ganz geschwunden. Auch das Zentrosom und die Spindelfasern sind in vielen Gewebszellen schließlich nicht mehr nachzuweisen. Was aus ihnen wird, ist noch nicht mit genügender Sicherheit aufgeklärt. In der Gegend des früheren Zentrosomen zeigt der in Rekonstruktion begriffene Tochterkern eine Delle. RABL erblickt in ihr das früher beschriebene Polfeld des sich zur Teilung anschickenden Kerns und vermutet, daß sich hier das Zentrosom in das Protoplasma des Zellenleibes eingeschlossen erhält. In der letzten Generation der Spermatozyten ist das Zentrosom jederzeit aufzufinden und läßt sich von ihm der Nachweis führen, daß es bei der Verwandlung der Spermatiden in die Spermatozoen ihr Mittelstück liefert. Allmählich schwillt der Kern durch Aufnahme von Kernsaft mehr an, wird kugelig und erhält wieder das Gerüstwerk des ruhenden Kerns mit unregelmäßig verteilten, kleineren und größeren Chromatinkörnchen. Auch ein oder mehrere Nukleolen sind während der Rekonstruktion im Gerüstwerk wieder zum Vorschein gekommen; doch ist es noch nicht gelungen, über ihre Herkunft Sichereres zu ermitteln.

Wenn am Anfang der vierten Phase die beiden Tochtersterne am weitesten auseinandergerückt sind und die einleitenden Schritte zur Umwandlung in die Tochterkerne geschehen, kommt es auch zur Teilung des Zellkörpers selbst. Die Strahlungen an den Zentrosomen haben dann ihre größte Ausdehnung erreicht. Jetzt macht sich eine kleine Furche an der Oberfläche des Zellkörpers bemerkbar, entsprechend einer Ebene, welche senkrecht durch die Mitte der Kernachse, welche die beiden Zentrosomen verbindet, hindurchgeht. „Die Furche beginnt einseitig, greift nach und nach um den Äquator herum, bleibt aber auf der Seite, wo sie begann, tiefer als auf der entgegengesetzten“ (FLEMMING). Die ringförmige Einschnürung schneidet bald immer tiefer in den Zellkörper ein und zerlegt ihn schließlich vollständig in zwei nahezu gleichgroße Hälften, von denen eine jede einen in Rekonstruktion begriffenen Tochterkern einschließt. Mit Beendigung der Durchschnürung beginnt die Strahlung an den Polen zu erlöschen.

An vielen Objekten sind die oben erwähnten Verbindungsfasern zwischen den Tochterkernen bis zur Vollendung der Teilung nachzuweisen. Sie werden dann auch bei der Zerschnürung des Zellkörpers in ihrer Mitte durchgetrennt. Zu dieser Zeit kann zuweilen in ihrer Mitte eine geringe Anzahl sich scharf färbender Kügelchen bemerkt werden, die FLEMMING (VIII 1891) Zwischenkörperchen nennt und als ein mutmaßliches Äquivalent der bei Pflanzen besser ausgebildeten Zellplatte deutet.

#### b) Kernteilung in den Eizellen von *Ascaris megaloccephala*.

In den Eiern von *Ascaris* zeichnen sich die Kerne durch die Größe und Deutlichkeit der Zentrosomen und durch die geringe Anzahl ihrer Chromosomen aus, die bei einer Art vier, bei einer anderen sogar nur zwei beträgt. Besonders deutlich ist an diesem Objekt ein sehr wich-

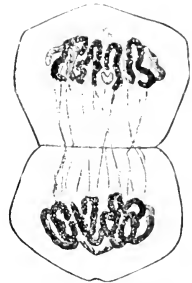


Fig. 141. Schematische Darstellung der Kernsegmentierung. Nach FLEMMING. Aus den Tochtersegmenten beginnt sich der ruhende Kern zu bilden.

tiges Phänomen, die Vermehrung der Zentrosomen durch Selbstteilung, zu beobachten. Am besten nehmen wir die Untersuchung zu der Zeit auf, wo sich das Ei zum ersten Male gefurcht hat und sich zu beiden Seiten der Teilungsebene aus den vier Kernschleifen wieder ein bläschenförmiger, unregelmäßig konturierter Kern hervorbildet (Fig. 142). Derselbe besitzt mehrere lappenförmige Fortsätze an den Gegenpolseite und zeigt das Chromatin in einem lockeren Gerüstwerk ausgebreitet. In der Gegend des früheren Poles der Teilungsfigur ist noch das Zentrosom zu erkennen, eingehüllt in körniges Protoplasma, welches gegen die Dottermasse des Eies absticht und von BOVERI als Archoplasma beschrieben wird.

Ehe nun überhaupt der Kern zur vollen Ruhe zurückgekehrt ist, ja zuweilen sogar vor Abschluß der ersten Teilung, setzen schon wieder die Vorbereitungen zur zweiten Teilung ein; sie beginnen mit Veränderungen des Zentrosoms (Fig. 144). Es streckt sich parallel zur ersten Teilungsebene in die Länge, wird biskuitförmig und teilt sich, wie VAN BENEDEN (VIII 1887) und BOVERI (VIII 1887\*, 1888) entdeckt

Fig. 142.

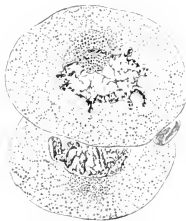


Fig. 143.



Fig. 144.



Fig. 142. Zweigeitelltes Ei von *Ascaris megaloccephala*; die Kerne im Ruhezustand, Zentrosomen jederseits noch einfach. Nach BOVERI, Taf. IV, Fig. 74.

Fig. 143. Zweigeitelltes Ei von *Ascaris megaloccephala*. Die Kerne in Vorbereitung zur Teilung begriffen. Die Zentrosomen geteilt. BOVERI, Taf. IV, Fig. 75 und 76.

Fig. 144. Zwei Tochterkerne am Anfang der Rekonstruktion mit lappigen Fortsätzen. Die Zentrosomen vermehren sich durch Selbstteilung. Nach VAN BENEDEN und NEXT, Taf. VI, Fig. 13.

haben, durch Einschnürung in zwei Tochterzentrosome, die eine Zeitlang von einer gemeinsamen körnigen Sphäre eingeschlossen sind. Hierauf rücken beide etwas weiter auseinander (Fig. 143), was die Trennung ihrer gemeinsamen Strahlensphäre in zwei besondere Sphären zur Folge hat.

Die Verdoppelung des Zentrosoms gibt das Signal, daß auch der Kern, noch ehe er ganz zur Ruhe zurückgekehrt ist, gleich wieder in die folgende Teilungsphase eintritt (Fig. 143). Aus dem Chromatin, das auf dem Lingerüst in feinen Körnchen verteilt war, nehmen viel lange Schleifen ihren Ursprung, die erst mit Zacken bedeckt sind, dann eine glatte Kontur erhalten. Sie sind ähnlich orientiert, wie die Tochterchromosomen nach der ersten Teilung; infolgedessen neigt BOVERI (VIII 1890) der schon von RABL (VIII 1889) aufgestellten Ansicht zu, daß sie sich direkt aus ihrer Substanz ableiten und auch im Zustand der Ruhe eine selbständige Individualität bewahren. Die Schleifenwinkel sind nach dem ursprünglichen Pol (dem Polfeld bei Salamandra),

die kolbig angeschwollenen Schenkelenden nach der Gegenseite hin gewandt.

Mit Beginn der Metaphase rücken die Zentrosomen mit ihren Sphären weit auseinander und nehmen eine solche Stellung ein, daß die sie verbindende Achse entweder etwas schräg oder parallel zur ersten Teilungsebene zu liegen kommt. Die Kernmembran löst sich auf. Die vier Chromosomen ordnen sich in der früher beschriebenen Weise im Äquator zwischen beiden Zentrosomen an, in deren Umgebung jetzt

Fig. 145.



Fig. 145. *A* Vier Muttersegmente vom Pol der Kernfigur aus gesehen. Nach VAN BENEDEN und NEYT, Taf. VI, Fig. 16.

*B* Längsspaltung der vier Muttersegmente in acht Tochtersegmente. Nach VAN BENEDEN und NEYT, Taf. VI, Fig. 17.

Fig. 146.



Fig. 146. Zusammensetzung der Spindel aus zwei Halbspindeln, deren Fasern sich an die Tochtersegmente ansetzen. Nach VAN BENEDEN und NEYT, Taf. VI, Fig. 8.

eine deutliche Strahlung im Protoplasma entstanden ist; sie bieten, vom Pol aus gesehen, das in Fig. 145 *A* dargestellte Bild dar. Es folgt jetzt ihre Spaltung der Länge nach und der Eintritt in die dritte Phase der Teilung (Fig. 145 *B*). Die durch Spaltung entstandenen Tochtersegmente trennen sich und weichen nach den beiden Polen zu auseinander. E. VAN BENEDEN (VIII 1887) und BOVERI (VIII 1888, 1890) lassen hierbei die Spindelfasern eine aktive Rolle spielen (Fig. 146). Nach

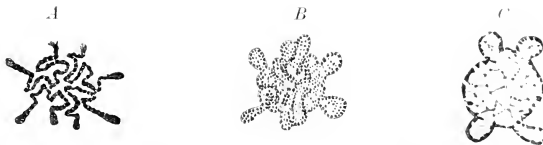


Fig. 147. *A* Eine Gruppe von vier Tochtersegmenten vom Pol aus gesehen. Die Endanschwellungen der Schleifen sind sehr ausgeprägt. Nach VAN BENEDEN und NEYT, Taf. VI, Fig. 19.

*B* Rekonstruktion der Kerns auf Kosten der vier Tochtersegmente. Schematisch nach VAN BENEDEN und NEYT, Taf. VI, Fig. 20.

*C* Ruhestadium des Kerns vom Pol aus gesehen. Nach VAN BENEDEN und NEYT, Taf. VI, Fig. 13.

ihrer Meinung ist die Spindel bei *Ascaris* aus zwei voneinander unabhängigen Halbspindeln zusammengesetzt. Jede besteht aus zahlreichen Protoplasmafasern, die nach dem Zentrosom zu konvergieren und sich an ihm mit ihren Enden anheften, während die entgegengesetzten Enden divergieren, an die Tochterchromosomen herantreten und sich an verschiedenen Punkten der ihnen zugekehrten Ränder festsetzen. Durch zunehmende Verkürzung dieser Fasern infolge von Kontraktion sollen nach VAN BENEDEN und BOVERI die vier Tochtersegmente voneinander getrennt und nach den Zentrosomen geradezu hingezogen werden.

In der vierten Phase erfolgt die Durchschnürung des Zellkörpers und die Rekonstruktion des Tochterkerns. Nach VAN BENEDEEN geschieht sie in der Weise, daß die vier chromatischen Schleifen (Fig. 147 A) aus dem Protoplasma Flüssigkeit, die zu Kernsaft wird, aufnehmen; sie durchtränken sich mit ihr wie ein Schwamm und schwellen daher zu dicken Schläuchen (Fig. 147 B) auf. Das Chromatin verteilt sich in Körner, die durch feine Fäden verbunden und namentlich an der Oberfläche der Schläuche gelegen sind. Diese rücken mit ihren mittleren Abschnitten dicht zusammen und verschmelzen hier untereinander. So entsteht ein bläschenförmiger, gelappter, von Kernsaft durchtränkter Kern (Fig. 147 C), der sich gegen das Protoplasma mit einer Membran abgrenzt und die chromatische Substanz wieder auf einem feinen Gerüst verteilt zeigt.

c) Kernteilung in den Eizellen von Echinodermen.

Während die Eier von *Ascaris* für das Studium der Zentrosomen und Kernsegmente besonders geeignet sind, bieten die kleinen Eier der Echinodermen (HERTWIG VIII 1875—1878, FOL VIII 1877, BOVERI

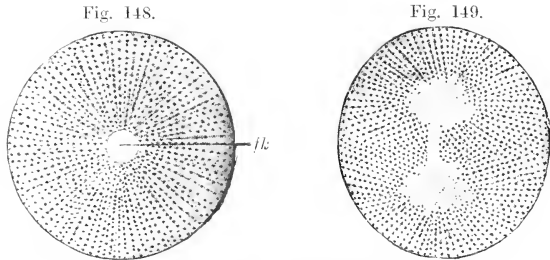


Fig. 148. Ei eines Seeigels gleich nach beendeter Befruchtung. Aus O. HERTWIG, Entwicklungsgeschichte. Ei und Samenkern sind zum Furchungskern (*lk*) verschmolzen, der im Zentrum einer Protoplasmastrahlung liegt.

Fig. 149. Ei eines Seeigels in Vorbereitung zur Teilung. Nach dem lebenden Objekt gezeichnet. Aus O. HERTWIG.

VIII 1901, WILSON) und einzelner wirbelloser Tiere wieder andere Vorteile für das Studium dar; so zeigen sie uns namentlich schön die Strahlungsersehnungen im Protoplasma sowohl bei der Untersuchung der lebenden als der konservierten Zelle ausgebildet.

Wenige Minuten nach der Befruchtung (Fig. 148) sieht man am lebenden Echinodermenei den kleinen kugligen Furchungskern als ein helles Bläschen in der Mitte des Dotters gelegen und von Protoplasmafäden, wie eine Sonne von ihren Lichtstrahlen, umgeben. — Die Strahlung tritt während des Lebens an unserem Objekt deswegen so klar hervor, weil die zahlreichen, im Dotter eingelagerten, kleinen Körnchen, der strahligen Anordnung des Protoplasmakörpers passiv folgend, ebenfalls in radiären Reihen angeordnet sind. Nach kurzer Zeit beginnt dieses Strahlensystem, das in den Befruchtungsvorgängen seine Erklärung findet, zu erblasen. An seiner Stelle entwickeln sich allmählich zwei Strahlensysteme, die an entgegengesetzten Punkten des Kerns auftauchen: sie beginnen erst klein, werden dann von Minute zu Minute

deutlicher ausgeprägt und größer und dehnen sich schließlich wieder über die ganze Dotterkugel aus; sie zerlegen dieselbe in zwei um je ein Attraktionszentrum herum strahlig angeordnete Massen (Fig. 149).

In der Mitte jedes Strahlensystems sammelt sich immer mehr homogenes, ganz körnerfreies Protoplasma an. Währenddem wird der bläschenförmige Kern im lebenden Objekt undeutlicher und entschwindet bald vollständig unseren Blicken. Es erklärt sich dies daraus, daß er zu dieser Zeit die für andere Objekte schon beschriebene Spindelstruktur annimmt, die sich wegen ihrer Feinheit der Beobachtung während des Lebens ganz entzieht. So kommt im körnigen Dotter das in Fig. 149 dargestellte, außerordentlich charakteristische Bild zustande, welches man passenderweise einer Hantel, wie sie beim Turnen gebraucht wird, vergleichen kann. Die beiden Ansammlungen von homogenem Protoplasma entsprechen den Köpfen der Hantel. Der sie verbindende körnchenfreie Streifen zeigt die Stelle an, wo auf den vorausgehenden Stadien der jetzt unsichtbar gewordene Kern, der sich zur Spindel umgewandelt hat, gelegen war. Die Spindel aber reicht mit ihren Enden

Fig. 150.

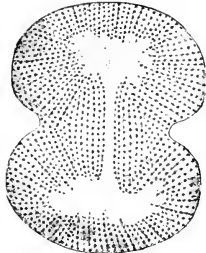


Fig. 151.

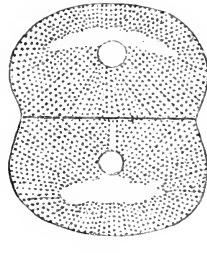


Fig. 150. Ei eines Seeigels im Moment der Teilung. Aus O. HERTWIG, Entwicklungsgeschichte. Eine Ringfurche schneidet in den Dotter ein und halbiert ihn in einer Ebene, welche rechtwinklig die Mitte der Kernachse und die Hantelfigur schneidet.

Fig. 151. Ei eines Seeigels nach der Zweiteilung. In dem Teilprodukt ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasmas beginnt undeutlich zu werden. Fig. 150 und 151 sind nach dem lebenden Objekt gezeichnet.

bis in die Mitte der Hantelköpfen, wo sich auch Zentrosomen nachweisen lassen, heran. Den zwei Strahlensystemen hat FOL den Namen Amphiaster oder Doppelstern gegeben.

Jetzt beginnt sich das anfangs rein kugelige Ei in der Richtung der Achse der Hantelfigur etwas in die Länge zu strecken und in die Endphase der Teilung rasch einzutreten (Fig. 150). Entsprechend einer Ebene, welche man mitten durch die Hantelfigur senkrecht zu ihrer Längsachse hindurchlegen kann, bildet sich an der Oberfläche des Eies eine Ringfurche aus. Dieselbe schneidet rasch tiefer in die Eisubstanz ein und zerlegt sie in kurzer Zeit in zwei gleiche Hälften, von denen eine jede die Hälfte der Spindel mit einer Gruppe der Chromosomen, die Hälfte der Hantelfigur und ein protoplasmatisches Strahlensystem erhält. Gegen Ende der Durchschnürung grenzen die beiden Eihälften nur noch an einer kleinen Stelle ihrer Oberfläche, in der Gegend des Hantelstieles, aneinander. Nach Beendigung der Teilung aber legen

sie sich bald wieder mit ihren Teilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht zusammen und platten sich hier gegenseitig so ab, daß eine jede nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 151).

Währenddem wird am lebenden Objekt auch der Kern wieder sichtbar. Etwa in der Gegend, wo Hantelstiel und Hantelkopf ineinander übergehen, also in einiger Entfernung von den Zentrosomen, tauchen einige kleine Vakuolen auf, die sich dadurch bilden, daß sich die beiden Haufen der Tochterchromosomen mit Kernsaft durchtränken (Fig. 149). Sie verschmelzen dann in kurzer Zeit untereinander zu einem kugeligen Bläschen, dem Tochterkern (Fig. 151). Die strahlige Anordnung des Protoplasmas wird immer undeutlicher und macht, wenn die Zelle sich rasch wieder zur nächsten Teilung anschickt, einer neu sich ausbildenden Doppelstrahlung Platz (Fig. 156).

Das Studium des lebenden Objekts findet eine Ergänzung an konservierten und gefärbten Eiern, von denen sich eine Reihe von Abbildungen nach BOVERI auf S. 209 zusammengestellt findet. Die Chromosomen, welche Häkchen bilden, lassen wegen ihrer größeren Zahl und außerordentlichen Kleinheit das feinere, oben beschriebene Detail viel schwieriger als andere, in dieser Hinsicht günstigere Objekte (*Ascaris*) erkennen; auch die Spindelfasern sind ausnehmend zart; die Zentrosomen sind viel schwerer als bei *Ascaris* darzustellen und zu deuten und zeigen, wie BOVERI beschrieben hat, interessante Besonderheiten; die Strahlenfiguren dagegen (Astrosphären) sind besser als bei vielen anderen Objekten ausgeprägt und wie im lebenden, so auch im konservierten Zustand zum Studium sehr geeignet. Die Rekonstruktion des Kerns in der Telophase liefert, — was bei den Eizellen im allgemeinen der Fall ist, — andere Bilder als in den Gewebszellen.

Wenn wir nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen zum genaueren Studium der einzelnen Präparate übergehen, so zeigt uns Fig. 152 die zweite Phase der Teilung, die zarte Spindel mit der Äquatorialplatte der Chromosomen. Das Zentrosom bietet im Vergleich zu *Ascaris* und den Gewebszellen einen wesentlich anderen Anblick dar; es ist eine relativ große Kugel, zusammengesetzt aus allerfeinsten, durch HEIDENHAIN'S Hämatoxylin schwarz gefärbten Körnchen, umgeben von einer schmalen hellen Zone und einer kräftig ausgeprägten Astrosphäre. Seine Vergrößerung wird von BOVERI, worin ich mich ihm anschließe, auf eine in der Meta- und Anaphase eintretende Imbibition mit Flüssigkeit zurückgeführt. Sie hat in Fig. 153, dem Reagentienbild der nach dem Leben gezeichneten Fig. 149, noch zugenommen, ebenso wie der helle Hof um das in Körnchen aufgelöste Zentrosom. Die Tochterchromosomen sind in zwei Gruppen auseinandergewichen, zwischen denen sich die zarten Verbindungsfäden der Zentralspindel ausspannen. Beim Übergang der dritten in die vierte Phase beginnt sich die Zentrosomen-substanz wieder zu verdichten, indem die einzelnen Körnchen zu einer dünnen, den Spindelpolen breit aufsitzenden Scheibe zusammentreten, welche uns Fig. 154 von der Kante in einem großen Hof von hellem, körnchenfreiem Plasma zeigt. Die einzelnen, in zwei Gruppen verteilten Tochterchromosomen sind durch Aufnahme von Kernsaft angeschwollen und weniger stark färbbar geworden. Die Anschwellung nimmt in der Endphase, deren Beginn in Fig. 155, einer Ergänzung zu Fig. 150, dargestellt ist, rasch zu und läßt einen Haufen kleiner Kernbläschen (Karyosomen) entstehen, deren Zahl der Zahl der ursprünglichen Chromosomen

entspricht und in denen die chromatische Substanz in feinen Körnchen, namentlich nach der Oberfläche zu, verteilt ist. Die Astrosphären, die

Fig. 152.

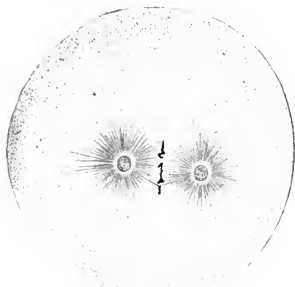


Fig. 153.



Fig. 154.

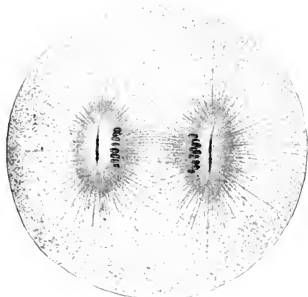


Fig. 155.

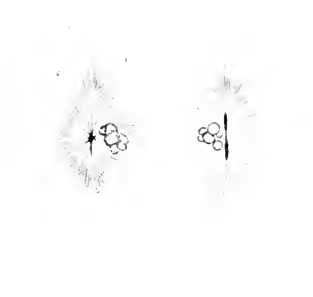


Fig. 156.

Fig. 152–156. 5 Teilstadien von Eiern von *Echinus microtuberculatus*, ca. 1000fach vergr. Nach BOVERI (VIII, 1901).

Fig. 152. Stadium der Äquatorialplatte. Kuglige Zentrosomen mit schwammiger Struktur.

Fig. 153. Tochterplatten, weiter auseinander gerückt. Die Zentrosomen noch größer.

Fig. 154. Ei vor der Teilung. Die Chromosomen beginnen sich in Kernbläschen umzuwandeln. Die Zentrosomen sind scheibenförmig geworden.

Fig. 155. Streckung des Eies. Die Kernbläschen sind vergrößert. Die Zentrosomen beginnen sich zu teilen.

Fig. 156. Das Ei ist in zwei Zellen geteilt. Bläschenförmiger Tochterkern, über welchem das Doppelzentrosom lang ausgezogen ist. Deutliche Doppelstrahlung der beginnenden neuen Teilungsfigur.

Köpfe der im lebenden Objekt zu sehenden Hantelfigur, sind stark in die Breite gezogen und schließen das wieder stark veränderte Zentrosom ein, das zu einem schwarz gefärbten, in der Mitte verdünnten Stab umgewandelt und, wie der weitere Verlauf lehrt, in Zweiteilung begriffen ist.

In Fig. 156 ist der erste Furchungsprozeß beendet; durch Verschmelzung der Kernbläschen ist wieder ein einziger bläschenförmiger Kern mit zerstreuten größeren und kleineren Chromatinkörnchen entstanden. Da die zweite Teilung sich an die erste normalerweise rasch anschließt, machen sich schon die Vorbereitungen zu ihr bemerkbar. Das schon in Fig. 155 in Teilung begriffene, stäbchenförmige Centrosom hat sich wie ein Bügel um den Tochterkern herumgelegt. Seine Enden sind zu den beiden Tochtercentrosomen, die nur noch durch einen feinen Stiel zusammenhängen, verdickt und zu den Mittelpunkten zweier neuer Strahlensysteme geworden, welche die alte Sphäre verdrängt haben. Zwischen den gegeneinander abgeplatteten Flächen der beiden Tochterzellen liegen ein paar in HEIDENHAIN'S Hämatoxylin schwarz gefärbte Kügelchen, die aus einem Teil der Verbindungsfasern der Spindel hervorgegangen sind und somit den Zwischenkörpern von FLEMMING entsprechen.

#### d) Interessante Abweichungen vom gewöhnlichen Verlauf der tierischen Kernteilung.

Wie schon die drei oben angeführten Beispiele gelehrt haben, können die Kernteilungsfiguren, je nach der Wahl des Beobachtungsobjektes, wenn auch keine prinzipiell wichtigen, so doch recht auffällige Unterschiede voneinander darbieten. Ihnen

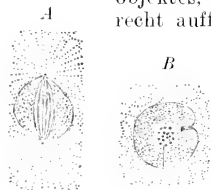


Fig. 157. *A* In Umbildung zur Spindel begriffenes Keimbläschen aus einem frisch abgelegten Ei von *Phyllirhoë*. Essigsäurepräparat. HERTWIG, Taf. XI, Fig. 2.

*B* Keimbläschen aus dem frisch abgelegten Ei von *Phyllirhoë*, in welchem die Spindel auf dem optischen Querschnitt gesehen wird. Essigsäurepräparat. HERTWIG, Taf. XI, Fig. 2.

seien jetzt noch zwei seltenere Abweichungen von den gewöhnlichen Befunden angereiht; sie betreffen die Entstehung und Lage der Kernspindel im Innern des bläschenförmigen, noch durch eine Membran scharf abgegrenzten Kerns und zweitens die Beobachtung von Zentriolen, die anstatt im Protoplasmakörper im Innern des Kernbläschens eingeschlossen sind.

Während bei der Mitose die Kernspindeln sich gewöhnlich erst nach der Auflösung der Membran und der Verteilung des Kernsaftes im Protoplasma der Zelle zu bilden pflegen, werden sie bei einigen Tierabteilungen schon im völlig intakten Keimbläschen kleiner Eizellen angelegt. Solche Fälle sind zuerst von FOL (VIII 1877) und von O. HERTWIG (VIII 1878) bei Pteropoden und Heteropoden, wie die Fig. 157 *A* u. *B* lehrt, später von KORSCHOLT (VIII 1895) bei Ophryotrocha, von WEISMANN, ISHIKAWA und BRAUER (VIII 1893) bei *Artemia*, von RÜCKERT (VIII 1894) bei Kopepodeneiern usw. beobachtet worden. Noch viel häufiger begegnet man derartigen Befunden in Abteilungen des Protistenreichs, bei *Englypha* (SCHEWIAKOFF (VIII 1888), bei *Actinosphaerium* (R. HERTWIG VIII 1898), bei Flagellaten (BELAR VIII 1921), bei Volvocineen (HARTMANN VIII 1921), bei Amöben (v. WASSIELEWSKY u. A. KÜHN VIII 1914), wie wir später noch sehen werden. Es läßt sich hieraus zugleich der Schluß ziehen, daß das Material



zum Aufbau der Spindel von den Substanzen des Kerns selbst in derartigen Fällen geliefert werden muß. Auf Grund dessen hat man in der Literatur drei Arten von Spindeln: 1. solche von rein nukleärer, 2. von protoplasmatischer und 3. von gemischter Herkunft unterschieden (MEVES VIII 1898) und sie vom Linnin oder Plastin des Kerns oder vom Protoplasma abgeleitet.

Was zweitens die Zentriolen betrifft, so liegen in der Literatur ebenfalls zahlreiche Tatsachen vor, welche dafür sprechen, daß sie im Ruhestadium nicht nur dem Protoplasmakörper der Zelle wie gewöhnlich, sondern auch in selteneren Fällen dem Kern als Bestandteile angehören können. So beschreibt BRAUER (VIII 1893) ein Zentriol in dem noch bläschenförmigen Kern der Spermatogonien von *Ascaris*

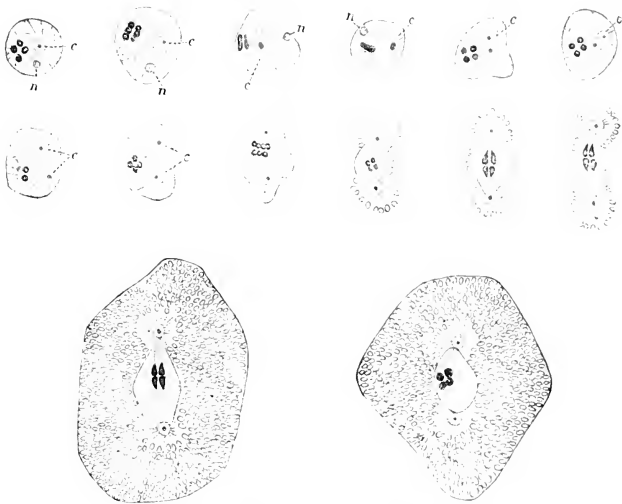


Fig. 158. Entwicklung der Samenzellen von *Ascaris megalocephala univalens*. Nach BRAUER.

*megalocephala univalens* (Fig. 158); auch läßt er es sich im Kernraum teilen und an die Pole einer gleichfalls intranukleären Spindel treten. Hierzu kommen Beobachtungen von DER STRICHTS an den Eiern von *Thysanozoon* und von RÜCKERT an den Eiern von *Cyklus*. RÜCKERT (VIII 1894) faßt seine Ergebnisse in die Sätze zusammen: „Das Keimbläschen von *Cyklus* wandelt sich als solches unter Volumenveränderung, ferner unter Zunahme seiner Färbbarkeit und Annahme einer ovoiden Gestalt zur ersten Richtungsspindel um. An den Polen dieser aus dem Keimbläschen stammenden ovoiden Figur, aber noch innerhalb derselben gelegen, befinden sich die Zentrosomen. Da, wo ich sie nachweisen konnte, erscheinen sie als kleine Kugeln innerhalb des Kerns. Sie liegen hier ganz peripher und unterscheiden sich durch ihre intensive Färbung von ihrer Umgebung.“ — Noch häufiger aber als im Tierreich scheint das intranukleäre Auftreten von 1 oder 2 Zentriolen in zahlreichen

Abteilungen des Protistenreiches die Regel zu sein, worüber der Nachweis später (S. 221) geführt werden wird.

Eine andere interessante Abweichung vom gewöhnlichen Verlauf der Karyokinese bei Tieren stellt

#### die Chromatindiminution

vor. Sie beruht darauf, daß bei der Zerlegung des Eies in einzelne Embryonalzellen sich schon auf einem sehr frühen Stadium ein eigen-

Fig. 159.

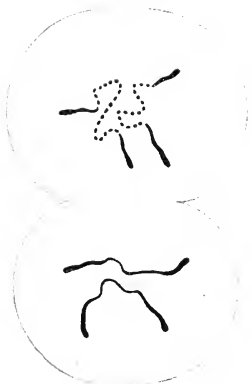


Fig. 160.

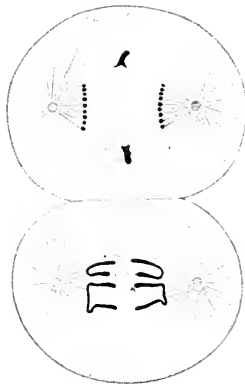


Fig. 161.

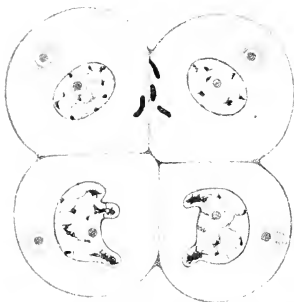


Fig. 162.

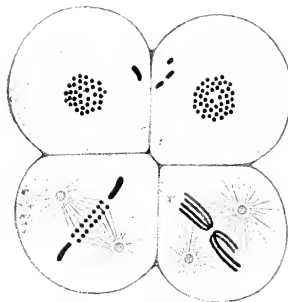


Fig. 159—162. Vier Stadien aus der Furchung von *Ascaris megalocephala univaleus*, um die Chromatindiminution zu erläutern. Nach BOVERI.

tümlicher Unterschied in der Teilung zwischen den Embryonalzellen, von denen alle späteren Generationen der Keimzellen (Keimbahn) abstammen, und allen übrigen, die zu den anderen Gewebszellen werden, feststellen läßt. Der Unterschied wird dadurch hervorgerufen, daß bei der zweiten Gruppe im Verlauf der Karyokinese Bestandteile der einzelnen Chromosomen in das Protoplasma abgestoßen werden und der Auflösung verfallen, und daß dadurch die Konstitution des Kerns eine Änderung er-

führt. Nachdem der als Chromatindiminution bezeichnete Vorgang von BOVERI 1887 bei *Ascaris megaloccephala* zuerst entdeckt worden ist, hat er nicht nur an demselben Objekt vielfache Bestätigung erfahren (ZOJA, HERLA, ZUR STRASSEN), sondern ist auch in etwas modifizierter Weise bei anderen Nematoden, wie bei *Ascaris lumbricoides*, durch O. MEYER und K. BONNEVIE, sowie in der Oogenese von *Dytiscus* durch GIARDINA nachgewiesen worden. Bei *Ascaris megaloccephala* univalens ist der Hergang nach BOVERI folgender: Wenn die aus der Teilung des befruchteten Eies entstandenen zwei Zellen sich zu einer neuen Teilung anschicken, bilden sich wieder zwei Chromosomen, welche jetzt aber in jeder Zelle ein verschiedenes Aussehen darbieten: in der einen, welche in Fig. 159 nach unten liegt, sind sie wie bei der ersten Teilung beschaffen, in der anderen, nach oben gelegenen, ist der dünnere mitt-

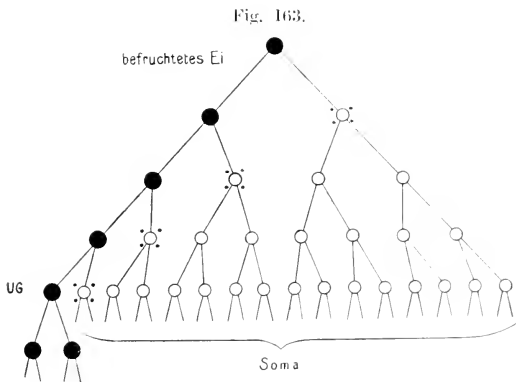


Fig. 163. Furchungsschema von *Ascaris megaloccephala*. Nach BOVERI.

Fig. 164 A—C. Schemata der Chromatindiminution bei *Ascaris lumbricoides*. Nach BOVERI. *A* Urchromosomen. *B* Differenzierung derselben in den persistierenden mittleren Teil und in die dem Untergang bestimmten Enden. *C* Die diminuierten Chromosomen in die Spindel eintretend, die abgestoßenen Enden davon ausgeschlossen.

Fig. 164.



lere Abschnitt jedes Chromosoms in eine einfache Reihe von Körnern zerfallen, während nur die verdickten Enden wie früher homogen geblieben sind. Wir bezeichnen den ersten Zustand als Modus A, den zweiten als Modus B. Während der Meta- und Anaphase wird der Gegensatz zwischen Modus A und B ein immer größerer. In der unteren Zelle (Modus A) spalten sich die beiden Kernschleifen (Fig. 160) der Länge nach in der gewöhnlichen, auf S. 205 beschriebenen Weise; in der oberen Zelle (Modus B) dagegen bildet sich aus den Teilstücken, in welche das große Chromosom zerfallen ist, eine Äquatorialplatte aus vielen kleinen Chromosomen, die ebenfalls sich spalten und zu den beiden Tochterplatten auseinanderweichen (Fig. 162). Dagegen nehmen

die nicht in kleinere Stücke zerlegten kolligen Enden der ursprünglichen Mutterchromosomen an der Karyokinese nicht mehr teil; sie liegen der Mitte der Spindel von außen unregelmäßig an und bleiben, während sich der bläschenförmige Ruhezustand der Tochterkerne ausbildet, nahe der Teilungsebene im Dotter liegen (Fig. 162) und werden allmählich aufgelöst.

Die „diminierten“ Tochterkerne (Modus B, Fig. 161) sind kleiner und chromatinärmer als die bläschenförmigen Kerne, die aus dem Teilungsmodus A entstehen, auch fehlen ihnen die früher (S. 206) beschriebenen lappigen Fortsätze; ferner lassen sie bei jeder neuen Karyokinese nur wieder zahlreiche kleine Chromosomen aus sich hervorgehen (Fig. 162). Die nach Modus A geteilten zwei Zellen dagegen schlagen auf der nächsten Teilung wieder zwei entgegengesetzte Entwicklungsrichtungen ein: während die eine Zelle zwei große Schleifen bildet, macht die andere abermals den Prozeß der Chromatindimination durch und teilt sich nach Modus B (Fig. 162). Derselbe Vorgang wiederholt sich noch zweimal, bei der Teilung der 8 in 16 und der 16 in 32 Zellen; er spielt sich also im ganzen viermal ab. BOVERI hat dies in einem Furchungsschema (Fig. 163) dargestellt, „in welchem der schwarze Kreis eine Zelle mit ursprünglichem Kern, der weiße eine solche mit diminuiertem Kern, der von vier schwarzen Punkten umgebene weiße Kreis eine Zelle bedeutet, in der die Diminution stattfindet. Zuletzt bleibt eine Zelle mit ursprünglichem Kern übrig; das ist die Urgeschlechtszelle (UG)“. Von ihr leiten sich durch Teilungen nach dem Modus A die Ei- und Samenzellen des Embryos ab: alle übrigen Zellen, welche die „Chromatindimination“ (Modus B) erfahren haben, bauen die übrigen Gewebe des Körpers (Somazellen nach WEISMANN) auf.

Bei *Ascaris lumbricoides* ist der Verlauf ein etwas abweichender, da hier die Chromosomen von vornherein sehr zahlreich (ca. 48) und entsprechend klein sind. Ein Zerfall eines größeren in kleinere Chromosomen findet daher in diesem Falle nicht statt. Die Diminution kommt in der Weise zustande, daß jedes Chromosom sich in einen mittleren Teil und zwei Endabschnitte sondert, wie das Schema (Fig. 164 A—C) erläutert, in welchem von den 48 Elementen nur sieben außerordentlich stark vergrößert sind. Die Endstücke werden während der Diminution abgestoßen und später aufgelöst, das Mittelstück aber bleibt als solches erhalten und spaltet sich in der Metaphase in die zwei Tochterchromosomen. Im Unterschied zu *Ascaris megaloccephala* ist somit bei *Ascaris lumbricoides* die Zahl der Chromosomen in den diminuierten Kernen genau die gleiche wie in den nicht diminuierten. Der Unterschied findet wohl am einfachsten in der Annahme seine Erklärung, daß die so auffällig großen und an Zahl geringen Chromosomen von *Ascaris megaloccephala* zusammengesetzte Elemente „Sammelchromosomen“ sind, die einer Vielheit kleinerer Chromosomen der übrigen Nematoden und der Somazellen des Pferdespulwurms entsprechen. HACKER hat vorgeschlagen, solche zusammengesetzte Chromatingebilde als „plurivalente“ zu bezeichnen.

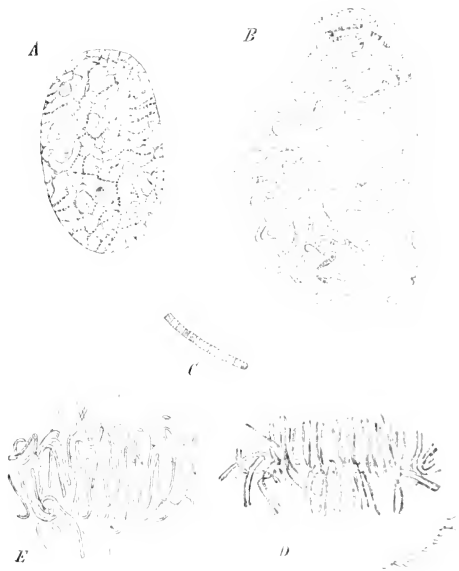
Noch eigentümlicher verläuft bei *Dytiscus* der Diminutionsvorgang. Man vergleiche die Originalabhandlung von GIARDINA oder das Referat von BOVERI (VIII 1904, S. 30—34).

## 2. Die Kernsegmentierung im Pflanzenreich.

Um die große Übereinstimmung im Verlauf des Kernteilungsprozesses im Tier- und Pflanzenreich zu veranschaulichen, diene der protoplasmatische Wandbeleg des Embryosackes von *Fritillaria imperialis*. Es ist dies ein zum Studium der Kernfiguren außerordentlich geeignetes und vielstudiertes Objekt. — nicht minder empfiehlt sich auch der Embryosack anderer Liliaceen, — weil das Protoplasmahäutchen ungemein dünn ist und zu geeigneten Zeiten untersucht, sehr viele Kerne auf verschiedenen Phasen der Teilung beherbergt (STRASBURGER VIII 1875 bis 1888, GUIGNARD VIII 1884).

Der große, ruhende Kern besitzt ein feinnaschiges Liniengerüst (Fig. 165 A), auf dessen Oberfläche zahlreiche kleine Chromatinkörnchen ziemlich gleichmäßig verteilt sind. Die Nukleolen sind in Mehrzahl vorhanden; sie sind von verschiedener Größe und liegen zwischen den Maschen des Gerüstwerks, demselben anhängend. Bei der Vorbereitung zur Teilung läßt STRASBURGER sich das ganze Gerüstwerk in einige

Fig. 165. *Fritillaria imperialis*. Ein ruhender Zellkern und Teilungsphasen der Zellkerne, dem freigelegten protoplasmatischen Wandbeleg entnommen. Nach STRASBURGER, Botan. Praktikum. A ein ruhender Zellkern, B ein dickfadiger, noch unsegmentierter Knäuel, C ein Stück dieses Kernfadens, stärker vergrößert. D eine Kernspindel mit längsgespaltenen Segmenten, E die Trennung und Umlagerung der Tochtersegmente. A, B, D und E 800 mal, C 1100 mal vergrößert.



vielfach gewundene, ziemlich dicke Fäden umbilden (Fig. 165 B); er beschreibt an ihnen eine ähnliche Querstreifung (Fig. 165 C), wie sie BALBIANI (III 1881) an Kernen von Chironomuslarven (Fig. 22) beobachtet hat, und erklärt sie in der Weise, daß der Faden aus vielen hintereinander aufgereihten Chromatinscheiben aufgebaut sei, zwischen welche sich dünne Scheidewände von Linn trennend hineinschieben.

Im weiteren Verlauf löst sich die Kernmembran auf, die Nukleolen zerfallen in kleinere Körnchen und verschwinden, die Chromatinfäden verkürzen und verdicken sich und liefern 24 Chromosomen; es bildet sich eine typische, aus zahlreichen feinsten Fasern zusammengesetzte Spindel aus, in deren Mitte sich die Kernsegmente zum Kranz anordnen

(Fig. 165 D). An den beiden Enden der Spindel konnten bei den phanerogamen Pflanzen Zentriolen nicht nachgewiesen werden; ebenso fehlen Astrosphären entweder ganz oder sind nur sehr schwach ausgeprägt. Auf dem Höhepunkt des Teilungsprozesses spalten sich die Chromosomen ihrer Länge nach. Dann weichen die Tochtersegmente nach den beiden Polen zu auseinander, je 24 nach jeder Seite (Fig. 165 E), und liefern so die Grundlage für die Tochterkerne, die sich wieder in ähnlicher Weise, wie es für *Salamandra maculata* beschrieben wurde, anlegen. Sowie die Tochterkerne bläschenförmig werden, treten mehrere Nukleolen in ihnen auf.

Wenn sich bisher eine fast vollständige Übereinstimmung mit der tierischen Kernteilung ergeben hat, so zeigt sich uns jetzt am Schluß des ganzen Prozesses noch eine bemerkenswerte und interessante Abweichung in der Entstehung der sog. Zellplatte. Zu ihrem Studium sind Teilstadien von Pollenmutterzellen und andere Objekte geeigneter als der bisher der Beschreibung zugrunde gelegte Embryosack von *Fritillaria*: denn es folgt bei ihm die Zellteilung erst nach längerer Zeit der Kernteilung nach. Die folgende Darstellung bezieht sich daher auf Pollenmutterzellen von *Fritillaria persica* (Fig. 166). Wenn

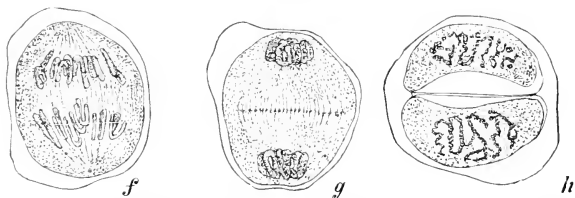


Fig. 166. Drei Teilstadien der Pollenmutterzellen von *Fritillaria persica*. Nach STRASBURGER. *f* Auseinanderweichen der Tochtersegmente. *g* Bildung der Tochterknäuel und der Zellplatte. *h* Verlauf des Kernfadens in den Tochterkernen und ausgebildete Zellulosescheidewand. Vergr. 800mal.

bei diesen die Tochtersegmente in zwei Gruppen auseinander gewichen sind, so spannen sich zwischen ihnen feine Verbindungsfäden aus, die STRASBURGER (VIII 1888) von den mittleren Abschnitten der Spindelfasern ableitet (Fig. 166 *f*). In der Mitte der Verbindungsfäden entstehen nach kurzer Zeit kleine Anschwellungen, die als glänzende Körner erscheinen (Fig. 166 *g*). Sie sind höchst regelmäßig so angeordnet, daß sie auf dem optischen Durchschnitt in einer Reihe nebeneinander zu liegen kommen. In ihrer Gesamtheit stellen sie also eine aus Körnchen zusammengesetzte, in der Mitte zwischen den beiden Tochterkernen in der Teilungsebene gelegene Scheibe dar, die „Zellplatte“ STRASBURGERS. Ein Rudiment derselben bei tierischen Zellen glaubt FLEMMING (VIII 1891) in den oben (S. 203) beschriebenen, an einzelnen Objekten aufgefundenen Zwischenkörperchen wiederzuerkennen.

Die Zellplatte steht nun bei den Pflanzen zur Bildung der Zellulosescheidewand, mit welcher der ganze Teilungsprozeß seinen letzten Abschluß findet, in inniger Beziehung (Fig. 166 *h*). „Sie dehnt sich schließlich“, wie STRASBURGER beschreibt, „über den ganzen Durchmesser der Zelle aus; ihre Elemente verschmelzen und bilden eine Scheidewand, welche die Mutterzelle in zwei Tochterzellen halbiert“. Ein dünnes

Zellulosehäutchen läßt sich bald in ihr nachweisen. Währenddem verschwinden die Verbindungsfäden, zunächst in der Nähe der Tochterkerne, dann auch im Bereich der Scheidewand der Zellulose.

Während Zentriolen und die zu ihnen gehörigen Plasmastrahlungen bei den meisten Pflanzen während der Karyokinese und auch in der ruhenden Zelle vermißt werden, sind sie bei niederen Kryptogamen, z. B. bei Fucaceen, beobachtet worden. Wenn ihr bläschenförmiger Kern sich zur Teilung vorbereitet, tritt an der Oberfläche seiner Kernmembran in ähnlicher Weise wie bei vielen tierischen Zellen ein Zentriol mit einer Strahlensphäre auf und teilt sich in zwei Tochterzentriolen, die an der Kernperipherie auseinanderweichen (Fig. 167). Während sich die Kernmembran auflöst, entsteht eine typische Kernspindel (Fig. 168), in deren Mitte sich die Chromosomen zu einem Mutterstern anordnen, während an ihre Enden die beiden Zentriolen mit ihren Strahlen-

Fig. 167.

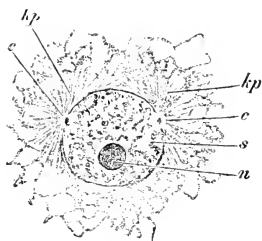


Fig. 168.



Fig. 167. Ein sich zur Teilung anschickender Kern aus einer Keimpflanze der braunen Meeresalge *Fucus serratus*. Die aus der Teilung des einen Zentriols hervorgegangenen zwei Zentriolen sind bereits eine Strecke weit auseinandergerückt. *kp* Protoplasmastrahlung um das Zentriol (Astrosphäre), *s* Chromosomen, *n* Nucleolus. Nach STRASBURGER.

Fig. 168. Eine Kernspindel mit längsgespaltene Chromosomen in der Kernplatte aus einer Zelle der Keimpflanze der braunen Meeresalge, *Fucus serratus*. *c* Zentriolen, *kp* Strahlungen um die Zentriolen, *sp* Spindelfasern, *s* längsgespaltene, die Kernplatte bildende Chromosomen. Nach STRASBURGER. Vergr. 1000.

systemen zu liegen kommen. So gleicht die Kernteilungsfigur (Fig. 168) der Fucuszelle fast Punkt für Punkt einer tierischen Mitose.

### 3. Die Kernsegmentierung im Protistenreich.

Bei Protisten und einzelligen Organismen sind karyokinetische Prozesse von Jahr zu Jahr in immer zahlreicheren Fällen beobachtet worden: bei Infusorien, Rhizopoden, Nostiluken, Flagellaten, Gregarinen, einzelligen Algen, Amöben usw.; sie lassen aber in der Regel Eigentümlichkeiten und Abweichungen in dieser und in jener Richtung erkennen, deren Studium von allgemeinem Interesse ist. Hier kann nur auf einige wenige Beispiele eingegangen werden.

Wie schon seit langer Zeit bekannt ist (BALBIANI X 1861), wandeln sich bei den Infusorien die kleinen Nebenkerne zu typischen faserigen Spindeln um, wobei sie auf allen Stadien gegen das Protoplasma durch eine feine Kernmembran scharf abgegrenzt bleiben. Sie vergrößern sich

durch Imbibition mit Flüssigkeit, strecken sich dabei in einer Richtung und wandeln sich zunächst zu einem ovalen Körper, dann zu einer Sichel, endlich zu einer typischen Spindel um (BÜRSCHLI VIII 1876, RICHARD HERTWIG X 1889). Der Inhalt des Nebenkerns läßt achromatische und chromatische Substanz unterscheiden. Jene ordnet sich, je mehr der Kern gestreckt wird (Fig. 170), um so deutlicher zu feinen Fasern an, die von einem Ende zum anderen Ende der Spindel in welligen Linien verlaufen. Das Chromatin ist in den Anfangsstadien ein Haufen allerfeinster Körnchen, die sich in der Anaphase auf der Mitte der Spindelfasern verteilen und hier eine Art von Äquatorialplatte erzeugen. Später (Fig. 171) trennt sich diese in zwei Seitenplatten, die nach den Spindelenden auseinanderweichen, wie es dem Dyasterstadium der Metazoenkerne entspricht. Zuletzt schnürt sich die Spindel in der Mitte ein (Fig. 171) und nimmt eine typische Hantelform an, an der man zwei ovale Endanschwellungen und ein Mittelstück unterscheiden kann. „Die Hantelköpfe bewahren die faserige Spindelstruktur und haben auch anfangs eine deutliche Chromatinplatte, welche sich später in einen Haufen feinsten Körnchen auflöst. Das Mittelstück dagegen verändert seine Struktur in gleichem Maße, als es sich zum Zweck der Teilung

Fig. 169.



Fig. 170.



Fig. 171.



Fig. 169—171. Teilung der Nebenkerns der Infusorien (*Paramecium*). Nach RICHARD HERTWIG aus WILSON.

Fig. 169. Vergrößerung des Nebenkerns und Umwandlung zur Spindel. In der Mitte die Chromosomen; an den Enden die Polplatten.

Fig. 170. Streckung der Spindel. Zwischen den Tochterplatten breiten sich Verbindungsfäden aus.

Fig. 171. Teilung der Mutterspindel in zwei durch einen Stiel verbundene Tochterspindeln.

in die Länge streckt und dünner wird. Solange es noch kurz und gedrungen ist, setzt es die Faserung der Hantelköpfe fort; bei mittlerer Streckung sieht man nur zwei seitliche Konturen und einen feinen axialen Faden, welcher die Faserung der Hantelköpfe in sich vereint. Kurz vor der Durchschnürung kann man auch diesen Unterschied nicht mehr machen, und das Verbindungsstück ist ein einziger strukturloser, feiner Faden, der zuletzt auch schwindet.“ An der Infusorienspindel, fehlen, wie in den Zellen der Phanerogamen, Zentrosomen, und damit hängt es wohl auch zusammen, daß eine sichtbare Anteilnahme des Protoplasmas an den Kernveränderungen durch Ausbildung von Strahlenfiguren vollständig vermißt wird.

Unter den Rhizopoden ist die Kernteilung am genauesten bei *Actinosphaerium* durch RICHARD HERTWIG (VIII 1898) und BRAUER (VIII 1894) untersucht worden. Bei freilebenden Tieren ist häufig im bläschenförmigen Kern alles Chromatin zu einem großen, nukleolusartigen Gebilde, dem Chromatinkörper (Karyosom), konzentriert (Fig. 172). Bei beginnender Karyokinese lockert sich seine Substanz



und verteilt sich in feinen Chromatinkörnchen auf dem achromatischen Gerüst (Fig. 173). Das Protoplasma nimmt hier früh an der Kernteilungsfigur teil, indem es an zwei Polen des noch kugeligen und bläschenförmigen Kerns zwei kegelförmige Aufsätze bildet, die wie zwei durch den Kern getrennte Spindelhälften aussehen. Sie zeigen eine feinfaserige Beschaffenheit und werden die „polaren Protoplasmakegel“ genannt. Zwischen ihnen plattet sich der Kern, der seine Abgrenzung gegen das Protoplasma in den ersten Phasen verliert (Fig. 174), zu einer Linse oder Scheibe ab und sondert sich in drei verschiedene Teile. Einnam sammelt sich an den abgeplatteten Kernpolen, wo sie die Basis der Protoplasmakegel berühren, eine homogene, im Leben hellglänzende, nach HEIDENHAINscher Hämatoxylinfärbung schwarz tingierte Substanz an,

Fig. 172.

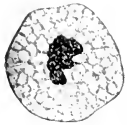


Fig. 173.



Fig. 174.



Fig. 175.



Fig. 176.



Fig. 177.



Fig. 172. Primärkern aus einer Primäreyste von *Actinosphaerium*. Nach R. HERTWIG.

Fig. 173–177. Die wichtigsten Stadien der Primärkaryokinese, d. h. der Teilung des Kerns bei der Teilung der Primäreysten in die Sekundäreysten. Nach RICHARD HERTWIG (VIII 1898).

die Polplatte; zweitens differenziert sich das achromatische Gerüst in sehr feine Fasern, die von einer zur anderen Polplatte hinziehen und den Zentralspindelfasern vergleichbar sind. Drittens gruppieren sich die Chromatinkörnchen in der Mitte des Kerns zu einer Äquatorialplatte. Aus ihr entstehen dann, wahrscheinlich durch Spaltung der Körnchen und Trennung in zwei Gruppen, die beiden Tochter- und Seitenplatten, die auseinanderweichen und bis dicht an die Polplatten heranrücken (Fig. 175). Diese haben sich mittlerweile weiter voneinander entfernt und den Spitzen der Protoplasmakegel mehr genähert, die entsprechend niedriger geworden sind.

Wenn Pol- und Seitenplatten einen ziemlich beträchtlichen Abstand voneinander erreicht haben, bilden sich aus ihnen durch Saftaufnahme zwei bläschenförmige Kerne (Fig. 176 und 177), an denen die polaren Protoplasmakegel und das Verbindungsstück verschwinden, weil sie ihre Abgrenzung gegen die übrige Zellsubstanz verlieren. Diese hat sich

während des ganzen Verlaufes ebensowenig wie bei den Infusorien durch Strahlenbildung an der Karyokinese beteiligt. Ebenso fehlen Zentriolen.

Dagegen werden Zentriolen merkwürdigerweise bei den Kernteilungen gefunden, welche zur Entstehung von Richtungskörpern führen, die auch bei *Actinosphaerium* vor der Befruchtung nachgewiesen worden sind. Zum Vergleich sind auch solche etwas abweichende Kernformen in den Fig. 178—182 aus der Monographie von RICHARD HERTWIG abgebildet worden.

Welchen Bildungen der typischen Karyokinese man die Polplatten vergleichen soll, läßt sich zurzeit nicht genauer bestimmen. Sie werden in ähnllicher Weise auch noch bei manchen anderen Formen der Ein-

Fig. 178.



Fig. 179.



Fig. 180.



Fig. 181.



Fig. 182.



Fig. 178—182. Fünf Stadien der Veränderungen, welche der Kern von *Actinosphaerium* während der Richtungskaryokinese erfährt. Nach R. HERTWIG (VIII 1898).

Fig. 178. Kern mit einfachem Protoplasmakegel und einem Zentriol.

Fig. 179. Kern mit zwei Protoplasmakegeln und zwei Zentriolen.

Fig. 180. Spindelfigur mit Äquatorialplatte.

Fig. 181. Spindelfigur mit zwei Tochterplatten.

Fig. 182. Bildung zweier bläschenförmiger Kerne, von welchen der nach oben gelegene und der Oberfläche des *Actinosphaerium* zugekehrte dem Kern einer Polzelle gleichwertig ist.

zelligen, besonders ausgeprägt z. B. bei *Spirochona* (RICHARD HERTWIG VIII 1877) beobachtet. Die Konzentration des Chromatins zu einem größeren, kompakten, nukleolusartigen Körper, aus dessen Auflockerung in der Prophase die Chromosomen ihren Ursprung nehmen, ist auch noch in einigen anderen Fällen nachgewiesen und u. a. bei *Spirogyra* durch MEUNIER, MOLL und HENNEGUY genau verfolgt worden.

Auch noch in vielen anderen niederen Abteilungen von Protisten sind Kernteilungsfiguren beobachtet worden, welche Anknüpfungen an die Karyokinese bei Tieren und Pflanzen gestatten, wenn sie auch in einigen Punkten Besonderheiten darbieten, welche in ihrer Deutung noch strittig sind und bei einer vollständigen Durchführung des Vergleiches Schwierigkeiten bereiten. Eine Zusammenstellung charak-

teristischer und, wie mir scheint, lehrreicher Abbildungen von *Eudorina elegans*, einem Vertreter der Volvocineen, von den Flagellaten *Colloidietyon*, *Chlamydomonas* und *Euglena viridis*, von der Thekamöbe *Chlamydomorphys* und von einfachen Amöbenformen wird uns am raschesten einen Einblick in dieses Forschungsgebiet liefern, auch wenn wir uns darauf beschränken, den Figuren nur einige erläuternde Bemerkungen hinzuzufügen.

Alle oben aufgeführten und von HARTMANN, KARL BĚLAR, KEPTEN, WASIELEWSKI und KÜHN untersuchten Protisten sind in ähnlicher Weise wie *Actinosphärium* mit einem Karyosomkern, wie er jetzt gewöhnlich bezeichnet wird, ausgestattet (Fig. 183*a* und 184*a*). An ihm unterscheidet man einen großen, homogenen, stark färbbaren Binnenkörper, das Karyosom und einen es einhüllenden Außenkern, der aus einem feinen Maschenwerk von sich kaum färbenden Lininfäden besteht. Im Außenkern ist noch ein intranukleäres Zentriol von HARTMANN, K.

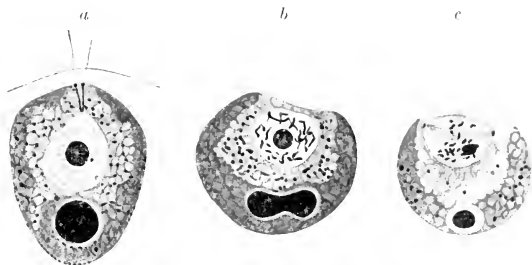


Fig. 183 *a, b, c*. *Eudorina elegans* mit Kernen auf drei Stadien, gefärbt mit Eisenhämatoxylin nach HARTMANN (VIII, 1921). *a* Ruhestadium des Kernes von *Eudorina elegans* mit schwarzgefärbtem Karyosom, intranukleärem, in seiner Nähe gelegenen Zentriol und hellem wabigem Außenkern. Unter den beiden Geißeln liegen zwei Basalkörper, von denen schwarzgefärbte Verbindungsfäden bis an den Kern heranreichen. Unter diesem ein großer schwarzgefärbter Chromatophor. *b* Prophase der Kernteilung, bei welcher im Außenkern gewundene Chromatinfäden (Chromosomen) scharf unterscheidbar geworden sind. Das Chromatophor hat durch Einschnürung Hantelform angenommen. *c* Bläschenförmiger Kern mit intranuklearer Spindel und zwei Zentriolen an beiden Enden. Die Chromosomen in Anordnung zur Äquatorialplatte begriffen.

BĚLAR und anderen Forschern mit Sicherheit beobachtet worden (Fig. 183*a*); daß das Korn einem solchen wirklich entspricht, ist bei *Colloidietyon* durch die es einhüllende Strahlensphäre noch besonders deutlich zu erkennen (Fig. 184*a*).

Bei Beginn der Mitose lassen sich gewundene Chromatinfäden von vorher farblosem Außenkern des Ruhestadiums durch geeignete Färbung deutlich machen; ihre Zahl ist durch HARTMANN bei *Eudorina elegans* mit Sicherheit als 10 ermittelt worden (Fig. 183*b*). Ob sie allein aus dem Außenkern, was jetzt die meisten Protistenforscher annehmen, oder unter Mitbeteiligung von Substanzteilen entstehen, die sich vom Karyosom ablösen, wie von *Actinosphärium* (Fig. 173) auf S. 218 beschrieben wurde, scheint uns noch nicht genügend sichergestellt zu sein. Währenddem hat sich auch das Zentriol geteilt (Fig. 183*c*): zwischen seinen auseinanderweichenden Hälften ist eine Spindel mit

kaum wahrnehmbarer Faserung erst klein, dann in größerem Format sichtbar geworden; sie ist noch vollständig im Kernraum in einer Weise, die auch in kleinen Keimbläschen von Eiern einiger Tierarten beobachtet wird (S. 210), eingeschlossen (Fig. 183c und 184c). Um ihre Mitte ordnen sich die Mutterchromosomen in einem kleinen Ring zur Äquatorialplatte an und teilen sich alsdann in Tochterchromosomen, die nach den Spindelenden auseinanderweichen. Da vorher schon die

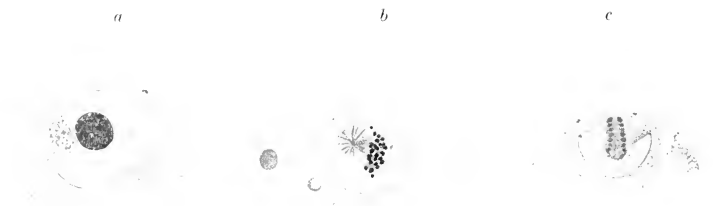


Fig. 184 *a, b, c*. Drei bläschenförmige Kerne der Flagellate *Collodictyon* mit Eisenhämatoxylin gefärbt nach K. BELAR (VIII, 1921) Taf. 19, Fig. 56 u. 63). *a* Kern mit Karyosom und anliegendem Zentriol, das von einer Strahlensphäre eingehüllt ist (l. c. Fig. 56). *b* Beginn der Spindelbildung mit Teilung des Zentriols und Zerfall des Karyosoms. *c* Kern in der Prophase mit junger intranukleärer Spindel und zwei Zentriolen mit Polstrahlung an beiden Enden (l. c. Fig. 63).

Kernmembran sich aufgelöst hat, kommt die anfangs intranuklear entstandene Spindel genau wie bei tierischen und pflanzlichen Zellen frei in den Protoplasmakörper zu liegen, läßt aber Strahlungsfiguren in der Umgebung der Zentriolen gewöhnlich vermissen (Fig. 183c und 184c).

Bei der Rekonstruktion der Tochterkerne bildet sich in jedem wieder ein großes rundes Tochterkaryosom. Daß seine Substanz sich direkt vom Mutterkaryosom herleitet, geht aus dem etwas abweichenden Verlauf hervor, den die Mitose bei einigen anderen Arten (*Euglena*, *Theka-*

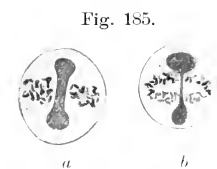


Fig. 185.

Fig. 185. Zwei bläschenförmige Kerne der *Thekamöbe Chilamydophrys*, mit Eisenhämatoxylin gefärbt nach K. BELAR (VIII, 1921, Taf. IV, Fig. 15 u. 16. *a* Prophase, in der sich das Karyosom gestreckt und Hantelform angenommen hat, die Chromosomen zur Mutterplatte angeordnet sind. *b* Etwas weiter vorgerecktes Stadium, wo die Enden der Hantel zu den Polkörpern angeschwollen und nur noch durch einen dünnen Faden verbunden, die Chromosomen zur Mutterplatte angeordnet sind.

möben und Amöben) darbietet. Bei *Euglena viridis* beginnt im Verlaufe der Teilung das Karyosom, welches sich hier wegen seines auffälligen Verhaltens im weiteren Verlauf der Karyokinese als Nukleozentrosom von KEUTEN beschrieben worden ist (Fig. 186), sich in die Länge zu strecken und keulenförmig an seinen Enden anzuschwellen, während sich seine Mitte mehr und mehr verdünnt, weniger färbt und schließlich zu einem langen feinen Faden auszieht (Fig. 187—189). Bei Beginn der Streckung haben sich die Chromosomen, die von der Substanz des Außenkerns hergeleitet werden, um die Mitte des sich

streckenden Nukleozentrosoms herumgelagert; sie weichen dann durch Halbierung in zwei Tochtergruppen auseinander (Fig. 188). In der Telophase werden schließlich die keulenförmigen Enden des Nukleozentrosoms unter Zerreißen und Einziehung des Verbindungsfadens wieder zu den Binnenkörpern der Tochterkerne, während die Chromosomen in ihren Außenkern übergehen (Fig. 190).

Entsprechende Bilder geben BELAR (VIII 1921) von der Thieramöbe Chlamodophrys (Fig. 185 *a* u. *b*) und DOLEIX von Pyxidicula operculata, wobei er die keulenförmigen Enden des von KEUTEX beschriebenen Nukleozentrosoms die Polkappen nennt und ebenfalls wieder zu den Karyosomen der Tochterkerne werden läßt (VIII, 1916, Tafel 31, Fig. 52—55). Auch die gewöhnlichen Amöben besitzen einen Karyosom-

Fig. 186.



Fig. 187.



Fig. 188.



Fig. 189.



Fig. 186—190. Kernteilungsstadien von *Euglena* nach Schnittpräparaten von KEUTEX.

Fig. 186. Eine *Euglena viridis* und ihr Kern im Ruhezustand.

Fig. 187. Kern in Vorbereitung zur Teilung. Das Nukleozentrosoma hat sich gestreckt und in der Mitte eingeschnürt. Das Chromatin ist in schleifenförmigen Chromosomen angeordnet.

Fig. 188. Die beiden keulenförmigen Enden des Nukleozentrosoma haben sich weiter voneinander entfernt, das mittlere Verbindungsstück ist stark ausgezogen. Die Chromosomen sind in zwei Gruppen auseinandergewichen.

Fig. 189. Die Chromosomen sammeln sich um die Polstücke des Nukleozentrosoma, dessen Mittelstück als feinste Linie noch eben sichtbar ist.

Fig. 190. Durch Teilung entstandenes, ruhendes Exemplar von *Euglena* mit zwei Tochterkernen, deren jeder ein Nukleozentrosom enthält.

kern, der sich auf mitotischem Wege teilt und den eben erwähnten ähnliche Befunde darbietet, wie die Untersuchungen von WASIELEWSKI und von KÜHN (VIII 1914) lehren. Das Karyosom streckt sich und nimmt durch Einschnürung in seiner Mitte Hantelform an (Fig. 191 *a*); seine keulenförmigen Enden werden von ihnen ebenfalls als Polkappen (*pk*) unterschieden (*b* u. *c*); sie hängen durch einen feinen Verbindungsfaden noch längere Zeit zusammen (*d*) und werden in der Telophase wieder zu den Karyosomen der Tochterkerne. Auch Chromosomen bilden sich und verhalten sich in derselben Weise wie in den voraus beschriebenen Fällen (*a*, *b*, *c*, *d*). (Vgl. auch W. u. K. VIII 1914, Taf. 16, Fig. 23, 25, 29—31; Taf. 17, Fig. 40, 47—49.) Wie noch erwähnt zu werden verdient, rechnen VON WASIELEWSKI und KÜHN mit der Möglichkeit, daß vielleicht ein Binnenkorn (Zentriol?) regelmäßig im Karyosom eingeschlossen sei, und sind daher geneigt, in letzterem einen Teilungsapparat des Kerns zu erblicken.

Wenn wir am Schluß des Abschnitts über Karyokinese noch die Verhältnisse bei Tieren und Pflanzen mit denen bei vielen Einzelligen vergleichen, so läßt sich als das bemerkenswerteste Ergebnis wohl der Satz aufstellen: im ersten Fall ist die Kontinuität der chromatischen Substanz bei der Bildung der Chromosomen, im zweiten Fall die Kontinuität der achromatischen Substanz während der Umwandlung der Mutter- in die Tochterkerne mit größerer Sicherheit nachzuweisen. Erleichtert in mancher Beziehung wird die Untersuchung bei den Einzelligen durch die geringere Anteilnahme des Protoplasmas am karyokinetischen Prozeß, wie sich in dem Fehlen oder der geringen Ausbildung von Strahlungsfiguren zu erkennen gibt. Insofern können die über das ganze Organismenreich ausgedehnten Studien über Karyokinese dazu dienen, indem sie sich gegenseitig ergänzen, unser Gesamtbild von der Bewegung und Verteilung der Kernsubstanzen in den einzelnen Teilungs-

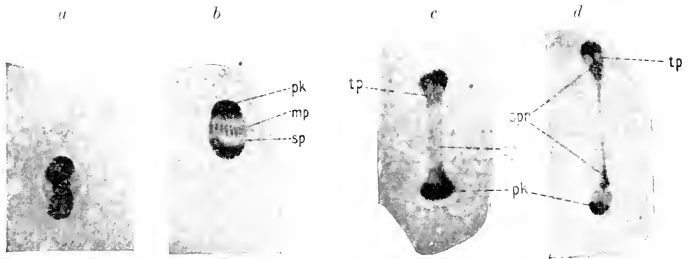


Fig. 191. Hauptstadien der Kernteilung von der Amöbe *Vahlkampfia bistadialis*. Durch Eisenhämatoxylin ist die Substanz des Karyosoms schwarz gefärbt. Nach von WASIELEWSKI u. KÜHN. *a* Streckung des Karyosoms in der Prophase und Umwandlung in eine Hantelfigur durch Einschnürung. *b* Trennung des Karyosoms in die beiden Polplatten (*pk*), verbunden durch Spindelsubstanz, in deren Mitte sich die Chromosomen zur Äquatorialplatte (*mp*) angeordnet haben. *c* Die Polkörper sind in der Anaphase weiter auseinandergerückt. Zwischen ihnen hat sich die Spindel (*sp*) zu einem Verbindungsfaden ausgezogen. Die Chromosomen der Äquatorialplatte haben sich in die zwei Tochterplatten (*tp*) getrennt. *d* In der Telophase sind die zwei Polkörper (*pk*) noch weiter auseinandergerückt, die Spindel ist ein feiner Faden geworden, der in der Nähe der Polkörper eine Verdickung als Spindelrestkörper zeigt. Zwischen Pol- und Spindelrestkörper liegt die Tochterplatte.

phasen zu vervollständigen und so zu Allgemeinresultaten von größerer Klarheit und Sicherheit zu führen.

#### 4. Beeinflussung der mitotischen Kernteilung durch äußere Faktoren. Abnorme Kernteilungsfiguren. Kerndegenerationen.

Das komplizierte Kräftespiel, das sich dem Beobachter bei jeder Karyokinese darbietet, kann wie das früher studierte Phaenomen der Protoplasmaabewegung durch äußere Faktoren in auffälliger Weise beeinflußt werden. Nur gestalten sich hier aus naheliegenden Gründen die dadurch hervorgerufenen Veränderungen viel verwickelter als bei der Protoplasmaabewegung, weil stofflich verschiedene Teile, Protoplasma, Kernsegmente,

Spindelfasern, Zentrosomen, ein normwidriges Verhalten einschlagen. — Das ganze Gebiet ist noch wenig experimentell in Angriff genommen. Wenn wir die Frage aufwerfen: wie verhalten sich die einzelnen Stadien des Kernteilungsprozesses thermischen, mechanischen, elektrischen und chemischen Reizen gegenüber? so können wir nur eine sehr unbefriedigende Antwort darauf geben. Die zahlreichsten Untersuchungen besitzen wir zurzeit über Echinodermeneier, deren Verhalten gegen thermische und chemische Reize während der Teilung einer Prüfung unterworfen wurde.

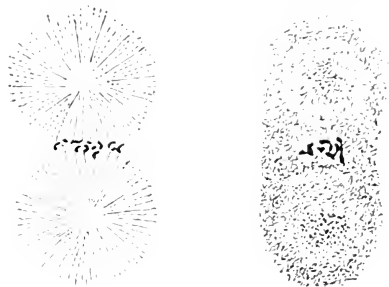
Was zunächst die thermischen Einflüsse betrifft, so ist im allgemeinen bekannt, daß je nach dem Grade der Temperatur die Zellteilung langsamer oder rascher verläuft; wo aber das Temperaturoptimum, wo das Minimum liegt und welche Veränderungen an den Kernfiguren Temperaturen, die über das Optimum hinausgehen, hervorrufen, muß durch Experimente genauer festgestellt werden. Über den Einfluß von

Fig. 192.

Fig. 193.

Fig. 192. Kernfigur eines Eies von *Strongylocentrotus* 1 Stunde 20 Min. nach der Befruchtung.

Fig. 193. Kernfigur eines Eies von *Strongylocentrotus*, welches  $1\frac{1}{2}$  Stunde nach Vornahme der Befruchtung 2 Stunden 15 Min. in eine Kältemischung von  $-2^{\circ}\text{C}$  gebracht und dann getötet wurde.



Kältegraden von  $1-4^{\circ}\text{C}$  wurde eine Reihe von Experimenten von O. HERTWIG (VIII 1890, 1891) ausgeführt.

Wenn Echinodermeneier 15—30 Minuten lang auf  $1-4^{\circ}\text{C}$  unter 0 abgekühlt werden, während sie sich auf charakteristischen Teilungsstadien befinden, so wird binnen wenigen Minuten der ganze achromatische Teil der Kernfigur rückgebildet und vernichtet, während der chromatische, aus den Kernsegmenten bestehende Teil keine oder nur geringfügige Veränderungen erfährt. Am lehrreichsten sind die Stadien, auf denen die Kernsegmente im Äquator angeordnet (Fig. 192) oder schon nach beiden Polen verteilt sind. Wie Fig. 193 lehrt, sind die Protoplasmastrahlungen und ebenso die Spindelfasern spurlos verschwunden; die Sphären in der Umgebung der Zentrosomen sind noch durch hellere Stellen im Dotter bezeichnet. Die Kernsegmente allein sind nach Aussehen und Lage ziemlich unverändert geblieben.

Während der Dauer der Kältewirkung bleibt die Kernfigur in diesem Zustand fest gebannt; die Starre beginnt aber in kürzester Zeit zu schwinden, wenn die Eier in einem Tropfen Wasser auf einen Objektträger gebracht und unter dem Einfluß der Zimmertemperatur allmählich erwärmt werden. Schon nach 5—10 Minuten bilden sich die beiden Polstrahlungen an denselben Stellen, erst schwach, dann in ursprünglicher Schärfe wieder aus; zwischen den beiden Polen treten wieder

die Spindelfasern hervor, worauf es bald zur regelrechten Teilung kommt. In diesen Fällen hat die Kälte nur lähmend gewirkt. Der Teilungsprozeß setzt einfach an dem Punkte wieder ein, an welchem er durch die Kälte zum Stillstand gebracht worden war.

Intensivere Störungen werden durch 2—3stündige Abkühlung auf 2—3° C unter 0 hervorgerufen. Die ganze Kernfigur wird von Grund aus umgeändert und muß sich, wenn die Kältestarre vorüber ist, wieder von Anfang an neu aufbauen, wozu eine längere Zeit der Erholung erforderlich ist. Entweder verschmelzen die Kernsegmente zu einem unregelmäßigen, gezackten Körper untereinander, oder es bildet sich sogar aus ihnen wieder ein kleiner bläschenförmiger Kern wie bei dem Rekonstruktionsprozeß nach der Teilung. Dann beginnen von neuem Veränderungen, welche zur Entstehung von Polstrahlungen und von mehr oder minder abnorm gestalteten Kernteilungsfiguren führen. Auch die

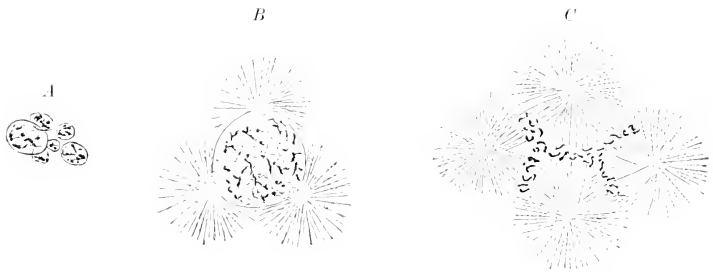


Fig. 194. Kerne von Eiern von *Strongylocentrotus*, welche 1½ Stunden nach Vornahme der Befruchtung 20 Minuten in einer 0,025proz. Chininlösung gelegen haben.

A Kernfigur eines Eies, das eine Stunde nach Herausnahme aus der Chininlösung abgetötet wurde. B Kernfigur eines Eies, das etwas später abgetötet wurde. C Kernfigur eines Eies, das 2 Stunden nach Herausnahme aus der Chininlösung abgetötet wurde.

Teilung des Eikörpers erfolgt nicht nur sehr verspätet, sondern ist oft pathologisch abgeändert.

In analoger Weise wie die Kälte haben einige chemische Stoffe (*Chininum sulfuricum* in 0,05proz. Lösung und 0,5proz. Chloralhydrat) eine überraschende Wirkung auf den Teilungsprozeß. Werden Eier, welche die Spindel gebildet haben und die äquatoriale Anordnung der Chromosome zeigen, 5—10 Minuten der Einwirkung der obengenannten Stoffe ausgesetzt, so beginnen bald die Polstrahlungen vollkommen zu verschwinden, entstehen aber nach einiger Zeit der Ruhe wieder von neuem, worauf es zu normaler Teilung kommt. Bei einer Einwirkung der obengenannten Lösungen während 10—20 Minuten jedoch wird die Störung eine tiefergreifende und führt in vielen Fällen einen sehr eigentümlichen und in seiner Art typischen Verlauf des Teilungsprozesses herbei. Nicht nur die Polstrahlungen und die Spindelfasern werden vollkommen zurückgebildet, sondern es geht auch aus den Chromosomen in langsamer Umwandlung zu vielen kleinen Kernvakuolen (Fig. 194 A) der bläschenförmige Ruhezustand des Kerns (B) wieder hervor. Derselbe



gibt bald den Ausgangspunkt für eine neue, jetzt aber wesentlich modifizierte Teilung ab (O. und R. HERTWIG VIII 1887).

Anstatt zweier bilden sich gleich vier Strahlungen an der Oberfläche der Kernblase aus (Fig. 194 B, in welcher eine Strahlung versteckt ist). Diese werden nach Behandlung mit Chinin bald scharf ausgeprägt, bleiben dagegen nach Chloralbehandlung auf die Dauer matt und auf die nächste Umgebung des Kernes beschränkt. Hierauf löst sich die Kernmembran auf; zwischen den vier Polen entwickeln sich fünf Spindeln, auf welche sich die Chromosomen in äquatorialer Anordnung verteilen und dabei eine charakteristische Figur erzeugen (Fig. 194 C). Dann weichen nach erfolgter Längsspaltung die Tochterchromosomen nach den vier Polen auseinander und geben die Grundlage für vier bläschenförmige Kerne ab, welche nach der Oberfläche des Dotters auseinanderweichen. Das Ei beginnt sich darauf durch zwei Kreuzfurchen den Kernen entsprechend in vier Höcker einzuschnüren; in der Regel kommt es aber nicht zu einer vollständigen Teilung in vier Stücke,

Fig. 195.



Fig. 196.

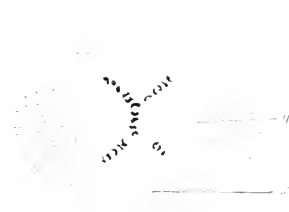


Fig. 195 und 196. Vierpolige Kernfiguren von Eiern von *Strongylocentrotus*, die  $1\frac{1}{2}$  Stunden nach Vornahme der Befruchtung 20 Minuten in einer 0,05proz. Chininlösung gelegen haben und nach Herausnahme aus der Chininlösung nach 2 Stunden getötet worden sind.

sondern zuvor schicken sich die vier Kerne wieder zu einer neuen Teilung an, indem sie sich in Spindeln mit zwei Polstrahlungen umwandeln. Dabei vertiefen sich die oben erwähnten Einschnürungen langsam, und jede Spindel kommt in einen Höcker oder eine Knospe zu liegen. Entweder wird die Trennung jetzt schon eine ziemlich vollständige, oder es treten, noch ehe die Furchen weit in den Dotter eingeschnitten haben, die vier Spindeln, indem die Kernsegmente nach den Polen auseinanderweichen, zuvor in Teilung ein. Dies hat dann wieder zur Folge, daß sich die vier ersten Höcker, noch ehe sie voneinander getrennt sind, abermals einzuschnüren beginnen (Knospenfurchung).

Das Auffälligste bei den beschriebenen Erscheinungen ist das plötzliche Auftreten von vier Polstrahlungen, denen nach allem, was wir wissen, ebenso viele Zentriolen zugrunde liegen müssen. Eine Erklärung hierfür bietet sich in den Vorgängen, welche sich an die Befruchtung des Echinodermeneies anschließen und welche ihre Besprechung im Kapitel X finden, auf welches hiermit verwiesen wird.

Modifikationen von der in Fig. 194C dargestellten Form der Kernumwandlung kommen nicht selten vor; sie bestehen darin, daß eine Strahlung von den drei übrigen etwas weiter entfernt liegt (Fig. 195). In diesem Fall sind nur die drei näher zusammen gelegenen Strahlungen durch drei Spindeln zu einem Triaster vereinigt. Im Mittelpunkt des so gebildeten, gleichschenkeligen Dreiecks stoßen drei Kernplatten zusammen, wieder eine regelmäßige Figur erzeugend. Die vierte abseits liegende Strahlung verbindet sich durch eine einzige Spindel mit der nächsten Strahlung des Triaster.

Als ein Übergang zwischen den Figuren 194 und 195 läßt sich wohl Fig. 196 betrachten. Hier gehen von der mehr isoliert gelegenen Strahlung  $x$  zwei Spindeln nach dem übrigen Teil der Kernfigur, welche einen Triaster darstellt. Von den beiden Spindeln ist die eine nur schwach und unvollständig ausgebildet und fällt sofort durch die geringe Anzahl ihrer Kernsegmente auf. Sie würde wahrscheinlich gar nicht zur Anlage gelangt sein, wenn die Strahlung  $x$  noch etwas weiter von der Strahlung  $y$  entfernt wäre.

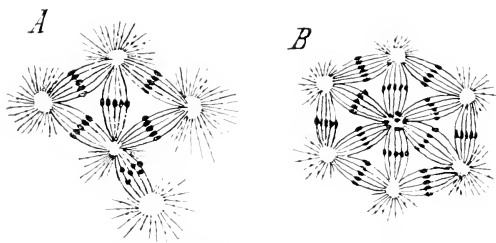


Fig. 197. Komplizierte Spindelaggregate aus Echinodermeneiern, welche infolge vorausgegangener Behandlung mit Nikotin bei der nachfolgenden Befruchtung durch viele Spermatozoen befruchtet worden waren. Nach O. und R. HERTWIG.

Drei-, vier- und mehrpolige Kernteilungsfiguren (Triaster, Tetraaster, Polyaster, pluripolare Mitosen) sind auch in krankhaft veränderten Geweben von pathologischen Anatomen. ARNOLD, HANSEMANN, SCHOTTLÄNDER, CORNIL, DENYS, GALEOTTI usw., häufig beobachtet worden, besonders häufig in bösartigen Geschwülsten, wie in den Karzinomen. Sie gleichen in auffallender Weise den an Eizellen experimentell erzeugten und in den Figuren 194—197 abgebildeten Kernfiguren. Wahrscheinlich ist auch hier die Ursache für die abnormen Erscheinungen in chemischen Reizen zu suchen. So konnte SCHOTTLÄNDER (VIII 1888) pathologische Kernteilungen im Endothel der DESCHEMETSchen Membran dadurch hervorrufen, daß er die Hornhaut des Froschauges mit Chlorzinklösung von bestimmter Konzentration anätzte und sie so in Entzündung versetzte. Bemerkenswert ist das veränderliche Zahlenverhältnis der Kernsegmente in den einzelnen Spindeln. Denn während in einigen zwölf, wurden in anderen nur sechs oder sogar nur drei Segmente von SCHOTTLÄNDER aufgefunden. Dieselbe Erscheinung wurde von Osc. und RICH. HERTWIG, sowie von BOVERI bei den Echinodermeneiern beobachtet. Neben vielen anderen Forschern hat besonders GALEOTTI (VIII 1893, 1896) ausgedehnte Untersuchungen über

pathologische Karyokinese in tierischen Gewebszellen angestellt und dabei zahlreiche chemische Stoffe, ferner höhere Temperaturen und den galvanischen Strom verwandt.

Mehrpolige Kernteilungsfiguren können übrigens wahrscheinlich noch durch andere Ursachen, von denen uns zurzeit die wenigsten bekannt sind, veranlaßt werden. Eine häufige Ursache ist z. B. das Vorkommen vieler Kerne in einer Zelle. Man kann leicht einen solchen Zustand auf experimentellem Wege willkürlich hervorrufen, wenn man Eizellen durch irgendwelche geeignete Eingriffe schädigt und dann befruchtet (O. HERTWIG VIII 1875, 1890, 1891, Fol VIII 1883, O. und R. HERTWIG 1887). Anstatt eines einzigen Samenfadens, wie es bei der normalen Befruchtung die Regel ist, dringen dann zwei, drei und mehr in den Dotter hinein. Die Folge einer derartigen Überfruchtung (Polyspermie) ist die Ausbildung vieler, der Zahl der eingedrungenen Samenfäden entsprechender Samenkerne. Dieselben legen sich zum Teil dem Eikern an, und da jeder von ihnen ein Zentrosom mit in das Ei hineingebracht hat, entstehen um den Eikern entsprechend viele Pol-

Fig. 198.

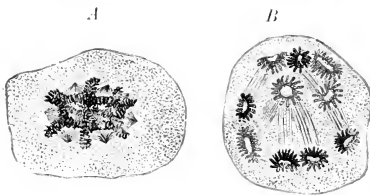


Fig. 198. *A* und *B* Zwei vielpolige Kernfiguren mit vielen Gruppen von Muttersegmenten aus einer Riesenzelle der embryonalen Säugtierleber. In *B* bilden die Tochtersegmente viele Gruppen, die nach den zahlreichen Polen zu auseinander gerückt sind. Nach KOSTANECKI.

Fig. 199.

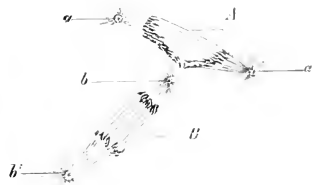


Fig. 199. Zwei Kernspindeln aus dem Dotter einer Forellenkeimscheibe. Das Zentrosom der einen Spindel übt einen störenden Einfluß auf die Anordnung und Verteilung der Tochtersegmente in der zweiten Spindel aus. Nach HEXNEGY.

strahlungen. Und so wandelt sich, je nach der Zahl der Samenfäden, der Eikern in eine drei-, vier- und mehrstrahlige Kernteilungsfigur um (Fig. 197*A* und *B*).

Auch die Samenkerne, welche sich nicht mit dem Eikern verbinden, sondern bei der Überfruchtung im Dotter isoliert bleiben, werden sehr häufig der Ausgang eigentümlicher mehrpoliger Kernfiguren. Zunächst werden sie zu kleinen Samenspindeln. Benachbarte Spindeln rücken dann häufig derart zusammen, daß zwei Polstrahlungen und mithin wohl auch die in ihnen gelegenen Zentrosomen zu einem einzigen verschmelzen. Auf diese Weise können durch allmählich erfolgende Verschmelzungen, namentlich bei höheren Graden der Überfruchtung, die verschiedenartigsten Spindelaggregate zustande kommen. Auch die vom mehrfach befruchteten Eikern ausgehende, vielstrahlige Figur kann nachträglich durch Anlagerung von Samenspindeln noch eine kompliziertere Zusammensetzung erhalten.

In ähnlicher Weise erklären sich wohl auch die interessanten Befunde, welche an den Riesenzellen des Knochenmarks von DENYS und an den Riesenzellen der embryonalen Säugetierleber von KOSTANECKI (VIII 1892) beobachtet worden sind. Im Verhältnis zu den zahlreichen Kernen werden auch viele Zentrosomen in der Zelle enthalten sein. Wenn daher das ganze Kernaggregat in Teilung eintritt, werden sich viele Polstrahlungen entwickeln müssen, zwischen denen sich dann die Chromosome, deren Zahl unter Umständen mehrere hundert betragen kann, zu eigentümlich verzweigten Kernplatten anordnen. Eine solche ist in Fig. 198A nach KOSTANECKI abgebildet worden. Wenn sich später die Muttersegmente in Tochtersegmente spalten, wandern diese gruppenweise nach den einzelnen Polen der komplizierten Kernteilungsfigur und bilden dort zahlreiche, kleine Kreise (Fig. 198B). Aus jedem Kreis wird weiterhin ein Kern; zuletzt teilt sich die Riesenzelle in so viele Stücke, als Kerne bzw. Kreise von Tochtersegmenten vorhanden waren.

In dieselbe Reihe gehören die von HENNEGUY (VIII 1891) am Forellenei gemachten Beobachtungen. Bekanntlich sind bei partiell sich

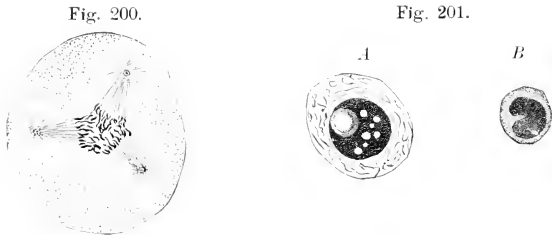


Fig. 200. Zelle mit einer dreipoligen Kernfigur aus dem Forellenei. Nach HENNEGUY.

Fig. 201. A Sameuzelle mit entartetem Kern aus dem Hoden von *Salamandra maculata*. Aus FLEMMING, Taf. 25, Fig. 51a. B Zwischenkörperchen (*corps résiduel*) aus dem Hoden von *Ascaris megaloecephala*. Kernrückbildung.

furchenden Eiern zahlreiche Kerne, die Merocyten, in der Dotterschicht, welche unter den Keimzellen liegt, zerstreut. Zuweilen treten einige von ihnen, indem sie sich zur Teilung gleichzeitig vorbereiten, zu kleinen Spindelaggregaten zusammen. Dafür, daß die Pole hierbei als Attraktionszentren wirken, ist sehr lehrreich der folgende, von HENNEGUY mitgeteilte Fall (Fig. 199): Zwei in Teilung begriffene Merocyten liegen in der gemeinsamen Dottermasse dicht beieinander, und zwar so, daß die Spindelachse von B in ihrer Verlängerung die Spindel A im Äquator schneiden würde und daß das eine Zentrosom b sich in großer Nähe von der Spindel A befindet. Dadurch ist bei der Spindel A die Verteilung der Tochtersegmente in ganz auffälliger Weise gestört worden. Anstatt in zwei Gruppen nach den Polen a a, wie bei normalem Verlauf, auseinanderzuweichen, hat sich eine Anzahl von ihnen, welche sich am meisten in der Wirkungssphäre des Zentrosoms b der nahegelegenen, fremden Spindel befunden hat, nach b begeben. Mit einem Wort: das Zentrosom der einen Spindel hat ganz offenbar einen störenden Einfluß auf die Anordnung und Verteilung der Tochtersegmente in der zweiten Spindel ausgeübt.

An demselben Objekt hat HENNEGUY in Keimzellen, die sich von der Merocytschicht nachträglich abtrennen, auch Triaster, wie ein solcher in Fig. 200 abgebildet ist, und Tetraster wahrgenommen.

Unter schädlichen Einflüssen werden auch die Zellkerne verändert und machen Degenerationsvorgänge durch, die namentlich von der Seite pathologischer Anatomen häufig zum Gegenstand makroskopischer und experimenteller Untersuchungen gemacht worden sind. Bald ist vollständige Kernauflösung (Karyolyse), bald Zerfall in einzelne sich stärker färbende Chromatinkörper und -brocken (Karyorhexis), bald Umlagerung und Zusammenhäufung des Chromatins an der Kernwand unter Bildung von homogenen Schalen und Ringen (Kernwandhyperchromatose), bald Zusammenfluß und Verdichtung des ganzen Chromatingerüsts zu einem homogenen, von einzelnen Vakuolen durchsetzten klumpigen kugelförmigen Körper (Pyknose) beobachtet worden (SCHMAUS und ALBRECHT (VIII 1894), ERNST (I 1915) u. a.).

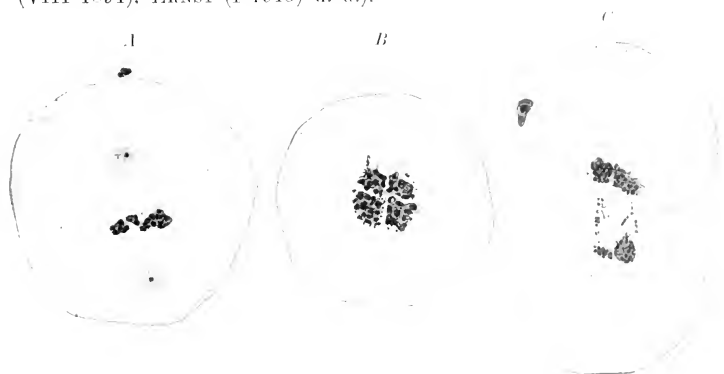


Fig. 202. *A*, *B* und *C* Kerateilungsfiguren von *Ascaris megaloccephala*, die mit Radium (Aktivität von 7,4 mg reines Radiumbromid) bestrahlt worden waren. Nach PAULA HERTWIG. *A* Seitliche Ansicht der Spindel, *B* Kerateilungsfigur vom Pol gesehen, *C* Ei in Zweiteilung.

Auch normalerweise können in Organen, die sich durch eine raschere Zellvermehrung auszeichnen, z. B. in den weiblichen und männlichen Keimdrüsen, einzelne Ovo- und Spermatozyten sich aus unbekanntem Ursachen, vielleicht infolge gegenseitiger Konkurrenz um die Nahrung, wieder zurückbilden, ehe sie die volle Reife erlangt haben. Derartige Befunde wurden von FLEMMING und HERMANN für *Salamandra maculata*, von O. HERTWIG für *Ascaris megaloccephala*, ferner bei der Follikelatresie in Säugerovarien beschrieben. Mit der Verkümmern und Größenabnahme der Zellen geht dann eine solche auch an den Kernen Hand in Hand; ihr Gerüst geht zugrunde. Das Chromatin sammelt sich zu einem kompakten Klumpen an, der sich durch eine auffallend starke Färbbarkeit in den verschiedensten Farbstoffen auszeichnet (Pyknose). Das Protoplasma hat im Verhältnis zu entsprechenden normalen Keimzellen an Masse abgenommen. Zellen mit derartig verkümmerten, ganz desorganisierten Kernen sind in Fig. 201 abgebildet. *A* ist eine Samenzelle aus einem Hodenfollikel von *Salamandra*, *B* eine Keimzelle von *Ascaris*, wie sie

sowohl im Hoden als im Eierstock vorgefunden wird und in der Literatur unter dem Namen *corps résiduel* oder Zwischenkörperchen bekannt ist. WASIELEWSKI hat durch Injektion von Terpentin in den Hoden von Säugetieren die Kerne von Keimzellen in einen entsprechenden Zustand der Degeneration auf experimentellem Wege versetzen können.

Unter den Faktoren, welche in erster Linie die Kernsubstanzen in sehr eigentümlicher Weise beeinflussen, stehen obenan

### die Radium- und Röntgenstrahlen

und verdienen wegen des hohen Interesses, das sie nicht nur in der Biologie, sondern in allen medizinischen Kreisen auf sich gezogen haben, noch eine eigene kurze Betrachtung. Sie wurden auf S. 179 bereits erwähnt und dort geradezu als ein biologisches Reagens für Kernsubstanzen bezeichnet. Auf die Feststellung und Verfolgung der Kernschädigungen gerichtete Untersuchungen hat PAULA HERTWIG ausgeführt, indem sie in Teilung begriffene Eier von *Ascaris megaloccephala*, die wegen ihrer großen und nur in Vierzahl vorhandenen Chromosomen hierfür sehr empfehlenswerte Objekte sind, 1—2 Stunden mit Radium bestrahlte. Sie erhielt hierbei die verschiedenartigsten abnormen karyokinetischen Figuren, von denen eine Auswahl in den Figuren 202 A, B und C wiedergegeben ist. Das Chromatin sammelt sich nicht in den bekannten vier Kernschleifen (Fig. 145 A) an, sondern bildet größere Brocken und kleinere Körnchen, die gewöhnlich durch Linien verbunden in vier Gruppen zusammengedrängt sind (Fig. 202 A und B). Auf dem Stadium der Muttersterne oder in der Metaphase weichen die körnigen Chromatinmassen in zwei Hälften auseinander (Fig. 202 C), doch bleiben dabei fast stets einige Nachzügler zwischen ihnen liegen noch zur Zeit, wo sich das Protoplasma zur Teilung anzuschicken beginnt. Längere Zeit nach der Bestrahlung verliert der Kern überhaupt sein Teilungsvermögen und seine bläschenförmige Beschaffenheit im Ruhestadium: er wandelt sich in homogene, häufig mit einer Vakuole im Inneren versehene Chromatinkugeln um.

Von verschiedenen Forschern (OSCAR und GÜNTHER HERTWIG, BARRATT und ARNOLD) wurde an Zellen, die gegen  $\beta$ - und  $\gamma$ -Strahlen besonders empfindlich sind, wie an männlichen und weiblichen Keim- und embryonalen Ganglienzellen, die oben erwähnten Veränderungen des Kerns, welche die pathologischen Anatomen als Karyorhexis und als Pyknose zu bezeichnen pflegen, beobachtet. Entweder hat sich das Chromatin als eine stark färbare, homogene Kugelschale, meist nur als eine Kalotte der Kernmembran angelagert, oder der Kern ist ganz zusammengeschrumpft auf ein kleines, kompaktes und homogenes Kügelchen, das bei Färbung in Boraxkarmin durch seine rote Färbung aus dem normalen Gewebe hervorleuchtet. Bei genügend langer Dauer der Bestrahlung können schließlich alle Keimzellen in den weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen zum Schwund gebracht werden, so daß nur noch die nicht spezifischen Bestandteile, Bindschubstanzen, Blutgefäße, interstitielle, Follikel- und SERTOLISCHE Zellen erhalten geblieben sind.

In ähnlicher Weise berichtet KÖRNICKE vom Pflanzengewebe, daß bei langer Bestrahlung von Vegetationskegeln oder von Pollenmutterzellen die Chromosomen in den Spindeln untereinander verklumpen, daß im Knäuelstadium der Kernfaden seine Abgrenzung verliert und daß

der Knäuel auf diese Weise schließlich ein vollständig homogener Klumpen wird, welcher begierig Safranin aufnimmt. In den Tochterkernen von Pollenmutterzellen sah er eine übergroße Menge extrakleärer Nukleolen im umgebenden Plasma auftreten, was deutlich auf eine Störung der normalen Verhältnisse hinweist. Mit Recht schließt KÖRNICKE hieraus auf eine schädigende Wirkung der Radiumstrahlen auf die sogenannten chromatischen Bestandteile des Kerns.

Daß mit der Dauer der Bestrahlung proportional die Schädigung der Kernsubstanz zunimmt, dafür kann man als einen ausgezeichneten und empfindlichen Maßstab reife Samenfäden benutzen, die 5, 15, 30, 60 Minuten und länger mit einem Radiumpräparat bestrahlt und dann zur Befruchtung normaler reifer Eier verwendet werden. Am geeignetsten für derartige Experimente ist der Samen von Seeigeln, von dem man einen kleinen Tropfen in einen hohlen Objektträger in eine feuchte Kammer bringt und durch Auflegen einer Radiumkapsel bestrahlt. Die Samenfäden lassen sich in dieser Weise sogar 16—20 Stunden lang bestrahlen, wobei sie nicht nur beweglich bleiben, sondern auch die Fähigkeit, in das Ei einzudringen und so den Anfang der Befruchtung auszulösen, noch besitzen. Trotzdem sind sie in ihrer ganzen Konstitution verändert, und zwar, wie schon gesagt, proportional der Dauer der Bestrahlung. Allerdings sind irgendwelche Veränderungen in dem Bau und dem Verhalten der Samenfäden, unmittelbar nach der Bestrahlung, auch bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen direkt nicht wahrzunehmen; aber auf indirektem Wege läßt sich hierfür ein absolut sicherer Beweis an den auffälligen Abweichungen führen, welche Eier, die mit bestrahltem Samen befruchtet worden sind, im Vergleich zu normalen darbieten. Auch kann in einem befruchteten Ei von einem bestimmten Grad der Radiumwirkung an das bestrahlte oder sagen wir kurz: das Radium-Chromatin mikroskopisch deutlich vom unbestrahlten Chromatin des Eikernes unterschieden werden. Den Entwicklungsprozeß hat daher O. HERTWIG in seiner Untersuchung als einen außerordentlich feinen Maßstab für die Beurteilung der in bestrahlten Samenfäden hervorgerufenen Radiumwirkung bezeichnet. Hierüber wird uns das X. Kapitel über den Befruchtungsprozeß noch nähere Angaben bringen.

## 5. Allgemeine Probleme der Kernsegmentierung.

### Das proportionale Kernwachstum.

Wenn man bei verschiedenen Tier- und Pflanzenarten die Erscheinungen der Karyokinese durch verschiedene Zellgenerationen hindurch verfolgt, so läßt sich leicht feststellen, daß aus einem jeden Mutterkern am Beginn einer neuen Teilung genau so viele Mutterchromosomen wieder gebildet werden, als die Zahl der Tochterchromosomen beträgt, aus welchen er bei einer vorausgegangenen Teilung entstanden war. Da nun die Mutterchromosomen wieder durch Längsspaltung halbiert werden und die so gebildeten Tochterchromosomen später wieder neue Mutterchromosomen in gleicher Zahl liefern und so bei jeder Teilung in ununterbrochener Kontinuität, da ferner trotz aller dieser wiederholten Teilungen die chromatische Substanz an Masse offenbar nicht abgenommen hat und auf späteren Teilstadien nicht geringer ist als auf früheren, so folgt daraus, daß die chromatische Substanz nach jeder Teilung sich während des bläschenförmigen Zustandes der Kerne wieder durch Wachstum auf das

Doppelte bis zur nächsten Teilung ergänzen muß, und so fort. Es ist dieses Verhalten als das „proportionale Kernwachstum“ bezeichnet worden.

Als eine Ergänzung hierzu ergibt sich aus vergleichenden Untersuchungen

#### Das Zahlengesetz der Chromosomen.

Man mag bei ein und derselben Tierart die Kernteilungsfiguren in diesem oder jenem Gewebe, in der Jugend oder im Alter untersuchen, stets wird man in der Metaphase genau dieselbe Anzahl von Chromosomen finden. Eine Ausnahme machen bloß 1. bestimmte Entwicklungsstadien der Ei- und Samenzellen, bei denen die Chromosomenzahl genau die Hälfte der normalen Zahl beträgt, worüber in späteren Kapiteln noch gesprochen werden wird, und 2. pathologische Mitosen mit sehr schwankenden, unregelmäßigen Zahlen. Dagegen unterscheiden sich die einzelnen Tier- und Pflanzenarten voneinander dadurch, daß die Anzahl der Chromosomen, die man am besten auf dem Stadium des Muttersterns bestimmen kann, eine sehr ungleiche ist und daß sie in sehr weiten Grenzen von 2 bis 100 und mehr schwankt. So findet man bei *Ascaris megalocephala univalens* als die niedrigste Zahl zwei Chromosomen, die höchste bisher ermittelte bei der Crustacee *Artemia*; bei ihr hat BRAUER 168 gezählt. In anderen Fällen beträgt die Anzahl 4, 8, 12, 14, 16, 18, 20, 24, 36 usw.; sie ist bei zwei der bekanntesten Untersuchungsobjekte, bei *Salamandra mac.* und bei *Lilium* 24.

Die für einige wichtigere Tier- und Pflanzenarten ermittelten Zahlen haben wir in einer Tabelle auf Seite 235 zusammengestellt.

Wie man durch Vergleich der Zahlen in den zwei ersten Längsreihen sofort ersieht, besitzen die Mitosen der verschiedenartig differenzierten Körperzellen bei allen Pflanzen- und Tierarten, welche auf das Zahlengesetz genauer untersucht worden sind, regelmäßig die doppelte Zahl von Chromosomen wie die Kerne der reifen Geschlechtszellen. Man bezeichnet jetzt gewöhnlich nach einer von den Botanikern eingeführten Nomenklatur die mit einfacher oder doppelter Chromosomenzahl ausgestatteten Kerne bei den Individuen ein und derselben Art als haploide und als diploide.

Diploid sind bei allen geschlechtlich erzeugten Pflanzen und Tieren die Kerne ihrer somatischen Zellen, haploid aber diejenigen ihrer reifen Geschlechtszellen mit einfacher Chromosomenzahl.

Wie wir später noch erfahren werden, sind noch einige wichtige Zusätze zum Zahlengesetz zu machen, für die Parthenogenese, für die Bastardbefruchtung und für pathologische Vorkommnisse. Es wird sich dann zeigen, daß, wenn wir von der einfachen oder haploiden Chromosomenzahl der reifen Geschlechtszellen ausgehen, auch Kerne mit der dreifachen oder triploiden und der vierfachen oder tetraploiden Zahl gelegentlich gebildet werden. Es kann also bei ein und derselben Species das Zahlenverhältnis der Chromosomen in besonderen Verhältnissen ein haploides, diploides, triploides, tetraploides oder auch ein ganz unregelmäßiges sein, worüber spätere Abschnitte noch das Beweismaterial nebst Erläuterungen bringen werden.

Zur Erklärung dieser gesetzmäßigen Erscheinungen haben RABL, BOVERI und VAN BENEDEN



	Tier- oder Pflanzen- gruppe	Spezies	Haploide oder reduzierte Chromosomen- zahl	Diploide oder somatische Chromosomen- zahl
Tierreich	Protozoen	Actinosphaerium	—	44
	Vermes	Ophryotrocha	2	4
	"	Dinophilus apatris	10	20
	"	Ascaris megaloc. univalens	1	2
	"	Ascaris megaloc. bivalens	2	4
	"	Heterakis vesicularis	5	10
	"	Ancyracanthus cystidicola	6	12
	"	Strongylus paradoxus	6	12
	Echinodermen	Stronglyocentrotus liv.	18	36
	Crustaceen	Cyclops gracilis	3	6
	"	Cyclops strenuus	11	22
	"	Artemia salina	84	168
	Insekten	Pentatoma rufipes	7	14
	"	Pyrrhocoris	12	24
	"	Apis mellifica	16	32
	"	Hydrophilus pisceus	8	16
	"	Phragmatobia fuliginosa	28	56
	"	Lymantria dispar u. japonica	31	62
	"	Pygaera anachoreta	30	60
	"	Pygaera pigra	23	46
"	Drosophila melanogaster	4	8	
"	Drosophila virilis	3	6	
Arachnoidea	Tetranychus bimaculatus	3	6	
Pisces	Salmo	12	24	
Amphibien	Salamandra maculata	12	24	
"	Triton taeniatus	12	24	
"	Rana esculenta	13	26	
Mammalia	Mus musculus	12	24	
Pflanzenreich	Chlorophyceen	Eudorina elegans	—	10
	Konjugaten	Spirogyra triformis	12	24
	Characeen	Nitella syncarpa	12	24
	Hepaticae	Anthoceras laevis	4	8
	"	Marchantia polymorpha	8	16
	Musci	Bryum capillare	10	20
	"	" " var. biv.	20	40
	Filicales	Marsilia	16	32
	Equisetales	Equisetum arvense	ca. 115	—
	Koniferen	Pinus silvestris	12	24
	Phanerogamen	Drosera rotunda	10	20
	"	" longifolia	20	40
	"	Oenothera biennis	7	14
	"	Oenothera gigas	14	28
	"	Primula flava	9	18
	"	Primula Kewensis	18	36
	"	Solanum lycopers.	12	24
	"	Solanum nigrum	36	72
	"	Lilium martagon	12	24

### die Theorie der Chromosomenindividualität

aufgestellt. Sie nehmen an, daß jedes Chromosom eine individuelle Stoffeinheit ist, die sich von anderen im Kern getrennt erhält, die selbsttätig wächst und sich durch Teilung vermehrt und in ihren Teilprodukten von Zelle auf Zelle übertragen wird. Demnach würden wir in den Chromosomen der Gewebszellen die individuellen Nachkommen der im Ei enthaltenen ersten Generation vor uns haben. Auf diese Weise glauben sie es verständlich machen zu können, daß aus dem ruhenden Kern genau so viele Chromosomen hervorgehen, als bei der letzten Zellteilung in ihn eingetreten sind, und daß für jede Organismenart die Zahl der Chromosomen eine konstante ist. An einer Stelle seiner Schrift nennt BOVERI die Chromosomen geradezu „elementarste Organismen, die in den Zellen ihre selbständige Existenz führen“.

Der Auffassung von RABL und BOVERI, welche das Zahlengesetz der Chromosomen gut erklären würde, stehen indessen einige Schwierigkeiten entgegen. Eine solche bieten die Verhältnisse im ruhenden Kern, insofern sich in ihm während einer Periode von längerer Zeitdauer keine chromatischen Individuen mehr nachweisen lassen; sie scheinen sich vielmehr in einzelne Körner aufgelöst und auf dem achromatischen Gerüst verteilt zu haben. Der Schwierigkeit sucht BOVERI durch die Annahme zu begegnen, daß bei Rekonstruktion der Tochterkerne die chromatischen Individuen „aktiv werden“; sie senden feine Fortsätze, gleichsam Pseudopodien aus, die sich auf Kosten des Elementes vergrößern und verästeln, bis das ganze Gebilde in ein Gerüstwerk aufgelöst ist und sich zugleich mit den in der nämlichen Weise umgewandelten übrigen verfilzt hat; in dem dadurch entstandenen Kernretikulum können dann die einzelnen konstituierenden Elemente nicht mehr auseinandergehalten werden. „Jeder Kern ist somit während der Ruhe gewissermaßen aus Territorien zusammengesetzt, deren jedes aus einem einzelnen Chromosom entstanden ist und sich später wieder in ein solches zusammenzieht“.

Zugunsten einer derartigen Annahme lassen sich Beobachtungen an den Kernen von *Salamandra maculata* und *Ascaris megalocephala* verwerten.

In Epidermiszellen von Salamanderlarven (Fig. 203, 204) hat RABL beobachtet, daß am Ende des Dyasterstadiums (Fig. 203) die Tochterchromosomen mit ihrem „Schleifenwinkel“ nach dem Pol der Spindel oder der „Polseite des Kerns“ angeordnet sind. Wenn nun der Tochterkern nach einiger Zeit der Ruhe wieder zu einer neuen Mitose übergeht, konnte RABL feststellen, daß in seiner Prophase die jetzt sich anlegenden Mutterchromosomen in derselben Weise zur Polseite des Kerns orientiert sind. Er hält es daher für undenkbar, daß im ruhenden Kern keine Spur dieser Anordnung mehr vorhanden sein sollte, und glaubt, daß sie durch eine Verzweigung der Chromosomen (Fig. 203) verdeckt werde und durch Einziehung der Seitenfäden wieder zum Vorschein komme.

In ähnlicher Weise verwertet BOVERI Befunde bei *Ascaris megalocephala*. Wenn aus den Tochterchromosomen, deren Zahl vier beträgt (Fig. 205—207), sich wieder ein bläschenförmiger Kern bildet, so zeigt er häufig an seiner Oberfläche dauernd mehrere fingerförmige Fortsätze, die von den kolbig verdickten, nach außen gerichteten Enden der großen sich mit Kernsaft imbibierenden Schleifen herrühren (Fig. 208). Dann

nehmen, wie BOVERI vermutet, während einer neuen Teilperiode die jetzt wieder auftretenden Chromosomen, bei ihrer Rekonstruktion aus dem chromatischen Gerüst (Fig. 209—211), trotzdem es vorher keine Spur der ursprünglichen Schleifengruppierung hat erkennen lassen, eine gleiche Stellung ein wie auf dem vorausgegangenen Dyasterstadium. Denn aus jedem der oben erwähnten fingerförmigen Fortsätze geht wieder ein Schleifenende hervor.

Ein zwingender Beweis scheint mir aber durch alle diese interessanten Beobachtungen nicht geliefert zu sein; es darf doch auch nicht vergessen werden, daß die Chromatinverteilung im ruhenden Kern, namentlich wenn eine längere Zeit bis zur nächsten Teilung verstreicht, wie in den Ei- und Samenmutterzellen, sehr verschiedenartige, aufeinander folgende Bilder liefert und isolierte Chromatingranula zeigt, die höchstens durch Längsbrücken im Gerüst in einem Zusammenhang stehen. Daher sind auch andere Erklärungsmöglichkeiten nicht aus dem Auge zu verlieren. Eine solche sei hier kurz angedeutet. Nach den an früherer Stelle (S. 37) entwickelten Anschauungen kann man annehmen, daß das Chromosom selbst aus kleineren biologischen Einheiten, den Chromiolen (von EISEN und HEIDENHAIN) besteht, die das Vermögen des Wachstums und der Teilung besitzen. Von manchen Forschern ist auf Grund von Beobachtungen an stark gefärbten Präparaten eine Zusammensetzung aus einzelnen Mutterkörnern (Chromomeren), die in einer einfachen Reihe hintereinander angeordnet sind, beschrieben worden. Wenn dies richtig ist, dann läßt sich die Längsspaltung des Chromosoms bei der Karyokinese in der Weise erklären, daß alle Mutterkörner eines Fadens sich durch Einschnürung gleichzeitig in derselben Richtung teilen und auseinanderweichen. Ob in den Chromatinkörnern schon die letzten elementaren Einheiten gegeben sind, ist nicht wahrscheinlich, vielmehr werden sie selbst erst eine Vielheit von solchen darstellen. Bezüglich der Zusammenordnung der elementaren Einheiten zu einem Chromosom scheinen mir nun zwei Vorstellungen möglich. Nach der einen, welche von BOVERI, RABL u. a. vertreten wird, ist das Chromosom ein absolut fester, taktischer Verband, in welchem eine Summe von Einheiten im Laufe von vielen Zellgenerationen zusammengehalten wird. Nach der anderen Vorstellung, die auch manches für sich hat, ist das Chromosom ein taktischer Verband, der nur unter besonderen Umständen in Kraft tritt, und in welchem sich die elementaren Einheiten sammeln, um besondere Funktionen zu erfüllen, wobei es gleichgültig ist, ob die Sammlung stets in derselben Ordnung wie bei anderen Gelegenheiten stattfindet.

Der Unterschied zwischen beiden Auffassungen läßt sich noch anschaulicher machen, wenn wir, wie es FICK in mehreren seiner Schriften getan hat, die Chromosomen Kompagnien von Mannschaften vergleichen. Im ersten Fall würden sich die Mannschaften, das sind die elementaren Einheiten der chromatischen Substanz, beständig im Kompagnieverband befinden und aus ihm zu keiner Zeit entlassen werden, sondern nur zeitweise ihre Stellung zueinander verändern, sich bald fester — zur Zeit der Karyokinese — aneinanderschließen, bald in verschiedener Weise eine lockere Aufstellung — im Ruhestadium des Kerns — zueinander nehmen. Im zweiten Falle dagegen würden die Mannschaften nur zur Erfüllung besonderer Zwecke zum Kompagnieverband zusammen treten und sich in Reihe und Glied sammeln, nach erfüllter Aufgabe sich aber wieder zerstreuen. Daher ist auch die Möglichkeit gegeben, daß die

Elemente der verschiedenen Kompagnien sich während der Auflösung mischen, und daß bei der Sammlung zu neuen taktischen Verbänden nicht immer genau dieselben Mannschaften wieder zusammentreten, sondern ein Austausch einzelner Elemente zwischen der einen und der anderen Kompagnie stattfindet. Man könnte der zweiten Vorstellung entgegenhalten, daß es schwer zu begreifen sei, durch welche Kräfte die im Kern enthaltenen, chromatischen Einheiten bei jeder Karyokinese immer in genau der gleichen Zahl etwa gleich starker Kompagnien zu-

Fig. 203.

Fig. 204.

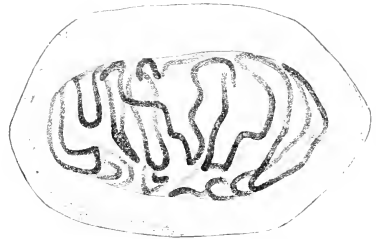
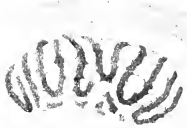


Fig. 205.

Fig. 206.

Fig. 207.



Fig. 208.

Fig. 209.

Fig. 203 u. 204. Epidermiszellen der Larve von *Salamandra maculata*. Nach C. RABL.

Fig. 203. Tochterchromosomen, im Begriff, den ruhenden Kern zu bilden.

Fig. 204. Mutterchromosomen, aus dem ruhenden Kerngerüst entstanden.

Fig. 205—211. Kernteilungsfiguren von *Ascaris megalocephala bivalens*. Nach BOVERI.

Fig. 205—207. Aequatorialplatten aus befruchteten Eiern mit Variationen der Chromosomenstellung.

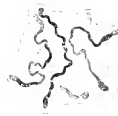
Fig. 208. Kern einer  $\frac{1}{2}$ -Blastomere im Gerüststadium, mit den durch die Chromosomenenden bedingten Aussackungen.

Fig. 209—211. Desgleichen in Vorbereitung zur Teilung.



Fig. 210

Fig. 211.



sammengeführt werden könnten. Doch läßt sich hierauf entgegen, daß wir von den Kräften, durch welche die äußerst komplizierten Anordnungen der verschiedensten Stoffteilchen bei der Karyokinese geleitet werden, überhaupt nichts wissen, und daß der andere Erklärungsversuch ebensowenig beantworten kann, durch welche Kräfte die elementaren Einheiten aus der einen in die andere Anordnung übergeführt werden.

Mir scheinen daher zurzeit beide Auffassungen gleichberechtigt einander gegenüberstehen, die Auffassung, welche feste Strukturen in der Zelle zu Zeiten, wo sie nicht zu sehen sind, voraussetzt, und die andere Auffassung, welche mehr Bedenken trägt, Strukturen anzunehmen, wo sie nicht zu erkennen sind.

Die eben behandelte Frage betrifft übrigens nicht nur die Chromosomen allein, sondern jeden anderen Bestandteil der karyokinetischen Figur. Auch die Spindelfasern werden, wie es scheint, stets in einer bestimmten Zahl angelegt, so daß man auch fragen kann, ob sie schon im ruhenden Kern vorgebildet sind oder nicht. Von einigen Forschern ist sogar die Meinung ausgesprochen worden, daß die Strahlen der Astrosphären permanente Zellorgane sind und in der ruhenden Zelle fortbestehen.

Die Erörterungen über die Individualitätstheorie der Chromosomen schließe ich ab mit Bemerkungen von WILSON und HEIDENHAIN, welche auf einem ähnlichen Standpunkte, wie ich ihm vertrete, zu stehen scheinen. „In my opinion“, bemerkt WILSON, „the chromosomes are not independent individuals, but only groups of numberless minute chromatin-granules, which alone have the value of individuals“. Auch HEIDENHAIN löst das Wachstum und die Teilbarkeit des Kerns von seinen kleinsten Teileinheiten, den Chromiolen, ab, und er schließt die Erörterungen über die Chromosomenindividualität mit den Worten: „Wenn in normalen und abnormalen, zum Teil willkürlich gesetzten Fällen die bestimmte Chromosomenzahl in der Folge der Teilungen immer wieder auftritt, so beweist dies in der Tat, daß in der Struktur des ruhenden Kerns eine gewisse Organisation gegeben ist, aus welcher die Konstanz der bestimmten Chromosomenzahl mit Notwendigkeit folgt. Dies scheint mir die Hauptsache zu sein; ob die Individualitäten der Chromosomen als solche sich erhalten, mag dahingestellt bleiben; denn eine Diskussion hierüber könnte unter Umständen auf einen Wortstreit hinauslaufen. Näher liegt es, das Aufgehen der Chromosomen in den ruhenden Kern und ihr Wiederscheinen im Beginn der Teilung als einen vollständig umkehrbaren Prozeß zu beschreiben, welcher durch das typische Wachstum des Kerns keinerlei störende Beeinflussung erleidet.“ (HEIDENHAIN 1907, S. 172.)

Die außerordentlich komplizierten, in raschem Wechsel sich folgenden karyokinetischen Figuren sind in höchstem Grade dazu angetan, die Aufmerksamkeit des Beobachters stets von neuem zu fesseln und zu der Frage anzuregen, durch welche Kräfte die Einzelheiten des wichtigen Zellphänomens wohl hervorgerufen sein könnten. Daher sind denn nicht wenige Ansichten schon „über die Mechanik der Kern- und Zellteilung“, wie man öfters zu sagen liebt, ausgesprochen worden. Auch hat man versucht, ähnliche Figuren, wie sie bei der Karyokinese beobachtet werden, in leblosen Substanzgemischen auf die verschiedenste Weise künstlich hervorzurufen und hat auch ganz überraschende Analogien hierbei erzielt. Vergleiche hierüber RHUMBLER (VIII l. c. 1896, 1897 und 1903), M. HEIDENHAIN (VIII 1895 und 1896), VAN BENEDEN (1883), BOVERI (1887, 1888), BÜTSCHLI (1892), ZIEGLER (1898 und 1903), GALLARDO (1902), LEDUC (1904, 1907). Bei dem stark hypothetischen Charakter des Gegenstandes mag der Hinweis auf die hier vorliegenden Bestrebungen genügen; auf Einzelheiten kann hier nicht näher eingegangen werden. Dagegen ist es zum vorläufigen Abschluß des in den vorausgegangenen Abschnitten behandelten Themas noch erforderlich, mit einigen Worten die

#### die Bedeutung der ganzen Karyokinese

im allgemeinen zu besprechen. Und da läßt sich, ohne Widerspruch zu erregen, wohl soviel sagen: Die Anordnung der verschiedenen Substanzen

in Fäden, die Bildung von Spindelfasern und Chromosomen, die Halbierung der letzteren ihrer Länge nach und die Art der Verteilung der Tochterchromosomen auf die Tochterkerne hat offenbar keinen anderen Zweck, als die Kernsubstanz in zwei gleiche Hälften zu zerlegen und den Tochterzellen zuzuführen. Der wichtigste Vorgang ist hierbei wohl die Spaltung der Mutterchromosomen, die auf dem Wachstum und der Teilung kleinster chromatischer Einheiten beruht.

Sehr treffend hat Roux (VIII 1883) in einem kleinen Aufsatz „über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren“ dieselben als „Mechanismen bezeichnet, welche es ermöglichen, den Kern nicht bloß seiner Masse, sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach zu teilen“. Auch für Roux ist hierbei „der wesentliche Kernteilungsvorgang die Teilung der Mutterkörner; alle übrigen Vorgänge haben den Zweck, von den durch diese Teilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkornes immer je eines in das Zentrum der einen, das andere in das Zentrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen“.

In einer mehr erschöpfenden und vielseitigen Weise wird die Frage nach der Bedeutung der ganzen Karyokinese im 12. und 13. Kapitel, welche von der Zelle als Anlage eines Organismus handeln, noch auf breiterer Grundlage erörtert werden.

## II. die Kernzerschnürung (direkte Kernvermehrung, Fragmentierung, Amitose, amitotische Teilung).

Im Gegensatz zu den komplizierten, mit Segmentierung verbundenen Vorgängen kam sich die Kernteilung in einer scheinbar viel einfacheren Weise, die man als Fragmentierung oder Kernzerschnürung bezeichnet, bei einigen wenigen Zellarten von Pflanzen und Tieren vollziehen. Hier kommt es nicht zur Entstehung von Spindelfasern, Chromosomen und Protoplasmastrahlungen. Vielmehr verläuft die Teilung mehr in der von älteren Histologen schematisch dargestellten Weise.

Die Kernzerschnürung ist am leichtesten an den Lymphkörperchen zu beobachten, sowohl am lebenden, als an dem mit Reagentien fixierten Objekt. Taugliche Präparate lassen sich in verschiedener Weise herstellen. Entweder man saugt einen Tropfen Lymphe aus dem dorsalen Lymphsack des Frosches mit einer feinen Kapillarröhre ein, bringt denselben auf einen Objektträger und bedeckt mit einem Deckgläschen, dessen Ränder mit Paraffin umsäumt werden, um die Verdunstung zu verhüten. Oder man verfertigt sich nach der Methode von ZIEGLER kleine Glaskammern, indem man zwei kleingeschnittene Deckgläschen an ihren vier Ecken oder zwei Seiten fest verbindet in der Weise, daß ein kapillarer Spaltraum zwischen ihnen frei bleibt. Man legt dann die Glaskammer für einen oder für mehrere Tage in den dorsalen Lymphsack des Frosches; während dieser Zeit wandern Lymphzellen in großer Zahl zwischen die beiden Deckgläschen ein und erfahren Veränderungen. Drittens kann man nach der von ARNOLD empfohlenen Methode ein dünnes, durchsichtiges Scheibchen von Holundermark in den Lymphsack bringen. Nach wenigen Stunden haben sich an seiner Oberfläche zahlreiche Leukozyten festgesetzt, die sich zur Untersuchung eignen. Nach längerer Zeit bilden sich um die Plättchen von Holundermark durch Gerinnung dünne Fibrinhäutchen, die sich abziehen lassen und mit den ansitzenden Zellelementen ebenfalls zur Beobachtung geeignet sind.

Bei einer Temperatur, welche zwischen 16° und 18° schwankte, hat RANVIER (VIII 1888) alle Erscheinungen der Teilung einer Lymphzelle im Verlauf von 3 Stunden sich abspielen sehen. ARNOLD (VIII 1887) und andere haben seine Angaben bestätigt und vielfach erweitert. Der bläschenförmige Kern kann seine Form aktiv verändern und sich mit Buckeln und Höckern bedecken. An solchen Kernen treten dann häufig Einschnürungen auf, die einen Zerfall in zwei, drei und mehr Stücke herbeiführen (Fig. 212 A und B). Die Kernstücke rücken auseinander und bleiben nicht selten noch längere Zeit durch feine Verbindungsfäden im Zusammenhang. Häufig folgt der Kernteilung die Zellteilung auf dem Fuß, wie die Fig. 212 A und B veranschaulichen. Zwischen den auseinandergerückten, durch einen feinen Faden verbundenen Kernhälften schnürt sich auch der Protoplasmakörper ein. Seine beiden Hälften bewegen sich durch Ausstrecken zahlreicher amöboider Fortsätze nach entgegengesetzten Richtungen auseinander. Hier-

A

B



Fig. 212. A Wanderzelle aus einem Holunderplättchen, welches zehn Tage im Lymphsack eines Frosches gelegen hatte. Zu Anfang der Beobachtung war der Kern in seiner Mitte etwas eingeschnürt; an den Enden eingeführt; schon nach 5 Minuten hatte sich die Teilung des Kerns vollzogen. Nach ARNOLD, Taf. XII, Fig. 1.

B Wanderzelle in Teilung. Nach 30 Minuten ist aus der links die rechts gelegene Zelle entstanden. Nach ARNOLD, Taf. XII, Fig. 3.

bei kann sich zuweilen die Verbindungsbrücke zwischen ihnen, nachdem schon die beiden Tochterkerne sich getrennt haben, zu einem langen, feinen Faden ausziehen. „Die zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Teilungsabschnitte ist bei der Fragmentierung sehr häufig keine gesetzmäßige; vielmehr können Kerne und Zellen in dem einen oder anderen Stadium länger verharren“ (ARNOLD).

Dadurch, daß nach der Fragmentierung des Kerns die Zellteilung ausbleibt, können vielkernige Zellen entstehen. Zuweilen erreichen dieselben bei entzündlichen Prozessen eine beträchtliche Größe und werden als Riesenzellen beschrieben (Fig. 213). Die kleinen Kerne zeigen die verschiedenste Form und Anordnung. Bald sind sie kugelige Bläschen, bald ovale, wurstförmige oder gelappte Körper, bald sind sie gleichmäßig und einzeln im Protoplasma verteilt, bald ketten- und kränzförmig

zusammengeordnet; bald finden sich auch isolierte Kernchen nebeneinander gereiht vor. Im weiteren Verlauf können sich von den Riesenzellen wieder kleine Zellen nach Beobachtungen von ARNOLD ablösen. Die Ablösung vollzieht sich in doppelter Weise. „Bald zeigt die Riesenzelle kolbige, kernhaltige Ausläufer, welche, nachdem sie zuvor wiederholt eingezogen und wieder ausgesendet worden waren, später oder früher abgeschnürt werden; bald erfolgt die Abtrennung bei schwacher oder vollständig mangelnder Bewegung des Körpers.“



Fig. 213. Eine große vielkernige Zelle zeigt randständige Abschnürung kernhaltiger Zellen. Nach ARNOLD, Taf. XIV, Fig. 13.

Außer in Lymphkörperchen sind Zellteilungen, die unter den Erscheinungen der Kernzerschnürung verlaufen, auch in Epithelzellen, namentlich häufig bei Arthropoden, beobachtet worden, von JOHNSON (VIII 1892) und BLOCHMANN (VIII 1885) in den Embryonalzellen des Skorpions, von PLATNER (VIII 1889) in den Zellen MALPIGHISCHER Gefäße, von CHILD in verschiedenerlei Zellen des Bandwurms *Moniezia*, von CARNOY in Geweben der Arthropoden, von MEVES in den Spermatogonien von *Salamandra mac.* und von anderen Forschern in anderen Objekten.

Eine eigentümliche Art der Kernzerschnürung haben GÖPPERT (VIII 1891), FLEMMING (VIII 1889), v. KOSTANECKI (VIII 1892) u. a. beschrieben. Das geeigneteste Untersuchungsobjekt hierfür scheint das lymphoide Gewebe zu sein, welches die Amphibienleber überzieht. Nach der Darstellung von GÖPPERT erhält der Kern einer Lymphzelle eine trichterförmige Einstülpung, die sich so lange vertieft, bis sie die entgegengesetzte Oberfläche der Kernmembran erreicht und hier mit einer

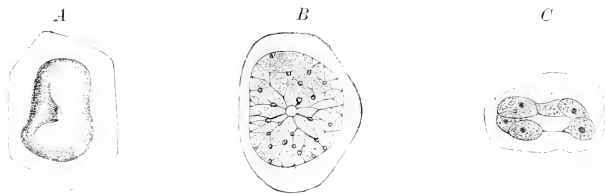


Fig. 214. A Seitliche Ansicht eines Lochkerns aus der lymphatischen Randschicht der Leber von *Triton alpestris*. Der Kern ist in der Richtung der Durchbohrung abgeplattet. Nach GÖPPERT, Taf. XX, Fig. 4.

B Lochkern mit deutlich radiärer Anordnung des Nukleingerüsts. Nach GÖPPERT, Taf. XX, Fig. 3.

C Ringförmiger, in mehrere Abschnitte durch Einschnürung zerlegter Kern einer Lymphzelle. Nach GÖPPERT, Taf. XX, Fig. 10.

feinen Öffnung zur Ausmündung gelangt (Fig. 214 A und B). Es entstehen so von einem engen Kanal durchbohrte, ringförmige Kerne. Indem der Ring an einer Stelle erst eingeschnürt und dann durchgeschnürt wird, bildet er sich in einen Halbring um, der häufig durch oberflächliche Einschnürungen in mehrere Abteilungen gesondert wird (Fig. 214 C). Durch weitere Zerlegung kann er in eine größere Anzahl kleinerer



Kernchen zerfallen, die zuweilen noch durch feine Verbindungsbrücken längere Zeit in Zusammenhang bleiben. Auch an anderen Orten sind derartige „Lochkerne“, wie z. B. im Epithel der Harnblase vom Frosch durch FLEMMING (VIII 1889) beobachtet worden. Zu einer Teilung des Zelleibes scheint es aber in diesen Fällen nicht zu kommen.

Wie im Tierreich, tritt Kernzerschnürung hier und da auch im Pflanzenreich auf. Zu ihrer Untersuchung empfehlen sich einzelne Objekte wie die langen Internodialzellen der Characeen oder ältere Zellen höher organisierter Pflanzen. So beschreibt STRASBURGER (III 1887) aus älteren Internodien von *Tradescantia* mehr oder weniger unregelmäßige Kerne, die in verschieden große und verschieden gestaltete Abschnitte eingeschnürt sind. „Ist der Einschnitt einseitig, so erscheinen die Zellkerne niereenförmig, bei allseitiger Einschnürung biskuitförmig oder auch unregelmäßig gelappt. In manchen Fällen haben sich die Teilstücke völlig getrennt und berühren sich entweder noch oder liegen in größerer oder geringerer Entfernung voneinander. Die Zahl der so getrennten Kerne in einer Zelle kann bis auf 8 oder 10 anwachsen.“

Bei Characeen gewinnen die Kerne durch mehrfache Einschnürungen vorübergehend ein perlschnurförmiges Aussehen, bis die Durchschnürung, die sehr träge abläuft, beendet ist.

Vermehrung der Kerne durch Abschnürung kommt endlich auch im Protistenreich vor. Sie findet sich häufig in der Gruppe der Acineten, in welcher uns *Podophrya gemmipara* (Fig. 216) ein lehrreiches Beispiel liefert, das später genauer beschrieben werden wird.

Wenn wir zum Schluß noch nach der Bedeutung der Kernzerschnürung

im Vergleich zur Mitose fragen, so spricht vieles zugunsten der Auffassung von FLEMMING, ZIEGLER und RATH. Nach ihrem Urteil geschieht die Vermehrung lebhaft wachsender, normaler Gewebe, vor allen Dingen aller embryonalen Zellen, nur auf dem Wege der Karyokinese. Dagegen stellt sich Fragmentation in alternden, dem Untergang entgegengehenden Geweben und bei pathologischen Prozessen ein. Jedoch geht v. RATH wohl zu weit, wenn er behauptet (S. 331): „Wenn einmal eine Zelle direkte Kernteilung erfahren hat, so ist damit ihr Todesurteil gesprochen; sie kann sich zwar noch einige Male direkt teilen, geht dann aber unfehlbar zugrunde. So ist nicht wohl denkbar, daß Zellkerne, die sich einmal amitotisch geteilt haben, sich nachher wieder mitotisch teilen sollen.“ Zunächst trifft dieser Ausspruch für einzellige Organismen, bei denen



Fig. 215. *Tradescantia virginica*. Zellkerne älterer Internodien in direkter Teilung. Nach STRASBURGER, Fig. 193. A nach dem Leben, B nach Essigsäure-Methylgrünbehandlung.

Amitose beobachtet worden ist, doch wohl nicht zu. Aber auch für mehrzellige lassen sich entgegenstehende Beobachtungen anführen.

### III. Endogene Kernvermehrung oder Vielkernbildung.

Eine dritte, sehr abweichende Art der Kernvermehrung, welcher wir den für die Überschrift gewählten Namengeben möchten, ist von RICHARD HERTWIG (VIII 1876) bei einer Abteilung der Radiolarien, den Thalassicollen, entdeckt, später von KARL BRANDT (VIII 1890) bestätigt und in ihren Einzelheiten noch genauer verfolgt worden.

Die Thalassicollen, die größten Radiolarienformen, deren Zentral kapsel fast den Durchmesser eines Froscheies erreicht, besitzen während

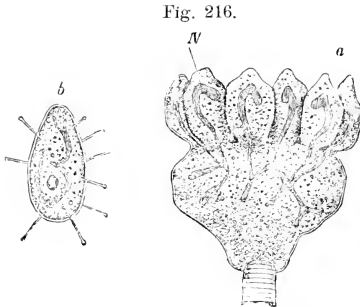
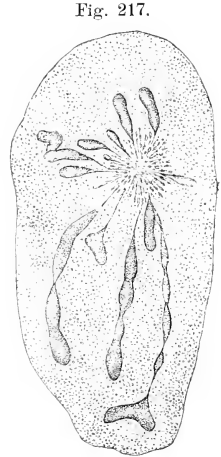


Fig. 216. Zellknospung. *Podophyra gemmipara* mit Knospen. R. HERTWIG. Zoologie. *a* Knospen, die sich ablösen und zum Schwärmer *b* werden, *N* Kern.

Fig. 217. Ein kleines Stück von einem Durchschnitt durch den großen, bläschenförmigen Kern, das sog. Binnenbläschen von *Thalassicolla nucleata*, mit strangförmigen, von einem gemeinsamen Punkt ausstrahlenden Binnenkörpern (Kernkörpern). R. HERTWIG, Taf. V, Fig. 7.



des größten Teils ihres Lebens einen einzigen, riesigen, hochdifferenzierten Kern, das sogenannte Binnenbläschen, von etwa  $\frac{1}{2}$  mm Durchmesser, mit einer dicken, porösen Kernmembran. Das Binnenbläschen bietet viel Ähnlichkeit mit den multinukleolären Keimbläschen eines Fisch- oder Amphibieneies dar. In seinem Inhalt finden sich zahlreiche, meist im Zentrum zu einem Haufen zusammengedrückte, verschieden geformte Chromatinkörper vor (Fig. 217). Inmitten derselben liegt sehr häufig ein kleines Zentralkörperchen, eingehüllt von einer Strahlensphäre, welche RICHARD HERTWIG schon gesehen und abgebildet und welche neuerdings BRANDT genauer untersucht hat. BRANDT konnte verfolgen, wie zurzeit der Fortpflanzung das Zentralkörperchen, welches dem von der pflanzlichen und tierischen Zelle bekannten gleichnamigen Gebilde zu entsprechen scheint, sich an die Oberfläche des Binnenbläschens begibt, die Strahlensphäre hinter sich herziehend. Hier tritt es durch die Kernmembran in das sie umgebende Protoplasma aus, in welchem BRANDT sein Schicksal nicht weiter verfolgt hat.

Um diese Zeit treten dann auch zahlreiche kleine Kerne im Protoplasma der Zentralkapsel, das ursprünglich ganz kernfrei ist, außerhalb des Binnenbläschens auf; sie dienen als Zentren für die Bildung kernhaltiger Schwärmsporen, deren Zahl sich schließlich auf Hunderttausende beläuft. Währenddem beginnt das Binnenbläschen zu schrumpfen, und was es an Kernkörperchen besaß, in demselben Maße zu verlieren, als außerhalb im Protoplasma der Kernreichtum zunimmt; schließlich wird es ganz aufgelöst. Hierbei stellt BRANDT Verschiedenheiten in der Kernvermehrung auf, je nachdem sich Isosporen oder Anisosporen bilden.

Aus dem ganzen Vorgang ziehen R. HERTWIG und BRANDT den gewiß richtigen Schluß, daß die zur Schwärmerbildung dienenden und in der Zentralkapsel erst spärlich, dann immer reichlicher auftretenden Kerne von Substanzteilen des Binnenbläschens (den Kernkörperchen?) abstammen. „Mit dieser Deutung“, bemerkt R. HERTWIG, „habe ich einen Modus der Kernvermehrung angenommen, welcher sich wesentlich von dem bekamten unterscheidet und durch keine Beobachtungen der tierischen und pflanzlichen Histologie bis jetzt bewiesen ist. Denn wenn wir den Vorgang histologisch zu deuten versuchen, so würden wir zu dem Resultate gelangen, daß Kerne sich nicht allein durch Teilung oder Knospung vermehren können, sondern daß sie auch entstehen, indem die Kernkörper eines Kerns sich durch Teilung vervielfältigen, auswandern und im Protoplasma der zugehörigen Zelle zu selbständigen Kernen werden.“ „Eine derartige multinukleoläre Zelle könnten wir dann ebenso für potentia vielkernig halten, wie eine vielkernige Zelle für potentia vielzellig, und würde so der allmähliche Übergang, welcher zwischen dem einzelnen Zellindividuum und dem aus Teilung desselben entstandenen Zellhaufen besteht, ein noch mehr durch Zwischenstadien vermittelter sein, als er ohnedies schon ist.“

---

## NEUNTES KAPITEL.

### B. Verschiedene Arten der Zellvermehrung und experimentelle Abänderung des Verlaufs der Zellteilung.

#### 1. Allgemeine Regeln.

Abgesehen von den im letzten Abschnitt besprochenen Prozessen der Kernsegmentierung, der Kernzerschnürung und der endogenen Kernbildung, kann die Zellvermehrung noch ein sehr verschiedenartiges Aussehen gewinnen, je nach der Art und Weise, wie sich der Protoplasma Körper bei der Teilung verhält. Ehe wir uns mit den hierdurch bedingten Hauptarten und Unterarten der Zellvermehrung bekannt machen, wird es zuvor notwendig sein, auf einige allgemeine Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma einzugehen, auf welche zum Teil schon O. HERTWIG (IX 1884) in seiner Schrift: „Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen“ die Aufmerksamkeit gelenkt hat.

In der ruhenden Zelle kann der Kern bald diese, bald jene Lage einnehmen, auch seinen Ort verändern; in Pflanzenzellen z. B. kann er durch die Protoplasmaströmung hierhin und dahin mitgeführt werden. Unter besonderen Verhältnissen aber, so namentlich bei der Zellteilung, die hier zunächst erörtert werden soll, während andere Beispiele uns erst in Kapitel XIII beschäftigen werden, tritt der Kern zum Protoplasma Körper in ganz bestimmte, gesetzmäßige Lagebeziehungen.

Zwischen Protoplasma und Kern finden während der Teilung Wechselwirkungen statt, um ein Gleichnis zu gebrauchen, wie zwischen Eisenteilen und einem beweglich aufgehängten Magneten. Durch die magnetische Kraft werden die Eisenteilechen polarisiert und dadurch veranlaßt, sich in Radien um die Pole herum zu gruppieren. Auf der anderen Seite aber übt die Massenverteilung des Eisens auf die Stellung des Magneten auch wieder einen richtenden Einfluß aus. In der Zelle erhalten die Wechselwirkungen zwischen Protoplasma und Kern ihren sinnenfälligen Ausdruck in den früher beschriebenen Strahlenfiguren, welche in der Umgebung der Zentrosomen entstehen. Ihre Folge ist, daß der Kern stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen sucht.

Um diesen Satz zu beweisen, gibt es wohl keine geeigneteren Objekte als die tierischen Eier, die uns wie keine andere Zelle in ihrer Größe, Form und inneren Organisation die zahlreichsten und interessantesten Verschiedenheiten darbieten.

Bei den meisten kleinen Eiern, in denen Protoplasma und Dotterbestandteile mehr oder weniger gleichmäßig verteilt sind, nimmt der

Eikern vor der Befruchtung (Fig. 218 A) keine fest bestimmte Lage ein. Wenn er dagegen nach der Befruchtung als Keimkern in Tätigkeit zu treten beginnt (Fig. 218 B), stellt er sich genau in den geometrischen Mittelpunkt ein, also, wenn das Ei Kugelform hat, in ihr Zentrum, wenn es dagegen oval ist (Fig. 222), in die Mitte der die beiden Pole verbindenden Längsachse. Von einer Strahlensphäre umgeben, sieht man den Kern nach einem Ort, der sich im voraus bestimmen läßt, durch das Protoplasma hinwandern.

Abweichungen von der Normalstellung treten häufig infolge besonderer Verhältnisse ein, welche zum Teil feststellbar sind, zum Teil aber sich noch unserer Kenntnis entziehen. So ist ein wichtiger Faktor, durch welchen die Lage des Kerns reguliert wird, die Art und Weise, in welcher Protoplasma und Deutoplasma, von denen dieses meist ein größeres spezifisches Gewicht als jenes besitzt, ungleichmäßig im Eiraum verteilt sind. Sehr häufig nehmen dann die Eier eine polare Differenzierung an, die teils eine direkte Folge der Schwerkraft ist, unter deren Einfluß sich eine Sonderung der verschiedenen Substanzen nach

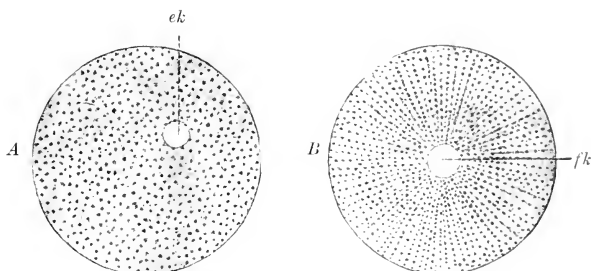


Fig. 218. A Reifes Ei eines Seeigels. Dasselbe schließt im Dotter den sehr kleinen Eikern (*ek*) ein. Nach O. HERRWIG. B Ei eines Seeigels gleich nach beendeter Befruchtung. *fk* Ei- und Samenkern sind zum Keimkern verschmolzen, der im Zentrum einer Protoplasmastrahlung liegt. Nach O. HERTWIG.

ihrer Schwere vollzieht, teils aber auch durch andere Vorgänge, wie durch die Reife- und Befruchtungsercheinungen, hervorgerufen wird.

Die polare Differenzierung besteht darin (Fig. 219 und 220), daß sich an dem einen Pol das leichtere Protoplasma, an dem anderen Pol dagegen das schwerere Dottermaterial ansammelt. Die Sonderung kann bald weniger, bald schärfer durchgeführt sein. Bei den Eiern der Amphibien z. B. ist sie in Durchschnitten durch ein Ei sehr wenig auffällig; nur in seiner einen Hälfte sind die Dotterplättchen etwas kleiner und durch mehr Protoplasma voneinander getrennt, in der anderen Hälfte aber werden sie größer und liegen dichter zusammen. In anderen Fällen hat sich vom dotterhaltigen Teil des Eies eine kleine Menge von mehr oder minder dotterfreiem Protoplasma abgesondert und wie bei den Reptilien und Vögeln (Fig. 220 *k.sch*) die Form einer Scheibe angenommen.

Die beiden Pole des Eies unterscheidet man voneinander als den animalen und den vegetativen. An jenem ist mehr Protoplasma, an diesem mehr Dottermaterial angesammelt; jener hat daher ein geringeres, dieser ein größeres spezifisches Gewicht. Infolgedessen müssen polar

differenzierte Eier stets ein und dieselbe Gleichgewichtslage einzunehmen suchen. Während bei kleinen Eiern mit gleichmäßig verteiltem Material der Schwerpunkt mit dem Mittelpunkt der Kugel zusammenfällt und ihre Lage daher eine wechselnde sein kann, ist bei polar differenzierten Eiern der Schwerpunkt exzentrisch geworden, und zwar hat er sich mehr oder minder weit nach dem vegetativen Pole zu verschoben. Es wird daher stets eine solche Orientierung im Raume eintreten, daß der vegetative Pol nach abwärts, der animale nach oben gekehrt ist. Eine Linie, welche die beiden Pole verbindet und als Eiaxise bezeichnet wird, muß sich, wenn keine Hindernisse der freien Bewegung der Eikugel entgegenstehen, stets lotrecht einstellen.

Das Froschei und das Hühnerei bieten hierfür lehrreiche Beispiele. Am Froschei (Fig. 219) sind die ungleichen Hälften schon äußerlich dadurch kenntlich gemacht, daß die animale Hälfte dunkelschwarz pig-

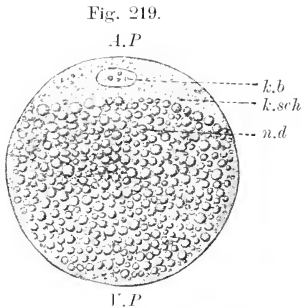


Fig. 219. Schema eines Eies mit polständigem Nahrungsdotter. Nach O. HERTWIG. Der Bildungsdotter bildet am animalen Pol (A.P) eine Keimscheibe (k.sch), in welcher das Keimbläschen (k.b) eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter (n.d) füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol (V.P) zu aus.

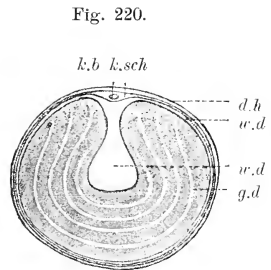


Fig. 220. Eizelle (Eidotter) des Huhns aus dem Eierstock. Nach O. HERTWIG. k.sch Keimscheibe, k.b Keimbläschen, w.d weißer Dotter, g.d gelber Dotter, d.h Dotterhaut.

mentiert ist, die vegetative gelblich aussieht. Wird ein solches Ei nach der Befruchtung in das Wasser gebracht, so nimmt es in wenigen Sekunden eine feste Ruhelage ein, indem sich stets die schwarze Seite nach oben, die helle Seite, weil sie spezifisch schwerer ist, nach abwärts kehrt. Ebenso mag man das Hühnerei (Fig. 220) drehen, wie man will, stets wird man die Keimscheibe (k.sch) den höchsten Punkt der Dotterkugel einnehmen sehen, weil die Kugel bei jeder Bewegung in ihrer Eiweißhülle mit rotiert und sich mit dem vegetativen Pol nach abwärts stellt. — Polare Differenzierung kommt ebenso wie bei den kugeligen auch bei ovalen Eiern vor. Als Beispiel diene uns das Ei eines Wurmes, Fabricia (Fig. 221). Hier ist am einen Ende des ovalen Körpers mehr Protoplasma, am entgegengesetzten mehr Dottermaterial angehäuft.

Bei polar differenzierten Eiern wird man nun den befruchteten Kern vergebens an den Stellen, wo er bei dotterarmen Eiern liegen würde, suchen. Nur einer oberflächlichen Betrachtung wird dies als eine Ausnahme von der oben aufgestellten Regel erscheinen; bei tieferem Nach-

denken dagegen bilden solche Fälle eher eine Bestätigung des Satzes, daß der Kern stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen sucht. Wechselwirkungen finden ja nur zwischen ihm und dem Protoplasma, nicht aber zwischen ihm und dem Dottermaterial statt, da dieses bei allen Teilungsprozessen sich wie eine passive Masse verhält. Ungleichmäßigkeiten in der Protoplasmaverteilung müssen sich daher auf Grund des obigen Satzes in der Lage des Kerns geltend machen, und zwar muß der Kern nach den Orten der größeren Protoplasmaansammlung hinrücken, sich also gerade in entgegengesetzter Richtung wie der Schwerpunkt bewegen. Je mehr der Schwerpunkt nach dem vegetativen Pole, um so mehr wird der Keimkern nach dem animalen Pole zu liegen kommen. Und so lehrt die Untersuchung es uns auch in der Tat. Im Froschei (Fig. 228) findet sich der Keimkern etwas oberhalb der Äquatorialebene der Kugel in ihrer animalen Hälfte; in den Eiern, an denen sich das Protoplasma als Keimscheibe noch schärfer vom Dotter gesondert hat (Fig. 220), ist der Keimkern in die nächste Nähe des animalen Pols emporgestiegen und in die Keimscheibe selbst aufgenommen worden (Reptilien, Vögel, Fische usw.). Ebenso ist im Ei von Fabricia (Fig. 221) der Kern nach der protoplasmareicheren Hälfte des ovalen Körpers verschoben.

Noch mehr tritt die Wechselwirkung zwischen Protoplasma und Kern, durch welche seine Lage bedingt wird, während der Teilung selbst hervor, von dem Moment an, wo sich die beiden Pole bilden. Es läßt sich hier die zweite allgemeine Regel aufstellen, daß die beiden Pole der Teilungsfigur durch die Richtung der größten Protoplasma Massen, etwa in derselben Weise, wie die Pole eines Magneten durch die Eisenteile in seiner Umgebung orientiert werden. Nach der zweiten Regel kann z. B. in einem kugelförmigen Ei, in welchem Protoplasma und Dotter gleichmäßig verteilt sind, die Achse der zentral gelegenen Kernspindel mit der Richtung eines beliebigen Radius, dagegen in einem ovalen Protoplasma Körper nur mit seinem längsten Durchmesser zusammenfallen. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe stellt sich die Spindelachse parallel zur Oberfläche in einen beliebigen Durchmesser, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur in den längsten Durchmesser ein.

Mit unseren Regeln stimmen die Erscheinungen, wie sie bei der Zellteilung und besonders bei der Eifurchung beobachtet werden, im allgemeinen überein, namentlich aber lassen sich als Beweis Beobachtungen von AUERBACH (VIII 1874) an den Eiern von *Ascaris nigrovenosa* und die später (S. 266) zu erörternden Experimente von PFLÜGER, ROUX, HERTWIG, DRIESCH u. a. anführen.

Die Eier des von AUERBACH untersuchten Nematoden (Fig. 222) haben eine ovale Gestalt, so daß zwei Pole an ihnen zu unterscheiden sind, welche bei der Befruchtung eine verschiedene Rolle spielen. An dem einen Pol nämlich, welcher der Keimstätte des Eischlauches zugewendet ist, bilden sich die Polzellen und entsteht der Eikern, an dem anderen, nach dem Uterusausgang zu gelegenen Pol dagegen findet die Befruchtung und das Eindringen eines Samenkörpers statt; hier erscheint

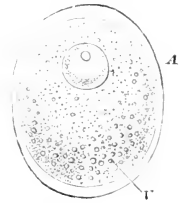


Fig. 221.  
Ei von Fabricia.  
Nach HAECKEL. A animaler Teil, V vegetativer Teil.

der Samenkern (s. Kapitel über die Befruchtung). Beide Kerne wandern dann unter gleichmäßiger Größenzunahme und in gerader Richtung, welche mit der Eiachse zusammenfällt, aufeinander zu, treffen sich in der Mitte der Eiachse, nachdem sie zu zwei ansehnlichen Bläschen ausgewachsen sind, legen sich fest zusammen und platten sich an den Berührungsf lächen ab (Fig. 222 A). Es pflegt nun die Achse der sich ausbildenden Spindel, an deren Enden die Zentrosomen liegen, bei der Kopulation der Geschlechtskerne in ihre Berührungsf läche oder in die Kopulationsebene zu fallen. Würde dies auch hier erfolgen, so würde die Spindelachse entgegen der oben aufgestellten Regel die Längsachse des Eies unter rechtem Winkel schneiden, es würden die Zentrosomen in der Richtung der kleinsten Protoplasmamengen eingestellt sein, und es müßte schließlich die erste Teilungsebene das Ei seiner Länge nach halbieren.

Ein derartiger, der Regel zuwiderlaufender Fall tritt nun aber hier nicht ein, weil Protoplasma und Kern, indem sie aufeinander

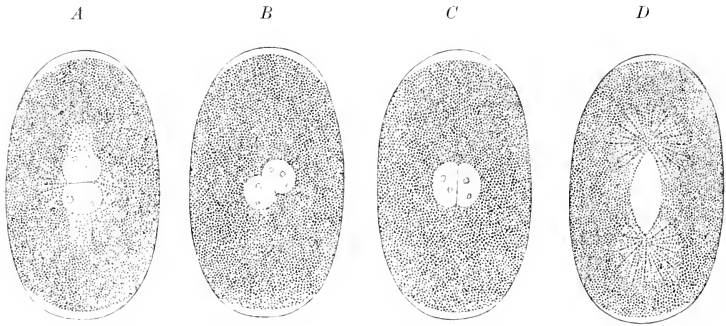


Fig. 222. Eier von *Ascaris nigrovenosa* in stark komprimiertem Zustand auf vier verschiedenen Stadien der Befruchtung. Nach AUERBACH, Taf. IV, Fig. 8—11.

einwirken, ihr Lageverhältnis zueinander, den gegebenen Bedingungen entsprechend, nachträglich regulieren. Die durch den Befruchtungsverlauf bedingte Ausgangsstellung des kopulierten Kernpaares, welche eine für die Teilung durchaus unzweckmäßige ist, ändert sich, sowie sich die zwei Pole schärfer ausbilden. Das Kernpaar fängt an, sich um einen rechten Winkel zu drehen (Fig. 222 B), und zwar so lange und in der Art, daß die Kopulationsebene mit der Längsachse des Eies zusammenfällt (Fig. 222 C). „Die Richtung, in welcher die Drehung unter dem Mikroskop erfolgt, geschieht bald im Sinne eines Uhrzeigers, bald im entgegengesetzten“ (AUERBACH). Infolge des interessanten Rotationsphänomens kommen wieder, wie es die Regel verlangt, die beiden Pole der Teilungsfigur in die Richtung der größten Protoplasmamassen zu liegen (Fig. 222 D).

Noch besser als durch die Figuren von AUERBACH, die nach dem lebenden *Ascarisei* gezeichnet sind, wird die Notwendigkeit und Ursache der Drehung des Kernpaares verständlich werden durch die drei Schemata, in welchen die Lage der Zentrosomen und der sich bildenden Spindel und die um die Zentrosomen entstehende und sich allmählich verstärkende



Protoplasmastrahlung um die kopulierten Kerne eingetragenen ist (Fig. 223 A, B, C).

Aus der Regel, daß bei der Teilung die Lage der Kernachse von der Differenzierung und Form des umhüllenden Protoplasmakörpers bestimmt wird, derart, daß sich die Pole in der Richtung der größten Protoplasmaansammlungen einstellen, ergibt sich weiter noch die kausale Begründung für eine dritte Regel, welche SACHS (IX 1882) beim Studium der Pflanzenanatomie erhalten und als das Prinzip der rechtwinkligen Schneidung der aufeinander folgenden Teilungsflächen bei der Zweiteilung bezeichnet hat. Denn wenn wir die Ursache wissen, durch welche die Lage der Spindelachsen bedingt wird, dann können wir unter allen Umständen auch im voraus bestimmen, wie die Teilungsebenen zu liegen kommen, da diese die Spindelachsen unter rechtem Winkel schneiden

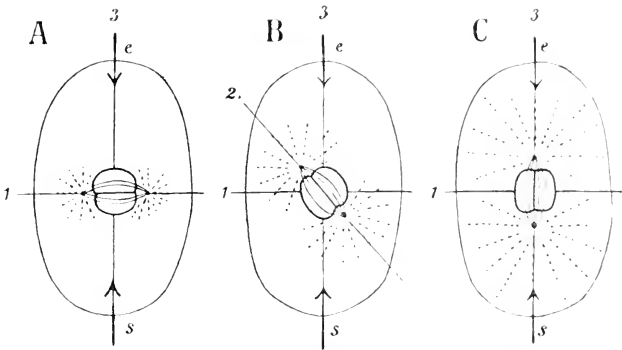


Fig. 223. Drei Schemata des befruchteten Eies von *Ascaris nigroviridis*, um die Drehung des kopulierten Kernpaares zu erläutern. Die Pfeile *e* und *s* zeigen die Richtung an, in welcher sich Ei- und Samenkern aufeinander bewegt haben. Linie *1* ist die Querachse des Eies, mit welcher die Teilebene später zusammenfällt. Die Linie *2* zeigt die Richtung der Kopulationsfläche auf einem Zwischenstadium *B* an. Nach O. HERTWIG.

müssen. Eine weitere Konsequenz unserer Regel ist, daß die Trennung der Zelle „in einer Fläche *minimae areae*“ erfolgt.

Im großen und ganzen wird nun bei jeder Teilung einer Mutterzelle, wenn dieselbe nicht in einer Richtung außerordentlich in die Länge gestreckt ist, der Fall eintreten, daß in den Tochterzellen die Achse, welche in der Richtung der früheren Hauptachse der Mutterzelle liegt, die kürzeste geworden ist. Die Achse der zweiten Teilspindel wird sich daher in diesem Falle nie in der Richtung der vorausgegangenen Teilspindel, vielmehr rechtwinklig zu dieser Richtung, der Form des Protoplasmakörpers entsprechend, einstellen müssen. Daher wird die zweite Teilebene die erste rechtwinklig schneiden müssen. Im allgemeinen werden die aufeinander folgenden Teilflächen einer Mutterzelle, die in 2, 4, 8 und mehr Tochterzellen durch sukzessive Zweiteilung vermehrt wird, in den drei Richtungen des Raumes alternierend erfolgen und dabei mehr oder weniger genau senkrecht aufeinander stehen.

Bei pflanzlichen Geweben ist dies oft sehr schön zu erkennen, weil sich hier ein festes Zellhautgerüst, den Teilungsebenen der Zellen entsprechend, rasch ausbildet und so dieselben gewissermaßen dauernd fixiert. Bei tierischen Zellen ist es viel weniger der Fall, weil ihre Form beim Fehlen einer festen Membran sich zwischen den Teilungen häufig verändert; auch die Lage der Zellen zueinander ist dem Wechsel unterworfen. Es treten „Brechungen und Verschiebungen“ der ursprünglichen Teilstücke einer Mutterzelle ein, wofür das Studium der Furchungserscheinungen von Eizellen, über welche auf S. 256 gehandelt werden wird, Beispiele liefert.

In der Botanik werden die in den drei Richtungen des Raumes sich schneidenden Wandrichtungen als tangentielle oder perikline, als transversale oder antikline und als radiale bezeichnet (Fig. 224 und 225). Perikline oder tangentielle Wandrichtungen sind im gleichen Sinne wie die Oberfläche der Organe orientiert. Antikline oder transversale Wände schneiden die periklinen und zugleich die Wachstumsachse des Organs

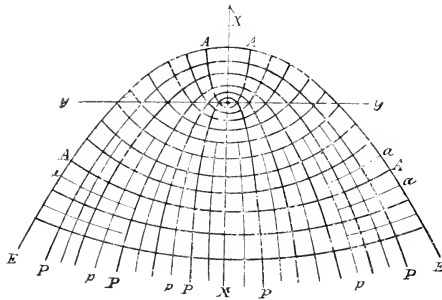


Fig. 224. Konstruktion des Zellnetzes an einem Vegetationspunkt. Nach SACHS, Fig. 284.

unter rechtem Winkel. Radiale Wände endlich sind solche, welche ebenfalls rechtwinklig zu den periklinen gestellt sind, aber die Wachstumsachse des Organs in sich aufnehmen. Um dieses Verhältnis an einem Beispiel klar zu machen, wählen wir gleich ein etwas schwierigeres Objekt, den Vegetationspunkt eines Sprosses. Für denselben weist SACHS die Gültigkeit seines Prinzips in folgenden Sätzen

nach, welche seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (I 1882) entnommen sind:

„Die Vegetationspunkte der Wurzeln und Sprosse zeigen auf richtig geführten Längs- und Querschnitten charakteristische Zellwandnetze oder Zellenanordnungen, die überall auch bei den verschiedensten Pflanzenarten typisch übereinstimmen, was im wesentlichen darauf beruht, daß auch die embryonale Substanz der Vegetationspunkte, indem sie überall durch Einlagerung an Volumen zunimmt, durch Zellwände gekammert und gefächert wird, welche einander rechtwinklig schneiden. Der Längsschnitt eines Vegetationspunktes läßt jederzeit ein System von Periklinen erkennen, welche durch Antiklinen, die ihrerseits die orthogonalen Trajektorien jener darstellen, geschnitten wird. Haben wir es dabei mit Vegetationspunkten flächenförmiger Gebilde zu tun, so sind auch nur diese beiden Systeme von Zellwänden vorhanden; ist dagegen der Vegetationspunkt halbkugelig oder kegelförmig oder sonst ähnlich gestaltet, also nicht bloß flächenförmig, sondern körperlich gebildet, so ist noch ein drittes System von Zellwänden vorhanden, nämlich Längs-

wände, welche von der Längsachse des Vegetationspunktes aus radial nach außen verlaufen.“

„Es wird jedoch zur Erleichterung des Verständnisses beitragen, wenn wir auch hier wieder unsere weiteren Betrachtungen an ein nach bestimmten Grundsätzen, aber willkürlich konstruiertes Schema anknüpfen und zunächst für dasselbe nur die Flächenansicht eines Längsschnittes durch einen Vegetationspunkt (Fig. 224) zugrunde legen. Halten wir uns hierbei an unsere Figur, deren Umriß *EE* dem Längsschnitt eines kegelförmigen Vegetationspunktes entspricht, und setzen wir voraus, daß dieser Umriß, wie es auch häufig in der Natur nahezu eintritt, die Form einer Parabel habe, und daß die Fächerung des Raumes, den die embryonale Substanz des Vegetationspunktes erfüllt, wieder in der Art stattfindet, daß anti- und perikline Wände einander rechtwinklig schneiden. Unter dieser Voraussetzung kann man nun nach einem bekannten Lehrsatz der Geometrie das Zellnetz in unserer Figur konstruieren: vorausgesetzt, daß *xx* die Achse und *yy* die Richtung des Parameters ist, sind alle die mit *P p* bezeichneten Periklinen eine Schaar von konfokalen

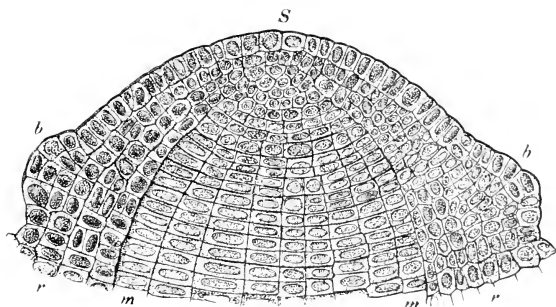


Fig. 225. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Winterknospe der Edeltaanne (*Abies pectinata*). Ungefähr 200mal vergrößert. Nach SACHS, Fig. 285. *S* Scheitel des Vegetationspunktes, *bb* jüngste Blätter, *rr* Rinde, *mm* Mark.

Parabeln. Ebenso sind alle Antiklinen *A a* eine Schaar konfokaler Parabeln, welche Brennpunkt und Achse mit den vorigen gemeinschaftlich haben, aber in der entgegengesetzten Richtung verlaufen. Zwei solche Systeme konfokaler Parabeln schneiden einander überall rechtwinklig.“

„Sehen wir nun nach, ob ein medianer Längsschnitt durch einen vorgewölbten, ungefähr parabolisch geformten Vegetationspunkt ein Zellnetz darbietet, welches in den wesentlichen Eigenschaften mit unserem geometrisch konstruierten Schema übereinstimmt, da finden wir z. B. am Vegetationspunkt der Edeltaanne (Fig. 225) sofort die entsprechende innere Struktur, wenn man nur beachtet, daß in unserer Figur die beiden Vorwölbungen *bb* das Bild einigermaßen stören; es sind junge Blattanlagen, welche aus dem Vegetationspunkt hervorsprossen. Im übrigen erkennt man sofort die beiden Systeme von Anti- und Periklinen, deren Krümmungen kaum einen Zweifel darüber lassen, daß sie einander, wie in unserem obigen Schema, rechtwinklig schneiden, oder die Antiklinen die orthogonalen Trajektorien der Periklinen sind. So wie in unserem

Schema umlaufen auch nur einige wenige Periklinen unter dem Scheitel *S* den gemeinschaftlichen Brennpunkt aller Parabeln, die anderen reichen, von unten herkommend, nur bis in die Nähe des Brennpunktes, d. h. mit anderen Worten: die entsprechenden Zellteilungen finden immer erst dann statt, wenn die Periklinen unterhalb des Krümmungszentrums sich weit genug voneinander entfernt haben, so daß neue Periklinen zwischen ihnen eingeschaltet werden müssen, und ganz dasselbe gilt von den Antiklinen *A a*. Man bemerkt leicht an unserem Schema (Fig. 224), daß um den gemeinschaftlichen Brennpunkt aller Anti- und Periklinen herum die Krümmungen der Konstruktionslinien besonders kräftig sind.“

Um endlich einige Abweichungen von der normalen Zellteilung zu verstehen, ist noch eine vierte Regel zu beachten, welche von RABL (IX 1879) und von BALFOUR (VIII 1881) genauer formuliert ist und welche lautet: Die Schnelligkeit, mit welcher sich eine Zelle teilt, ist proportional der Konzentration des in ihr befindlichen Protoplasmas. Protoplasmareiche Zellen teilen sich rascher als protoplasmaärmere, aber dotterreichere. Der Satz erklärt sich daraus, daß beim Teilprozeß allein das Protoplasma die aktive, das in ihm eingelagerte Dottermaterial die passive Substanz ist, welche durch die aktive mit bewältigt werden muß. Die Arbeit für das Protoplasma ist bei der Teilung um so größer, je mehr Dotter vorhanden ist, und sie kann in vielen Fällen sogar eine so große werden, daß sie nicht mehr zu Ende geführt werden kann. Dieses tritt häufig bei polar differenzierten Eiern ein, wenn bei ihnen sich der Hauptteil des Protoplasmas am animalen Pol konzentriert hat. Dann bleibt die Teilung auf diesen Abschnitt der Zelle beschränkt, während die vegetative Hälfte nicht mehr in Zellen zerlegt wird. Aus der totalen ist so eine unvollständige oder partielle Teilung hervorgegangen. Beide extreme Formen sind in der Natur durch Übergänge miteinander verbunden.

Wer sich etwas eingehender mit dem Studium des Furchungsprozesses und der über ihn handelnden Literatur beschäftigt hat, weiß, daß sich nicht selten Ausnahmen von den oben besprochenen Regeln auffinden lassen. Es braucht hier nur an die Bildung der Polzellen, über welche im Kapitel X noch gehandelt werden wird, hingewiesen zu werden. Nach den oben aufgestellten Prinzipien ist es absolut unverständlich, aus welchen Ursachen die Polspindel nach Auflösung des Keimbläschens zum animalen Pol hinaufwandert, bis sie mit ihrer Spitze die Oberfläche berührt, warum sie in radiärer Richtung sich einstellt und zwei Teilprodukte liefert, von denen das eine nur eine winzige Menge von Protoplasma besitzt. Und so finden sich noch manche andere, wenn auch weniger auffällige Ausnahmen, die sich besonders in einer Abhandlung von JENNINGS (VIII 1896) zusammengestellt finden; z. B. können sich zylindrische oder prismatische Zellen des Cambiums, wie BERTHOLD (V 1886) hervorhebt, ihrer Länge nach teilen. Solche Ausnahmen beweisen aber nichts gegen die Richtigkeit der oben gegebenen Regeln, sondern zeigen uns nur wieder, was schon oft in diesem Werk betont worden ist, daß die Lebensprozesse von sehr vielen Faktoren beherrscht werden und daher in ihrem Verlaufe oft unberechenbar sind.

Mit Recht bemerkt RICHARD HERTWIG (VIII 1903, S. 574): „Der Grundgedanke des von einigen Seiten angegriffenen Satzes: daß sich die Pole der Spindel in die Richtung der größten Protoplasamassen einstellen, ist durchaus zutreffend. Nur muß man berücksichtigen, daß er

sich auf äußerst komplizierte Lebensvorgänge bezieht. Bei solchen kann man nicht erwarten, daß die ihnen zugrunde liegende Gesetzmäßigkeit stets in genau den gleichen Erscheinungsformen zum Ausdruck kommt. Welche Anordnungen ein nach dem HERTWIGSchen Prinzip wirkender Teilungsapparat herbeiführen wird, beruht auf dem Ineinandergreifen zahlreicher Einzelprozesse und muß daher notwendigerweise mannigfachen Variationen unterliegen, je nachdem die Wirkungsweise der einzelnen Faktoren in ihrer Intensität abgestuft ist.“ Von manchen Forschern (LILLIE, JENNINGS und WILSON) wird auch der teleologische Gesichtspunkt geltend gemacht, daß die Art der Zellteilung durch die spätere Verwendung der Zellen mitbestimmt werde. WILSON (I 1900, S. 377) erblickt hierin die Andeutung eines „tiefer liegenden Wachstumsgesetzes, das die ganze Bildung des Körpers berührt“.

Behufs richtiger Beurteilung der Verhältnisse ist endlich auch zu beachten, daß die Lage der Teilflächen, wie sie unmittelbar bei der Durchschneidung der Mutterzellen entsteht, sehr häufig noch infolge nachträglich sich einstellender Verschiebungen verändert wird. Da die Zellen sehr weich und wasserreich sind, so unterliegen sie in ihrer Anordnung den von PLATEAU ermittelten Gesetzen über schaumige Substanzen. In solchen aber ordnen sich die einzelnen Scheidewände, durch welche die „Blasen“ oder Zellen des Schaumes gegenseitig abgegrenzt werden, nach dem Prinzip der kleinsten Flächen, d. h. so an, daß bei dem gegebenen Volumen der einzelnen Blasen die Summe aller Oberflächen ein Minimum wird. „Hierbei treffen längs einer gemeinsamen Kante nie mehr als drei Lamellen zusammen unter gleichen Winkeln von  $170^{\circ}$  und in einem Punkt nur vier Lamellen.“ Unter Zugrundelegung des PLATEAUSchen Gesetzes lassen sich die Brechungen und Verschiebungen erklären, welche nachträglich noch die Berührungsflächen von Tochterzellen erfahren, die aus einer gemeinsamen Mutterzelle hervorgegangen sind und die besonders schön an den Furchungszellen tierischer Eier zu beobachten sind. Aber auch im Pflanzengewebe treten dieselben ein, solange die jungen Zellulosewände noch dünn, weich und biegsam sind. Daher wird der Botaniker in allen Geweben, die nicht mehr in Teilung begriffen sind, vergeblich nach rechtwinklig sich schneidenden Zellwänden suchen. „Endlich wölbt sich im Zellgewebe, wie im Seitenschaum, die Trennungsmembran derjenigen Zelle zu, welche die größere ist.“

## 2. Übersicht der Arten der Zellteilung.

Wegen ihrer hohen und sehr verschiedenartigen Organisation bieten uns die tierischen Eizellen nicht nur die lehrreichsten Beispiele für die einzelnen Arten der Teilung, sondern sind auch deswegen noch besonders geeignet, weil hier die Teilungen sehr rasch aufeinander folgen und dadurch die gesetzmäßigen Beziehungen zueinander am klarsten erkennen lassen. Der Einzelbesprechung kann das folgende Schema zur Grundlage dienen.

I. Typus. Die totale Teilung:

- a) äquale,
- b) inäquale,
- c) Knospung.

II. Die partielle Teilung.

III. Die Vielzellbildung.

## Ia. Die äquale Teilung.

Bei der äqualen Teilung zerfällt das Ei, wenn es, wie gewöhnlich, die Form einer Kugel besitzt, zuerst in zwei Halbkugeln; bei der darauffolgenden zweiten Teilung muß sich die Kernspindel nach der oben auseinandergesetzten Regel parallel zur Grundfläche der Halbkugel einstellen, so daß diese sich jetzt in zwei Quadranten teilt. Hierauf muß die Spindelachse mit der Längsachse jedes Quadranten zusammenfallen, wodurch eine Zerlegung in je zwei Oktanten herbeigeführt wird. Infolgedessen ist während des zweiten und dritten Furchungsstadiums die Lage, welche die zweite und dritte Furchungsebene zueinander und zur ersten Teilebene einhalten, eine streng gesetzmäßige. Es halbiert nämlich stets die zweite Furchungsebene die erste und schneidet sie rechtwinklig, die dritte Ebene aber steht wieder senkrecht auf den beiden ersten und geht durch durch die Mitte der Achse hindurch, in welcher sich diese schneiden.

Fig. 226.

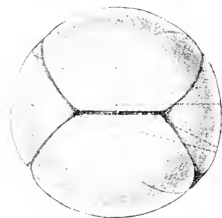


Fig. 226. Viergeteiltes Ei von *Sagitta*, vom animalen Pol aus gesehen. 160mal vergr. Nach HERTWIG. Taf. V, Fig. 5.

Fig. 227.

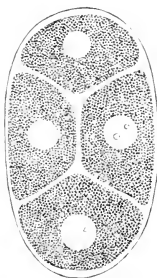


Fig. 227. Viergeteiltes Ei von *Ascaris nigrovenosa*. Nach AUERBACH. Taf. IV, Fig. 19.

Wenn man nun die Enden der Achse als Pole des Eies betrachtet, so kann man die ersten beiden Teilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale bezeichnen.

Schon nach der zweiten Furchung lassen sich in vielen Fällen die oben auf das PLATEAUSCHE Gesetz zurückgeführten Verschiebungen der vier Teilstücke aneinander beobachten, welche zur Folge haben, daß die von der zweiten Teilung herrührenden Furchen sich nicht mehr an den

Polen in einem Punkte schneiden, sondern in geringer Entfernung vom Pol auf die erst gebildete Meridionalfurche treffen (Fig. 226). Es entsteht so eine bald kürzere, bald längere Querlinie, welche als Brechungslinie bezeichnet wird. Eine solche ist besonders schön ausgebildet bei den Eiern von *Sagitta* (O. HERTWIG IX 1880, Fig. 220) zu beobachten. Kurze Zeit nach Beendigung der zweiten Furchung des Sagitteneies haben sich die vier Zellen so angeordnet (Fig. 226), daß nur zwei von ihnen sich am animalen Pol in einer kurzen queren Furche, der animalen Brechungslinie, treffen; an die beiden Enden derselben stoßen die beiden anderen Zellen, welche jetzt von der Berührung mit dem Pole ausgeschlossen sind, mit zugespitzten Enden an. Ganz dieselben Verhältnisse wiederholen sich am vegetativen Pol; nur treffen sich hier die beiden Zellen, welche den animalen Pol nicht erreichen, in einer vegetativen Brechungslinie, und diese ist dann stets so orientiert, daß sie die entgegengesetzte Brechungslinie, wenn wir beide auf dieselbe Ebene projizieren, unter rechtem Winkel kreuzt. Die durch Viertelung entstandenen vier Zellen sind also später nicht mehr regelmäßige Viertel

einer Kugel, da man an jeder ein stumpfes und ein spitzes, den Polen des Eies zugewandtes Ende unterscheiden kann. Je zwei aus einer Halbkugel abstammende Zellen sind hierbei in der Weise gruppiert, daß sie mit ihren stumpfen oder spitzen Enden nach entgegengesetzten Richtungen schauen.

Eine ähnliche Anordnung der vier ersten Furchungszellen ist an anderen Objekten, so von RAEL (IX 1879) an den Eiern von Planorbis, von RAUBER (IX 1883) an Froscheiern beschrieben und ausführlicher erörtert worden. Auch bei oval geformten Eiern, bei denen die erste Teilungsebene nach unserer Regel quer zur Längsachse orientiert ist, finden während der zweiten Furchung, die senkrecht auf die erste erfolgt, bedeutende Verschiebungen statt, und kommen dadurch wieder deutlich ausgeprägte Brechungslinien zustande, wie die Fig. 227 von Ascaris nigrovenosa ohne weitere Erklärung lehrt.

Ib. Die inäquale Teilung.

Von der äqualen läßt sich leicht die inäquale Teilung ableiten. In dem als Beispiel gewählten, polar differenzierten Froschei liegt der Kern,

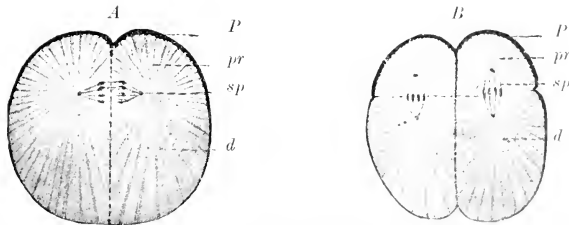


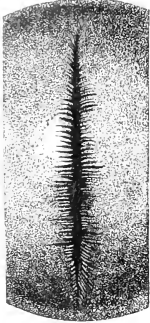
Fig. 228. Schema der Teilung des Froscheies. O. HERTWIG, Entwicklungsgeschichte. A erstes Teilungsstadium. B drittes Teilungsstadium. Die vier Teilstücke des zweiten Teilungsstadiums beginnen durch eine Äquatorialfurchung in acht Stücke zu zerfallen. P pigmentierte Oberfläche des Eies am animalen Pol, pr protoplasmareicher, d deutoplasmareicher Teil des Eies, sp Kernspindel.

wie schon gezeigt wurde, in der nach oben gekehrten, animalen Hälfte der Kugel (S. 248). Wenn er sich hier zur Teilung anschiekt, kann sich seine Achse nicht mehr in jeden beliebigen Radius des Eies einstellen; infolge der ungleichmäßigen Verteilung des Protoplasmas im Eiraum steht er unter dem Einflusse des protoplasmareicheren, pigmentierten Teils des Eies, welcher wie eine Kalotte dem mehr deutoplasmahaltigen Teil aufliegt und wegen seiner geringeren spezifischen Schwere obenauf schwimmt und horizontal ausgebreitet ist (Fig. 228 A). In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel horizontal zu liegen; mithin muß die Teilungsebene sich in vertikaler Richtung bilden. Zuerst beginnt sich eine kleine Furchung am animalen Pol zu zeigen, weil er mehr unter dem Einfluß der ihm genäherten Kernspindel steht und mehr Protoplasma enthält, von welchem die Bewegungserscheinungen bei der Teilung ausgehen. Die Furchung vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet erst geraume Zeit später nach dem vegetativen Pole zu durch.

Hierbei ist bei Lupenvergrößerung eine interessante Erscheinung zu beobachten, welche unter dem Namen des Faltenkranzes von M.

SCHULTZE (VIII 1863) beschrieben worden ist (Fig. 229). Die erste Furche erscheint nicht glatt, sondern sie ist — am deutlichsten zur Zeit, wo sie ein Drittel der Länge des Eiumfanges erreicht hat — mit zahlreichen kleinen, seitlichen Furchen besetzt, welche meist unter rechtem Winkel zu beiden Seiten in sie hineinmünden (60—100 auf jeder Seite, Fig. 229). So entsteht ein höchst anziehendes Bild, vergleichbar einem

Fig. 229.



langen, tiefen Gebirgstal, von welchem nach beiden Seiten kleine, kurze Seitentäler in großer Zahl abgehen. Je weiter die Teilung fortschreitet, und die Hauptfurche tiefer wird, um so mehr nehmen die Seitenfurchen an Zahl ab und verschwinden endlich ganz. Der so eigentümlich und scharf ausgebildete Faltenkranz ist ein Phänomen, welches mit der Zusammenziehung des Protoplasmas bei der Einschnürung zusammenhängt.

Die durch den ersten Teilungsakt entstandenen zwei Halbkugeln sind aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und aus einem nach abwärts gekehrten, protoplasmaärmeren Quadranten zusammen-

Fig. 229. Stück von der oberen Hemisphäre eines Eies von *Rana temporaria* eine Viertelstunde nach dem Sichtbarwerden der ersten Furche, zur Zeit, wo der Faltenkranz am schärfsten und schönsten ausgebildet ist. Nach MAX SCHULTZE, Taf. I, Fig. 2.

gesetzt. Dadurch wird erstens wieder die Lage und zweitens die Achse des Kerns, wenn er in die zweite Teilung eintritt, fest bestimmt. Den Kern haben wir nach der früher aufgestellten Regel im protoplasmareicheren Quadranten aufzusuchen; die Achse der Spindel muß sich hier parallel zur Längsachse des Quadranten einstellen, muß also horizontal zu liegen kommen. Die zweite Teilungsebene ist daher, wie die erste, lotrecht und schneidet sie rechtwinklig.

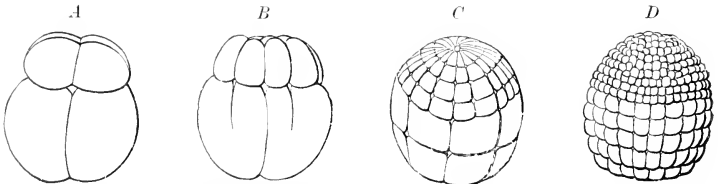


Fig. 230. Furchungsstadien von *Petromyzon*. Aus HATSCHKE, Fig. 72. A und B nach SCHIPLEY, C und D nach SCHULTZE.

Nach Ablauf der zweiten Furchung besteht das Amphibienei aus vier Quadranten, die durch vertikale Teilungsebenen voneinander getrennt sind und zwei ungleichwertige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren, leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren, nach abwärts gekehrten. Beim äqual sich furchenden Ei sahen wir, daß auf dem dritten Teilungsstadium die Achsen der Kernspindeln sich parallel zur Längsachse des Quadranten einstellen. Das ist auch hier in einer etwas modifizierten Weise der Fall (Fig. 228 B). Wegen des größeren Protoplasmareichtums der oberen Hälfte jedes Quadranten



kann die Spindel nicht wie bei dem äqual sich furchenden Ei in seiner Mitte liegen, sondern muß dem animalen Pol des Eies mehr genähert sein. Ferner steht sie genau vertikal, da die Quadranten des Amphibieneies

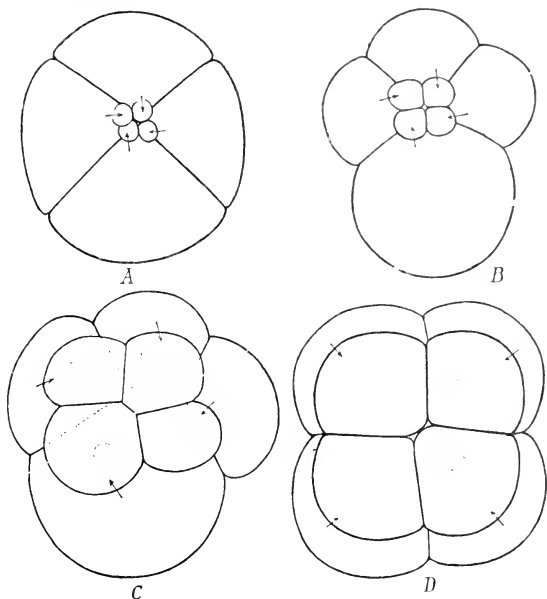


Fig. 231. *A, B, C, D* Das Achtzellenstadium von vier verschiedenen Tieren, welche Abstufungen in der Größe der Teilprodukte des dritten inäqualen Furchungsstadiums zeigen. Nach WILSON. *A* Ei von *Clepsine* nach WHITMAN. *B* Ei des Chetopoden *Rhynchelmis* nach VEJDOWSKY. *C* Ei des Lamellibranchiers *Unio* nach LILLIE. *D* Ei von *Amphioxus*.

wegen der ungleichen Schwere ihrer beiden Hälften im Raum fest orientiert sind. Infolgedessen muß jetzt die dritte Teilungsebene eine horizontale werden (Fig. 230 *B*), ferner muß sie oberhalb des Äquators der Eikugel mehr oder minder nach dem animalen Pole zu gelegen sein. Die Teilprodukte sind von sehr ungleicher Größe und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als die inäquale bezeichnet hat. Die vier nach oben gelegenen Stücke sind kleiner und dotterärmer, die vier unteren viel größer und dotterreicher. Nach den Polen, denen sie zugekehrt sind, werden sie auch als animale und als vegetative Zellen voneinander unterschieden. Den Eiern der Amphibien gleichen im Verlauf ihrer Furchung die Eier der Petromyzonten, denen Fig. 230 als Beispiel entnommen ist.

Der Gegensatz zwischen den vier animalen und den vier vegetativen Zellen kann je nach den Tieren,



Fig. 232.  
Zweigeteiltes Ei von  
*Fabricia*.  
Nach HAECKEL.

deren Eier sich nach dem inäqualen Typus furchen, bald außerordentlich groß, bald nur unbedeutend sein, oder es können in anderen Fällen zwischen den Extremen alle möglichen Übergänge vorkommen. Zur Illustration dieses Verhältnisses hat WILSON (I 1900) in Fig. 232 A—D vier interessante Beispiele zusammengestellt: 1. ein achtgeteiltes Ei (A) von Clepsine, dessen animale Zellen fast so klein wie Polzellen sind, 2. ein Ei (B) von der Chaetopode Rhynehelmsis, 3. von Unio (C), 4. von Amphioxus (D). Die Figuren B, C, D zeigen, wie der Gegensatz zwischen animalen und vegetativen Zellen immer geringfügiger wird.

Auch bei ovalen Eiern kann eine inäquale Furchung vorkommen. So zerfällt das Ei bei Fabricia (Fig. 232) wegen der schon beschriebenen Ansammlung des Dotters an einem Pol (Fig. 232) in eine kleinere, protoplasmareichere und in eine größere, dotterreichere Zelle, die sich im weiteren Verlauf verschieden rasch weiter furchen.

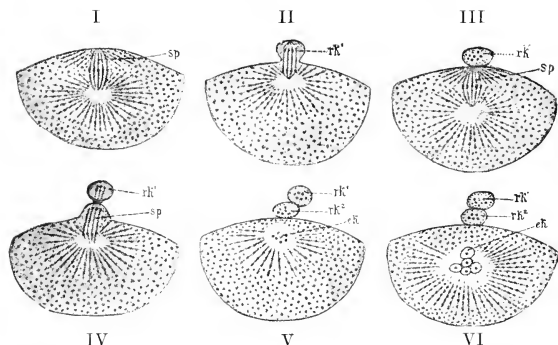


Fig. 233. Bildung der Polzellen bei *Asterias glacialis*. O. HERTWIG. Entwicklungsgesch. In Fig. I ist die Kernspindel (*sp*) an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. II hat sich ein kleiner Hügel (*rk*<sup>1</sup>) gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. III ist der Hügel zu einer Polzelle (*rk*<sup>1</sup>) abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel (*sp*) entstanden. In Fig. IV wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. V zur zweiten Polzelle (*rk*<sup>2</sup>) abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern (*ek*) in Fig. VI.

Je größer bei der inäqualen Furchung die Zahl der Zellen im weiteren Verlauf der Entwicklung wird (Fig. 231 B, C, D), um so mehr nimmt der Größenunterschied zwischen den animalen und den vegetativen Zellen zu; denn die animalen teilen sich, weil sie protoplasmareicher sind, rascher und häufiger, wie gleichfalls schon oben hervorgehoben wurde.

### Ic. Knospung.

Von Knospung redet man, wenn das eine Teilprodukt an Größe hinter dem anderen so sehr zurückbleibt, daß es nur als ein kleines Anhängsel an ihm erscheint und kaum zu einer Verminderung seiner Körpermasse führt. Das kleinere Teilprodukt nennt man die Knospe, das andere die Mutterzelle. Bei dieser Vermehrungsweise gibt es zwei Unterarten, je nachdem eine oder gleichzeitig mehrere Knospen an der Mutterzelle ihren Ursprung nehmen.

Im Tierreich spielt der Knospungsprozeß bei der Reife des Eies eine Rolle und führt zur Entstehung der Richtungskörperchen oder Polzellen. Hierunter versteht man 2—3 kleine Kügelchen, welche aus Protoplasma und Kernsubstanz zusammengesetzt sind, daher den Wert von kleinen Zellen besitzen und häufig innerhalb der Dotterhaut dem animalen Pol des Eies aufliegen. Der Hergang beim Knospungsprozeß ist folgender: Währenddem sich das Keimbläschen auflöst, entsteht aus Bestandteilen seines Inhaltes eine typische Kernspindel mit zwei Polstrahlungen an ihren Enden. Die Spindel verändert ihre Lage im Dotter (Fig. 233 I) und rückt allmählich nach dem animalen Pol empor, bis sie mit ihrer einen Spitze an der Oberfläche anstößt. Hier angelangt, stellt sie sich mit ihrer Längsachse in die Richtung eines Eiradius ein. Bald beginnt die Knospung; an der Stelle, wo der eine Pol der Kernfigur die Oberfläche berührt, wölbt sich der Dotter zu einem kleinen Hügel empor, in welchen die Spindel selbst zur Hälfte hineinrückt (Fig. 233 II). Der Hügel schnürt sich darauf an seiner Basis ein und löst sich mit der Hälfte der Spindel als eine sehr kleine Zelle vom Dotter ab (Fig. 233 III). Hierauf wiederholt sich genau derselbe Vorgang noch einmal (Fig. 233 IV—VI), nachdem sich die im Ei zurückgebliebene Hälfte der Spindel, ohne in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns zuvor eingetreten zu sein, wieder zu einer ganzen Spindel ergänzt hat.

Knospungsprozesse kommen bei einigen Abteilungen einzelliger Organismen häufiger vor; aus ihrem Kreis ist das zweite Beispiel gewählt, die von R. HERTWIG (VIII 1875) untersuchte Knospung der *Podophrya gemmipara*, einer marinen Acinete, welche mit ihrem hinteren Körperende

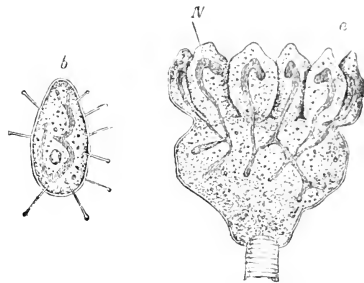


Fig. 234. Zellknospung. *Podophrya gemmipara* mit Knospen. R. HERTWIG, Zoologie. a Knospen, die sich ablösen und zum Schwärmer b werden. N Kern.

vermittels eines Stiels an anderen Gegenständen festsetzt. Am freien Körperende, welches Fangfäden und Saugröhren trägt, bilden sich nicht selten 8—12 Knospen aus, welche zu einem nur das Zentrum der freien Fläche freilassenden Kranz angeordnet sind. Der Kern ist hierbei in eigentümlicher Weise beteiligt. Er bildet, wie bei vielen Infusorien, solange die *Podophrya* noch jung und noch nicht in den Knospungsprozeß eingetreten ist, die Form eines langen, hufeisenförmig gewundenen Bandes (Fig. 234 b). Später wachsen aus ihm zahlreiche Fortsätze in vertikaler Richtung nach der freien Seite des Körpers hervor; sie schwellen mit ihren Enden bald kolbig an, während ihre Verbindung mit dem Hauptteil des Kerns sich meist zu einem feinen Faden verdünnt. Überall wo die kolbigen Kernenden an die freie Fläche herantreten, bilden sich kleine Hügel, welche die Kernenden, wenn sie noch weiter vorwachsen, in sich aufnehmen, je ein Hügel ein kolbiges Kernende. Die ganze Knospung vergrößert sich hierauf noch weiter und schnürt sich am Ursprung vom Mutterorganismus etwas ein. Der in sie hineingewachsene Kernteil nimmt

die Form eines Hufeisens an und löst sich dann von dem feinen Verbindungsfaden ab, durch den er mit dem mütterlichen Kern zusammenhing. Die Knospen sind jetzt reif und bewegen sich nach ihrer Abtrennung vom Mutterorganismus eine Zeitlang im Meerwasser als Schwärmer fort.

Fig. 235.



Fig. 236.

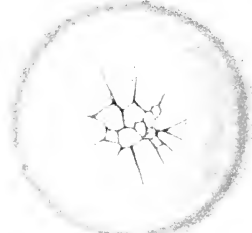


Fig. 235. Keimscheibe eines Hühneries aus dem Uterus mit 4 Segmenten. Nach KÖLLIKER.

Fig. 236. Keimscheibe eines Hühneries aus dem Uterus mit 11 Segmenten. Nach KÖLLIKER.

## II. Partielle Teilung.

Die partielle Teilung kommt, von einigen Protozoen (*Noctiluca*) abgesehen, nur bei Eizellen vor; sie läßt sich von der inäqualen ableiten und bildet sich überall da aus, wo der Gehalt an Deutoplasma sehr groß geworden ist und ein Teil des Protoplasmas sich von ihm schärfer abge-sondert und als Scheibe am

animalen Pol angesammelt hat (Fig. 219). Bei den Wirbeltieren machen die Eier der Fische, Reptilien und Vögel (Fig. 235 bis 237), bei den Wirbellosen die Eier der Cephalopoden (Fig. 238) eine partielle Furchung durch. Der in der Mitte der Keimscheibe gelegene Kern muß, wenn er sich zur Spindel umwandelt, eine horizontale Lage einnehmen. Die erste Teilebene entsteht daher in vertikaler Richtung und tritt zuerst, wie beim inäqual sich furchenden Ei (Fig. 228 A), am animalen Pol in der Mitte der Scheibe auf (Fig. 238). Während sie aber dort (Fig. 228 B) allmählich in die Tiefe dringt und bis zum vegetativen

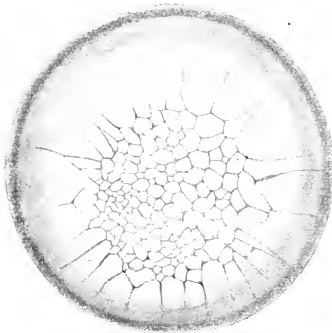


Fig. 237. Keimscheibe eines Hühneries aus dem Uterus mit vielen Randsegmenten. Nach KÖLLIKER.

Pol durchschneidet, zerlegt sie hier nur die Keimscheibe in zwei gleiche Segmente, welche wie zwei Knospen mit breiter Basis der ungeteilten Dottermasse (Fig. 238) aufsitzen und durch sie noch untereinander

verbunden sind. Bald darauf erscheint eine zweite, vertikale Furche, welche die erste unter rechtem Winkel kreuzt und gleichfalls auf die Keimscheibe beschränkt bleibt, die nun in vier Segmente zerlegt ist (Fig. 235 und 238). Auch hier bildet sich eine Brechungslinie aus.

Jedes der vier Segmente wird dann wiederum von einer radialen Furche halbiert. Die so entstandenen Teilstücke entsprechen Kreis-ausschnitten, die im Zentrum mit spitzen Enden zusammenstoßen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von jedem dieser Segmente wird die Spitze durch eine quere oder dem Äquator der Eikugel parallel gerichtete Furche abgetrennt, wodurch zentral gelegene, kleinere, jetzt allseitig vom Dotter isolierte und größere, mit dem Dotter noch zusammenhängende, periphere Teilstücke entstehen (Fig. 236). Indem von nun an radiale und dem Äquator parallele Furchen alternierend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, daß die kleineren im Zentrum der Scheibe, die größeren nach der Peripherie zu liegen (Fig. 237 und 238). Manche von den Segmenten, die mit dem Dotter verbunden sind, werden sich dabei in der Weise abschmüren, daß die Kernspindel sich in schräger



Fig. 238. Discoidale Furchung des Cephalopodeneies. Nach WATASE, aus R. HERTWIG.

oder vertikaler Richtung einstellt, was zur Folge hat, daß bei der Teilung der eine Tochterkern in die Dottermasse zu liegen kommt. Auf diese Weise entstehen bei der partiellen Furchung die viel besprochenen Dotterkerne, welche in größerer Anzahl, namentlich an der Peripherie der abgefurchten Keimscheibe, in die oberflächlichsten Dotterschichten eingebettet sind. Vergleiche auch die interessanten Beobachtungen von RÜCKERT (X 1892) und OPPEL (X 1892), aus denen hervorgeht, daß bei Selaehiern und Reptilien Dotterkerne infolge von Überfruchtung ihren Ursprung nehmen.

### III. Die Vielzellbildung.

Das Eigentümliche der Vielzellbildung besteht darin, daß sich der Kern in einer Zelle mehrfach hintereinander teilt, während der Protoplastkörper längere Zeit ungeteilt bleibt, ja nicht einmal die Neigung zu einer partiellen Zerlegung zeigt. Durch öfters sich wiederholende Zweiteilung kann die Anzahl der Kerne in dem einheitlichen Protoplastkörper sich allmählich auf mehrere Hunderte belaufen. Diese ordnen sich dann in regelmäßigen Abständen voneinander an. Endlich tritt eine Zeit ein, in welcher die vielkernige Mutterzelle auf einmal oder mehr allmählich in so viele Tochterzellen zerfällt, als sie Kerne einschließt.

Vielzellbildung kommt bei Tieren und Pflanzen, namentlich bei der Entwicklung der Geschlechtsprodukte, häufiger vor. Zur Veranschaulichung sind drei Beispiele ausgewählt, die superficielle Furchung der zentroleithalen Eier von Arthropoden, die Bildung des Endosperms in dem Embryosack der Samenknospen von Phanerogamen und die Sporenbildung in den Sporangien der Saprolegnien.

Bei den Eiern der Arthropoden ist gewöhnlich die Dottermasse im Zentrum des Eies angesammelt und von einer dünnen Rindenschicht von Protoplasma umgeben. Sie werden daher als zentroleithale Eier oder Eier mit mittelständigem Dotter den telolecithalen Eiern oder den Eiern mit polständigem Dotter gegenübergestellt (BALFOUR VIII 1881). Der Furchungskern findet sich gewöhnlich von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des Nahrungsdotters; hier teilt er sich in zwei Tochterkerne, ohne daß eine Teilung der Eizelle auf dem Fuße folgt. Die Tochterkerne (Fig. 239 *A*) teilen sich wieder in 4, diese in 8, 16, 32 Kerne usw., während das Ei als Ganzes immer noch ungeteilt bleibt.

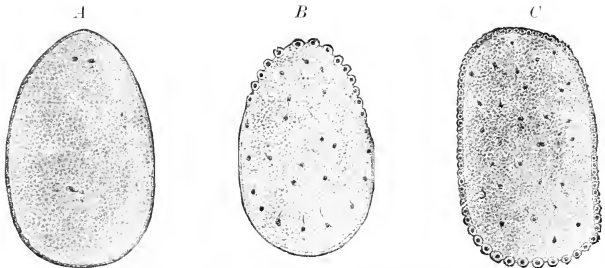


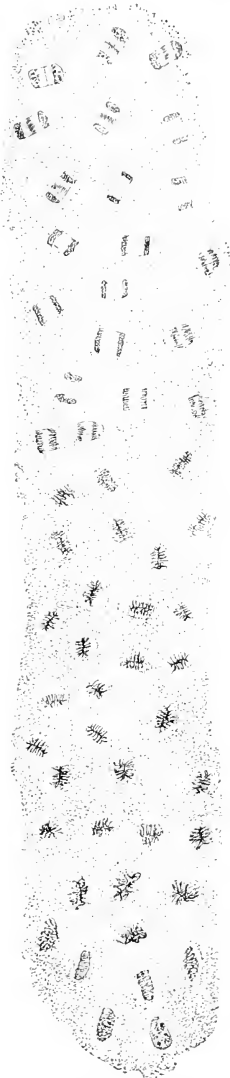
Fig. 239. Superficielle Furchung des Insekteneies (*Pieris crataegi*). Nach BOBRETZKI, aus R. HERTWIG. *A* Teilung des Furchungskerns. *B* Heraufrücken der Kerne zur Bildung der Keimhaut (Blastoderm). *C* Bildung der Keimhaut.

Später rücken die Kerne auseinander, wandern zum größten Teil allmählich an die Oberfläche empor (Fig. 239 *B*) und dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmäßigen Abständen voneinander anordnen. Jetzt erst erfolgt auch am Ei der Furchungsprozeß, indem die Rindenschicht in so viele Zellen zerfällt, als Kerne in ihr liegen, während der zentrale Dotter ungeteilt bleibt oder erst sehr viel später abgeteilt wird. Dieses tritt ein, wenn er, wie bei den Insekten, einige Tochterkerne oder Merocyten einschließt (Fig. 239 *C*).

Der Embryosack der Phanerogamen wird von einem protoplasmatischen Wandbelag ausgekleidet, der auf einem gewissen Entwicklungsstadium viele hundert regelmäßig verteilte Kerne einschließt, die man früher durch freie Kernbildung wie die Kristalle aus einer Mutterlauge entstehen ließ. Wir wissen jetzt, daß sie von einem Mutterkern durch oftmals wiederholte Zweiteilung, wie im Ei der Arthropoden, abstammen. Die Teilungen spielen sich in einem Bezirk des Embryosackes ziemlich gleichzeitig ab. Hat es daher bei Anfertigung eines Präparates der Zufall glücklich gefügt, so kann man auf kleinem Raum gleich Hunderte von Teilungsstadien (Fig. 240) vor Augen haben.

Wenn Kerne in genügend großer Anzahl entstanden sind, so tritt ein Stadium ein, in welchem es zur Zellbildung im Wandbelag kommt

Fig. 240.



(Fig. 241). Zwischen den in regelmäßigen Abständen verteilten Kernen differenziert sich das Protoplasma in radiäre Fäden. Es bilden sich nach allen Richtungen Verbindungsfäden aus, die sich in ihrer Mitte verdicken und eine Zellplatte erzeugen. In den Zellplatten entstehen in der früher geschilderten Weise (S. 216) zarte Zellulosewände, durch welche um je einen Kern ein Teil des protoplasmatischen Wandbelags zur Zelle abgekapselt wird. Zuweilen sind in einer Zelle zwei Kerne eingeschlossen, die dann entweder noch nachträglich durch eine Scheidewand getrennt werden oder auch, wie bei *Corydalis cava*, zu einem einzigen Kern untereinander verschmelzen.

Das Sporangium der Saprolegnien ist anfangs eine lange, von Protoplasma erfüllte Zelle. In ihr werden zunächst die Kerne durch Zweiteilung, die meist gleichzeitig eintritt, beträchtlich vermehrt. Später verteilen sie sich regelmäßig im Zellraum. Um jeden Kern sondert sich die angrenzende Protoplasmapartie zu einem kleinen Klümpchen, welches sich auf seiner Oberfläche mit einer

Fig. 241.

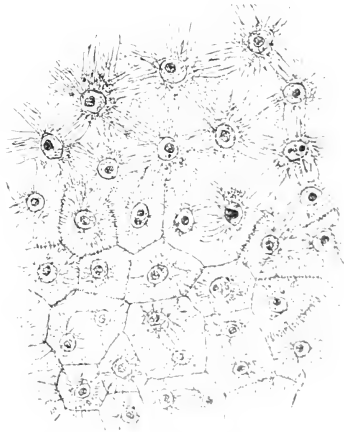


Fig. 240. *Fritillaria imperialis*. Protoplasmatischer Wandbelag aus dem Embryosack. Ein Streifen, alle Phasen der Kernteilung zeigend. Vergr. 90. Nach STRASBURGER.

Fig. 241. *Reseda odorata*. Protoplasmatischer Wandbelag des Embryosackes zu Beginn der freien Zellbildung. Vergr. 240. Nach STRASBURGER.

festen, glänzenden Hülle umgibt; und so zerfällt der Zellinhalt gleichzeitig in so viele einzelne Sporen, als kleine Kerne vorher vorhanden waren. Dieselben werden später durch Platzen der Membran der Mutterzelle (des Sporangiums) nach außen entleert.

Die früher erwähnte Schwärmerbildung der Radiolarien (S. 244) ist auch als ein besonderer Fall der Vielzellbildung zu betrachten.

### 3. Experimentelle Abänderung der Zellteilung.

Wenn schon der Verlauf des Furchungsprozesses je nach der Form und Differenzierung des Eies ein sehr verschiedenes Aussehen bei den einzelnen Tierarten darbietet, so läßt sich eine noch größere Mannigfaltigkeit durch künstliche Beeinflussung auch an den Eiern ein und derselben Tierart herbeiführen. Durch Druck und Zug kann man die Form der Eier verändern und dadurch nach den oben auseinandergesetzten Regeln die Kernspindel zwingen, eine andere Lage, als sie der Norm entsprechen würde, einzunehmen. Infolgedessen müssen dann auch Lage und Richtung der Teilebenen anormale werden (PFLÜGER, ROUX, DRIESCH, HERTWIG, ZIEGLER usw.).

Besonders geeignete Objekte für derartige Experimente sind die Eier von Echinodermen und Amphibien (Frosch). Wenn ein befruchtetes Seeigellei zwischen Objektträger und Deckgläschen durch vorsichtiges Absaugen von Meerwasser zu einer Scheibe abgeplattet wird, so stellt sich die erste Kernspindel parallel zu den komprimierenden Platten ein; die erste Teilebene verläuft daher senkrecht zur Druckfläche, ebenso die zweite, welche die erste unter rechtem Winkel schneidet und dann durch Verlagerung der 4 Embryonalzellen unter Auftreten einer Brechungsfurche eine Verschiebung erfährt. Wenn die Kompression der Eikugel so stark gewesen ist, daß auf dem Vierteilungsstadium der längste Durchmesser jeder Zelle parallel zur komprimierenden Platte liegt, so stellt sich die Kernspindel anstatt vertikal, wie es der Norm entsprechen würde, wieder in horizontaler Richtung ein (Fig. 242 A); also tritt auch beim dritten Teilungszyklus abermals eine vertikale Teilebene auf (Fig. 242 B). Und das gleiche ist auch bei den folgenden Teilungen der Fall, wenn das in 8 oder 16 Zellen zerlegte Ei mit Vorsicht noch weiter abgeplattet und dadurch erreicht wird, daß jedesmal die neugebildeten Embryonalzellen ihren längsten Durchmesser parallel zu den komprimierenden Platten haben (Fig. 243 A und B). Teilungsebenen in horizontaler Richtung treten in den zahlreicher gewordenen Zellen erst von dem Moment an auf, wo ihr längster Durchmesser dem Zwischenraum der komprimierenden Platten entspricht. In Fig. 243 C, einem Stadium von 32 Zellen, die sich abermals zur Teilung anschicken, ist dies bei einigen Zellen, welche mit einem Kreuz bezeichnet sind, eingetreten. Sie sind kleiner als die Nachbarzellen und enthalten Spindeln, welche senkrecht gestellt sind, während sie sonst wieder horizontal liegen. Man kann in dieser Weise ein Ei zwingen, eine einfache Lage nebeneinander geordneter Zellen beim Fur-

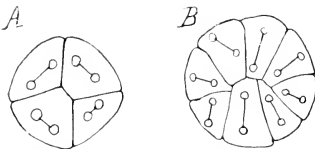


Fig. 242. Eier von Echinus unter Pressung. A in dem vierzelligen, B in dem achtzelligen Stadium. Nach DRIESCH.



chungsprozeß zu liefern. Eine Grenze ist dem Verfahren nur dadurch gesetzt, daß das Zellenmaterial allmählich in verschiedener Weise geschädigt wird: durch die mechanischen Insulte, durch die beträchtliche Vergrößerung der Oberfläche der wachsenden Zellmasse, durch die ungünstige Lage der zentralen Zellen für die Sauerstoffzufuhr usw.

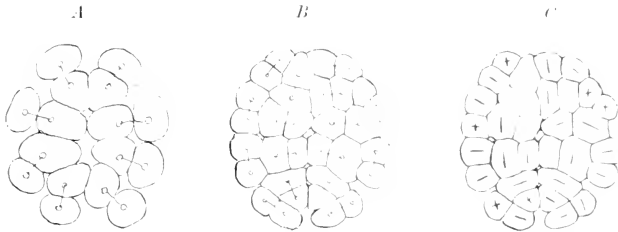


Fig. 243. Befruchtetes Ei von *Echinus microtuberculatus* im Durchströmungskompressorium gepreßt. Aus Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft 1894, S. 135. *A* Stadium von 16 Zellen. *B* durch Teilung der 16 Zellen durch vertikale Teilebenen sind 32 in einer Ebene nebeneinander liegende Zellen entstanden. *C* die Teilung in 64 Zellen erfolgt in den meisten Fällen noch durch vertikale Teilebenen, was durch horizontale Striche (Richtung der Spindelachse) angegeben ist. In den mit einem Kreuz (+) bezeichneten Zellen steht die Spindelachse vertikal oder schräg, so daß die Teilebene in mehr oder minder horizontaler Richtung erfolgt. Nach ZIEGLER.

Von besonderem Interesse sind die Kompressionsversuche an Froscheiern, weil bei ihnen außer der veränderten äußeren Form auch die Verteilung der verschiedenen Dottersubstanzen für den Ablauf des Furchungsprozesses in Betracht kommt. Das Resultat fällt nämlich infolge der polaren Differenzierung verschieden aus, je nachdem die Eier nach der Befruchtung entweder zwischen parallelen, horizontal gelagerten

Fig. 244.

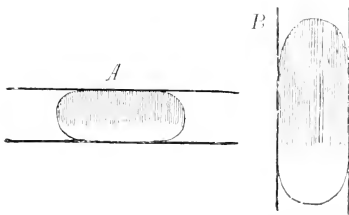


Fig. 245.

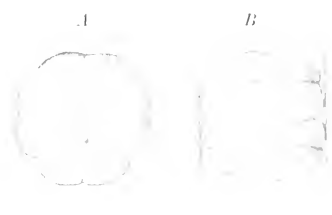


Fig. 244. Zwei Schemata gepreßter Froscheier nach MORGAN aus KORSCHULT und HEIDER. *A* Seitenansicht des zwischen horizontalen Platten gepreßten Eies. Die dunklere animale Eihälfte ist durch Schraffierung angedeutet. *B* Seitenansicht des zwischen vertikalen Platten gepreßten Eies.

Fig. 245. Eier von *Rana temporaria* auf dem dritten Furchungsstadium vom animalen Pol aus gesehen. *A* zwischen horizontal gestellten Glasplatten gepreßt, *B* in ein horizontal gestelltes enges Rohr gesaugt. Nach O. HERTWIG.

oder zwischen vertikal gestellten Glasplatten zu einer Schraibe zusammengepreßt werden. Im ersten Falle sind sie dorsoventral, d. h. in der Richtung vom animalen zu dem vegetativen Pol, im zweiten Fall senkrecht

zu dieser Richtung, also seitlich abgeplattet, und dementsprechend nimmt auch die animale und vegetative Substanz eine verschiedene Form an, worüber die beiden Schemata (Fig. 244 *A* und *B*) Auskunft geben. Dadurch wird ein durchaus abweichender Verlauf des Furchungsprozesses hervorgerufen.

Bei dorsoventraler Pressung (Fig. 244 *A*) entsteht ein Furchungstypus, der mit der Furchung meroblastischer Eier große Ähnlichkeit aufweist. Die dritte Ebene (Fig. 245 *A*) wird nämlich keine äquatoriale und horizontale, sondern es entstehen zwei der ersten Meridionalebene parallele Vertikalebene. Erst auf dem vierten Teilstadium bilden sich horizontale Ebenen aus, wenn die Pressung eine geringe war; bei stärkerer Pressung dagegen verlaufen sie wieder in vertikaler oder in schräger Richtung. Ein ähnliches Bild wie Fig. 245 *A* liefern Froscheier, die in enge und horizontal gestellte Glasröhrchen eingesaugt worden sind und

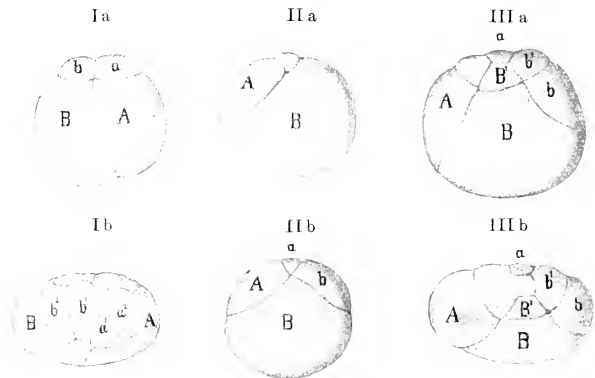


Fig. 246. Furchung von Froscheiern, welche zwischen senkrecht gestellten Platten gepreßt wurden. *Ia* Stadium der Vierteilung in seitlicher Ansicht. *Ib* Stadium der Achtteilung, vom animalen Pol aus gesehen. *IIa* und *IIb* beginnende und beendete Vierteilung bei schräg gestellten Meridionalfurchen in seitlicher Ansicht. *IIIa* Achtteilung bei schräg gestellter Meridionalfurchung in seitlicher Ansicht. *IIIb* dasselbe Ei vom animalen Pol schräg gesehen. Nach HERTWIG.

dadurch eine Zylinder- oder Tonnenform angenommen haben (Fig. 245 *B*). Hier werden auf den drei ersten Stadien die Teilebenen senkrechte, und zwar schneidet die erste die Achse des Rohres unter rechtem Winkel, die zweite fällt mit seiner Längsachse zusammen; im dritten Stadium entstehen zwei vertikale Ebenen parallel zur ersten. Erst vom vierten Stadium an treten äquatoriale Ebenen auf.

Während bei dorsoventraler Pressung (Fig. 244 *A*) der animale Pol in die Mitte der Scheibe, kommt er bei lateraler Pressung (Fig. 244 *B*) an ihre Kante zu liegen. Dies hat wegen der vollständig anderen Verteilung der Eisubstanzen auch einen ganz abweichenden Verlauf der Teilung zur Folge. Am prägnantesten findet die Veränderung in dem Auftreten der äquatorialen Ebene ihren Ausdruck. Erscheint diese bei dorsoventraler Pressung erst im vierten oder einem noch späteren Teilstadium, so tritt sie bei lateraler Pressung verfrüht im zweiten Stadium

auf und schneidet von den zwei Hälften der Scheibe, welche durch die erste vertikale Ebene entstanden sind, zwei relativ kleine animale Zellen ab (Fig. 246 *Ia*). Im dritten Zyklus sind die Ebenen wieder vertikal und zugleich parallel zur ersten (Fig. 246 *Ib*). Häufig wird bei lateraler Pressung beobachtet, daß die erste Ebene nicht genau vertikal ist, sondern mehr oder minder in schräger Richtung abweicht. Es ist dies offenbar eine Folge davon, daß die leichten und die schweren Eisubstanzen noch nicht Zeit gefunden haben, sich genau symmetrisch anzuordnen. Die Drehung des ganzen Eies seinem Schwerpunkt gemäß ist ja auch durch die großen Reibungsflächen eine erschwerte. In solchen Fällen beobachtet man einen unregelmäßigeren Furchungsverlauf, wie er in der Fig. 246 (*IIa—IIIb*) wiedergegeben ist. Aber im großen und ganzen liefern doch die unter Pressung ausgeführten Experimente eine vollkommene Bestätigung der oben aufgestellten Teilungsregeln.

### Das Problem von der Urzeugung der Zelle.

Da die Zelle die einfachste, uns bis jetzt bekannte Form des Lebens ist, läßt sich an die vorausgegangenen Kapitel, welche von der „Zyto-genesis“ handelten, wohl am besten die allgemeine Frage anknüpfen: Wie stellt sich die Naturforschung zu dem vielerörterten Problem von der ersten Entstehung des Lebens auf unserer Erde und überhaupt zu der Lehre von der Urzeugung? Mit dem Problem hat sich die Menschheit von dem frühesten Altertum an beschäftigt und Antworten auf dasselbe zu verschiedenen Zeiten gegeben, welche eine etwas besser unterrichtete und aufgeklärtere Folgezeit jedesmal als irrtümlich und unwissenschaftlich hat zurückweisen müssen. Die Geschichte der Urzeugung ist nicht ohne tieferes Interesse.

Im klassischen Altertum trug selbst ein so großer Forscher und Philosoph wie Aristoteles kein Bedenken, auch hochorganisierte Tiere, wie Fische und Amphibien, aus dem Schlamm von Gewässern, oder Insekten aus faulenden Substanzen sich bilden zu lassen.

Noch im 17. Jahrhundert waren derartige, auf ungeschulter Naturbeobachtung beruhende Lehren weit verbreitet; es bedurfte, um wenigstens im Kreise der Naturforscher richtigere Vorstellungen aufkommen zu lassen, der genauen Untersuchungen von SWAMMERDAM und der Experimente von REDI u. a., welche zeigten, daß Fische, Amphibien und Insekten in allen angeblichen Fällen von Urzeugung aus Eiern ihren Ursprung nehmen. „Omne vivum ex ovo“ lautete daher der bekannte, für seine Zeit epochemachende Ausspruch von HARVEY, welcher das wissenschaftliche Schlußergebnis aus derartigen Erfahrungen zog.

Trotzdem haben auf dem Gebiete der Helminthologie viele Forscher, unter ihnen auch der berühmte Naturphilosoph OKEN, an dem direkten Ursprung von Organismen aus Stoffen, die in Zersetzung begriffen sind, bis in den Anfang des 19. Jahrhunderts festgehalten. Echinokokken sollten direkt in der Leber, Coenurus im Gehirn, Fimen in den Muskeln, Bandwürmer im Darm durch pathologische und eigentümliche chemische Zersetzungsprozesse von Leber-, Hirn- und Muskelsubstanz entstehen. Auch dieser Irrtum wurde beseitigt. Die bahnbrechenden Untersuchungen und Experimente über die Entwicklung und Lebensweise der Eingeweidewürmer von SIEBOLD, KÜCHENMEISTER, LEUCKART u. a. lieferten aufs

neue eine glänzende Bestätigung des Grundsatzes: „Omne vivum ex ovo“.

Je kleiner und einfacher die Organismen sind, um so leichter können sie als Beweismittel für die Urzeugung benutzt werden. Infusorien und Bakterien bilden daher seit der Zeit, wo durch das Mikroskop die Welt der kleinsten Lebewesen entdeckt wurde eine wichtige Rolle in dem Streite der Meinungen. Der englische Naturforscher NEEDHAM glaubte durch Experimente beweisen zu können, daß die in Aufgüssen oder bei der Fäulnis organischer Substanzen auftretenden Infusorien aus dem direkten Zerfall pflanzlicher und tierischer Teile entstehen. Seine Meinung wurde auch von BUFFON und OKEN geteilt und zum Ausgangspunkt von umfassenden Theorien gemacht. Der Abt SPALLANZANI deckte indessen durch bessere Experimente, als sie NEEDHAM angestellt hatte, schon 1777 seinen Irrtum auf. Wenn er die durch Kochen hergestellten organischen Infuse, noch während sie heiß waren, sofort in Gefäße luftdicht verschloß, blieb die Nährlösung, in der unter gewöhnlichen Umständen bald Infusorien aufzutreten sein würden, vollkommen frei von ihnen, auch wenn sie Wochen und viele Monate alt geworden waren. Er zog hieraus den ganz richtigen Schluß, daß die Infusorien sich in den Infusen nicht durch Urzeugung, sondern aus kleinen Keimen bilden, die aus der Luft in sie hineingeraten.

Aber noch einmal wiederholte sich der Streit über die Urzeugung bei der Frage nach der Entstehung der Bakterien in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts. POUCHET suchte zu beweisen, daß die Bakterien in geeigneten Nährlösungen und unter günstigen Bedingungen künstlich aus lebloser Substanz erzeugt werden können. PASTEUR tat durch Gegenexperimente dar, daß auch für die Entstehung von Bakterien in Nährlösungen schon ihre Keime vorhanden sein müssen, und daß man durch geeignetes Verfahren jede Nährlösung steril machen und steril erhalten kann, wenn der Zutritt von Keimen aus der Luft verhindert wird. Dank der verbesserten vorzüglichen Untersuchungsmethoden von KOCH zweifelt jetzt kein Biologe mehr daran, daß die Bakterien ebenso wenig wie die Infusorien als Beweismittel für die Urzeugung dienen können.

Endlich sei noch ein letzter Versuch erwähnt, die Kluft zwischen Organismen und lebloser Welt zu überbrücken. HAECKEL glaubte, daß es durch Lebewesen geschehe, welchen er den Namen Moneren gegeben und als vollkommen homogene, strukturlose Protoplasmaklumpchen, als „Organismen ohne Organe“, beschrieben hat. Er hielt es für leicht möglich, daß ein solches einfaches Lebewesen aus einer Eiweißlösung direkt entstehe, wie ein Kristall aus einer Mutterlauge. Die Hypothese gewann an Wahrscheinlichkeit, als man bei Gelegenheit der Challengerexpedition in den Schlammproben, die aus den größten Meerestiefen heraufgehoben wurden, in großer Menge Protoplasmamassen gefunden zu haben glaubte, die als ein Netzwerk den Boden überziehen. HUXLEY hat ihnen den Namen *Bathybius Haeckelii* gegeben. Die schon von OKEN aufgestellte Hypothese vom Urschleim, der im Meere gebildet werde, schien hier eine Bestätigung gefunden zu haben.

Allein auch die Möglichkeit, auf diesem Wege die Frage nach der Urzeugung ihrer Lösung näher zu führen, hat sich als illusorisch erwiesen. Der Organismus *Bathybius* existiert nicht, wie spätere Untersuchungen ergeben haben. Gipsniederschläge, die in der aus der Tiefe

emporgeholten Wasserprobe durch Zusatz von Alkohol entstanden waren, sind für Protoplasma gehalten worden. Und was die Moneren betrifft, so sind sie nicht so einfach beschaffen, als HAECKEL glaubte annehmen zu müssen: denn in den meisten der niedersten Organismen, die man früher für einfach und kernlos hielt, sind jetzt kleine Kerne in größerer Anzahl (oder wenigstens Kernsubstanz) nachgewiesen worden. Daß die Moneren in anderer Weise als durch Elternzeugung entstehen können, muß als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden nach den Erfahrungen, die man über die Fortpflanzung der Protisten bisher gemacht hat.

Trotz diesen erfolglosen Bemühungen ist die Annahme einer Urzeugung für den Naturforscher, der auf dem Boden der Entwicklungslehre steht, ein philosophisches Bedürfnis. Denn nicht von Ewigkeit her können Lebewesen auf unserem Planeten existiert haben, da er sich einst vor urdenklichen Zeiten nach der Kosmogonie von KANT und LAPLACE in einem feuerflüssigen Zustand befunden hat, wie ihm jetzt noch andere Weltenkörper im Himmelsraum zeigen. Lebewesen können daher, wie HAECKEL mit Recht geltend macht, erst bei der Abkühlung der Erde entstanden sein, als die feste Erdrinde mit Wasser sich bedeckte. Wie das geschehen ist, mag dahingestellt bleiben, aber der Entwicklungstheoretiker wird HAECKEL recht geben, wenn er sagt (I 1866, Bd. I, S. 179): „Wir müssen diese Hypothese als die unmittelbare Konsequenz und als die notwendigste Ergänzung der allgemein angenommenen Erdbildungstheorie von KANT und LAPLACE hinstellen, und finden hierzu in der Gesamtheit der Naturerscheinungen eine so zwingende logische Notwendigkeit, daß wir deshalb diese Deduktion, die vielen sehr gewagt erscheinen wird, als unabweisbar bezeichnen müssen.“

Einen ähnlichen Standpunkt nimmt NÄGELI (I 1884) ein. In dem Kapitel: „Urzzeugung“ in seiner mechanisch-physiologischen Theorie der Abstammungslehre bemerkt er: „Die Entstehung des Organischen aus dem Unorganischen ist in erster Linie nicht eine Frage der Erfahrung und des Experiments, sondern eine aus dem Gesetze der Erhaltung von Kraft und Stoff folgende Tatsache. Wenn in der materiellen Welt alles in ursächlichem Zusammenhange steht, wenn alle Erscheinungen auf natürlichem Wege vor sich gehen, so müssen auch die Organismen, die aus den nämlichen Stoffen sich aufbauen und schließlich wieder in dieselben Stoffe zerfallen, aus denen die unorganische Natur besteht, in ihren Uanfängen aus unorganischen Verbindungen entspringen. Die Urzeugung leugnen, heißt das Wunder verkünden.“

Wer sich indessen auf diesen Standpunkt stellt, sollte nicht vergessen, daß auch die tiefere Erkenntnis, welche wir von den einfacheren Organismen gewonnen haben, und überhaupt unsere bessere Einsicht in das Wesen des Lebensprozesses nicht imstande gewesen sind, die tiefe und breite Kluft zwischen der Organismenwelt und der unorganischen Natur zu überbrücken. Auch bei dem derzeitigen Stande der Naturwissenschaften ist wenig Hoffnung vorhanden, daß es einem Forscher gelingen möchte, ein einfachstes Lebewesen auf künstlichem Wege aus leblosem Material zu erschaffen. Die Kluft erkennt auch NÄGELI ohne Vorbehalt an; er selbst hat die Behauptung aufgestellt und glaubt mit ihr bei den Physiologen allgemeine Zustimmung zu finden, daß von der Bildung des Eiweißmoleküls bis zur Organisation des Moners der Abstand in qualitativer Beziehung nicht geringer, sondern eher größer ist, als zwischen dem Moner und dem Säugetier, wenn auch die phylogenetische

Entwicklung dort rascher und in viel weniger Stufen durchlaufen wird als hier. Er ist geneigt, zwischen der leblosen Natur und den unbekanntesten niedrigsten Organismen noch zwei Zwischenstufen einzuschalten. Auf der ersten Stufe vollzieht sich die Synthese von Eiweißverbindungen, auf der zweiten Stufe entstehen aus ihnen Lebewesen noch einfacherer Art, als die uns bekannten. Sie werden Proben genannt und sollen sich unter der mikroskopisch sichtbaren Größe befinden (NÄGELI, I 1886, S. 86).

Doch kehren wir aus dem luftigen Reich der Spekulation auf den festeren Boden der Wirklichkeit wieder zurück. Dann müssen wir bei der Frage nach der Entstehung der Organismen sagen, daß, soweit naturwissenschaftliche Erfahrung reicht, ein Organismus stets von einem anderen vorausgehenden Organismus abstammt, daß also der Lebensprozeß sich durch das Mittel der Fortpflanzung erhält. Der einfachste Modus der Fortpflanzung ist wieder die Teilung der Zelle; Zelle stammt von Zelle in ungezählten Generationen. (*Omnis cellula e cellula, omnis nucleus e nucleo.*) Der Lebensprozeß erhält sich in der Kontinuität der Zellengenerationen. Die lebende Substanz, die uns in einem Protozoon oder einer Pflanze oder einem Tiere entgegentritt, ist nur ein Teilstück einer durch Ernährung wachsenden und durch periodisch wiederkehrende Teilungen sich vermehrenden Substanz, die schon in einer für menschliches Denken unfaßbar langen Zeit vor uns gelebt hat.

Wenn sich in diese Sätze die gegenwärtige Stellung der biologischen Wissenschaft zum Problem der Urzeugung zusammenfassen läßt, so soll doch weder die Möglichkeit bestritten werden, daß in vergangenen Erdperioden Urzeugung stattgefunden hat, noch die Möglichkeit, daß vielleicht auch jetzt noch tagtäglich unter unseren Augen durch Urzeugungen Lebewesen entstehen, die vielleicht noch einfacher als die uns bekannten, vielleicht auch unsichtbar klein wie die Proben von NÄGELI sind oder aus irgendeiner anderen zufälligen Beschaffenheit sich bis jetzt unserer Erkenntnis entzogen haben. Da sich ein vernünftiger Grund gegen die Möglichkeit einer Urzeugung lebender aus lebloser Substanz, wie mir scheint, nicht beibringen läßt, wird es auch in Gegenwart und Zukunft weder an solchen fehlen, welche die Urzeugung zu entdecken versuchen, noch an solchen, welche sie entdeckt zu haben glauben.

Gegen Versuche, den Schleier vom Geheimnis der Urzeugung zu lüften, ist von der Wissenschaft gewiß nichts einzuwenden, wohl aber zu wünschen, daß sie mit mehr Kritik und mit besserer Beherrschung der vorhandenen Errungenschaften und Erkenntnisse der Wissenschaft als in früheren Jahrhunderten unternommen werden. Denn gewöhnlich ist es leichter, Irrtümer zu behaupten, als sie wieder aus der Welt zu schaffen.

Mit dieser Einschränkung ist von dem hier gekennzeichneten Standpunkt gewiß nichts dagegen einzuwenden, wenn JACQUES LOEB unter den wichtigsten Aufgaben der Biologie zwei große Umwandlungsprobleme aufführt und als das eine derselben die künstliche Umwandlung toter in lebende Materie bezeichnet und hierzu bemerkt: „Ich vermag keinen Grund für die pessimistische Annahme zu sehen, daß die künstliche Umwandlung toter in lebende Substanz nicht gelingen sollte. Im Gegenteil, ich glaube, es kann der Wissenschaft nur nützen und nichts schaden, wenn gerade die Lösung dieser Aufgabe den jüngeren Biologen als das ideale Problem der Biologie vorschwebt. Die konservativen Mitglieder der wissenschaftlichen Genossenschaft werden zwar geneigt sein, auch

hier die übliche Warnung zu erheben, daß die Zeit für ein derartiges Problem noch nicht gekommen sei. Ich glaube aber, daß die Zeit für die Lösung eines Problems dann gekommen ist, wenn sich ein Forscher findet, der den Mut hat, die Lösung in Angriff zu nehmen und den Verstand und das Wissen (und vielleicht auch das Glück), dieselbe erfolgreich durchführen zu können.“

Es gibt indessen noch einen wissenschaftlichen Standpunkt, nach welchem, wenn er der richtige sein sollte, die Bemühungen um das von LOEB aufgestellte Problem von vornherein als vergeblich erscheinen würden. Auch er verdient hier erwähnt zu werden, da ihm so berühmte Forscher wie Lord KELVIN, HELMHOLTZ und neuerdings ARRHENIUS vertreten. Von ihnen wird die Frage nach der Herkunft des Lebens auf unserer Erde als ein kosmisches Problem behandelt; denn nach ihrer Ansicht kann leblose Materie nicht in lebendige übergehen, außer unter dem Einfluß lebender Substanz. Nach einer Angabe von ARRHENIUS erklärt Lord KELVIN sogar dies für einen ebenso sicheren Lehrsatz als das Gesetz von der allgemeinen Gravitation. Dagegen wird von ihnen angenommen, daß, wie die Materie unzerstörbar, so auch das Leben im Weltall ewig sei; deshalb sei es zwecklose Arbeit nach seinem Ursprung zu forschen, wohl aber die Möglichkeit zu untersuchen, wie das Leben von einem Planeten auf den anderen, der sich in einem hierfür geeigneten Entwicklungszustand befindet, übertragen werden könne.

So halten es WILLIAM THOMSON (Lord KELVIN) und HELMHOLTZ für denkbar, daß Meteorsteine, die überall den Weltraum durchschwärmen, Träger von lebenden Keimen sein können. Denn wenn auch ihre Oberfläche beim Durchtritt durch unsere Atmosphäre erhitzt werde, so bleibe doch ihr Inneres für die Erhaltung lebender Keime genügend kühl. Mit Recht hat man dieser Hypothese vorgeworfen, daß sie nicht nur an sich im höchsten Grade unwahrscheinlich ist, sondern auch, daß durch sie nichts gewonnen wird; denn das Problem der Urzeugung wird durch sie nur von unserem auf einen anderen Planeten verlegt.

Auch ARRHENIUS hält die Hypothese von THOMSON und HELMHOLTZ für sehr unwahrscheinlich und sucht sie in seiner jüngst erschienenen Schrift „Das Werden der Welten“ durch eine „Theorie der Panspermie“ zu ersetzen. Diese lehrt, daß „Lebenssamen in den Räumen des Weltalls umherirren, die Planeten treffen und deren Oberfläche mit Leben erfüllen, sobald die Bedingungen für das Bestehen der Organismen dort erfüllt werden“.

ARRHENIUS geht davon aus, daß der Strahlungsdruck der Sonne die größte Wirkung auf kleinste, kugelförmige Körperchen ausübt, die einen Durchmesser von 0.00016 mm haben, und daß es wahrscheinlich Keime von dieser Kleinheit auf unserer Erde geben werde, da nach Messungen schon Dauersporen vieler Bakterien nur eine Größe von 0.0003—0.0002 mm haben, und es ohne Zweifel noch kleinere gibt, die wir mikroskopisch noch nicht entdeckt haben. Weiter nimmt er, gestützt auf biologische Experimente, an, daß diese kleinsten Sporen Temperaturen von 100—300° Kälte monate- und jahrelang vertragen können und daß sie währenddem, da alle chemischen Prozesse fast vollkommen ruhen müssen, ihre Keimfähigkeit bewahren. Endlich hält er es für möglich, — und hier liegt der Schwerpunkt seiner Hypothese der Panspermie —, daß derartige kleinste Keime niedrigster Organismen fortwährend von der Erde und anderen von Keimen bewohnten Planeten in den kalten

Weltraum hinausgestreut werden und ihn als Lebensträger bevölkern. Hier würden sie die Bahnen bald dieses, bald jenes Planeten unseres Sonnensystems passieren und z. B. nach ungefähre Berechnung die Marsbahn schon nach 20 Tagen, die Jupiterbahn nach 80 Tagen und die Neptunbahn nach 14 Monaten von unserer Erde aus erreichen, ja sie würden sogar in andere Sonnensysteme, wie Alpha Centauri, geführt werden können, zur Zurücklegung solcher Entfernungen allerdings schon 9000 Jahre gebrauchen. So ist der kalte, unendliche Weltraum nach der Hypothese der Panspermie mit Lebenskeimen von Unendlichkeit her bevölkert.

„Auf diese Weise“, schließt ARRHENIUS weiter, „kann das Leben seit ewigen Zeiten von Sonnensystem zu Sonnensystem oder von Planet zu Planet innerhalb desselben Sonnensystems getragen worden sein. Aber wie unter den Billionen Pollenkörperchen, die der Wind von einem großen Baum, z. B. einer Tanne, entführt, im Durchschnitt nur eines den Ursprung eines neuen Baumes bildet, so kommt auch vermutlich nur einer unter den Billionen oder vielleicht Trillionen von Keimen, die von dem Strahlungsdruck von einem Planeten in den Raum hinausgetrieben werden, dazu, auf einem vom Leben bisher unberührten Planeten niederzufallen und da der Erzeuger mannigfaltiger Lebewesen zu werden, wenn sich günstige äußere Bedingungen finden. In vielen Fällen trifft das nicht zu, manchmal dagegen fallen sie auf guten Boden. Und wenn es auch eine oder mehrere Millionen Jahre dauern sollte von dem Zeitpunkt an, da ein Planet anfangen kann, Leben zu tragen, bis zu dem Augenblick, da der erste Samen auf ihn fällt und aufsprießt, um ihn für das organische Leben in Besitz zu nehmen, so bedeutet das wenig im Vergleich mit dem Zeitraum, während dessen das Leben auf dem Planeten dann in voller Blüte steht.“

Nach der Lehre von der Panspermie sind alle organischen Wesen im ganzen Universum einander verwandt und bestehen aus Zellen, die sich aus Kohlenstoff-, Wasserstoff-, Sauerstoff- und Stickstoffverbindungen aufbauen. Da ein Planet den anderen mit Lebenskeimen bevölkert, „bewegt sich das Leben auf anderen bewohnten Welten vermutlich in Formen, die den auf der Erde vorhandenen recht nahe verwandt sind“.

Die Lehre von der Panspermie ist eine Hypothese, welche, solange die physikalischen Voraussetzungen nicht anfechtbar sind, sich nicht widerlegen läßt; auf der anderen Seite hat sie aber nicht den Wert einer Arbeitshypothese, und hierin liegt eine ihr von vornherein anhaftende Schwäche. Denn wie ARRHENIUS selbst am Schluß seiner Ausführungen in objektivierender Weise bemerkt, „besteht wenig Aussicht, daß man die Richtigkeit seiner Lehre direkt durch Untersuchung der aus der Luft niederfallenden Samen wird beweisen können. Denn die Keime, die aus anderen Welten zu uns kommen, sind vermutlich äußerst gering an Zahl, vielleicht nur einige wenige im Jahr an der ganzen Erdoberfläche. Und außerdem gleichen sie voraussichtlich sehr den einzelligen Sporenirdischen Ursprungs, die sich, in großen Mengen in der Luft schwebend, von den Winden getragen, vorfinden, so daß die ‚himmlische‘ Herkunft dieser Keime schwer oder unmöglich zu beweisen sein dürfte, auch wenn sie gegen alle Vermutung von den Forschern gefunden werden sollten.“

Somit bestehen nach der Ansicht von namhaften Gelehrten verschiedene Möglichkeiten, wie das Leben auf unserer Erde in einer Weise, die den Forderungen des naturwissenschaftlichen Denkens genügt, würde



den Ursprung genommen haben und noch jetzt würde entstehen können. Die drei wichtigsten sind:

1. Die ursprüngliche Hypothese von der *Generatio aequivoca*, die Umwandlung toter organischer in lebende Substanz, in einer durch physikalisch-chemische Experimente nachweisbaren Weise, wie sie gegenwärtig LOEB für möglich hält und als aussichtsreiches Forschungsproblem hinstellt.

2. Die Hypothese von ultramikroskopisch kleinsten Lebewesen, von Proben, die eine Zwischenstufe zwischen den leblosen organischen Verbindungen und den uns bekannten Lebewesen bilden. Sie macht den Beweis der Urzeugung von einer Verbesserung unserer Vergrößerungsmittel und von dem wirklichen Nachweis einer Zwischenwelt von Lebewesen abhängig.

3. Die Hypothese der Panspermie (ARRHENIUS). Sie macht überhaupt die Forschung nach der Urzeugung im Sinne der ersten und zweiten Hypothese gegenstandslos, da sie das Leben, wie die Materie, für ewig erklärt und ihren Ursprung auf unserer Erde von Lebenskeimen im Welt-raum herleitet.

## ZEHNTES KAPITEL.

### Die Erscheinungen und das Wesen der Befruchtung.

Die im achten und neunten Kapitel besprochene Fortpflanzung der Zellen auf dem Wege der Teilung scheint, wenigstens für die Mehrzahl der Organismen, keine in sich unbegrenzte zu sein; der Vermehrungsprozeß kommt nach kürzeren oder längeren Zwischenräumen zu einem Stillstand, wenn er nicht durch Vorkehrungen, die man unter dem Namen der Befruchtung zusammenfassen kann, wieder von neuem angefaßt wird. Nur die allerniedrigsten Organismen, wie die Spaltpilze, scheinen sich allein durch fortgesetzte Teilung in das Unbegrenzte vermehren zu können; dagegen kann für den größten Teil des Pflanzen- und Tierreichs das allgemeine Gesetz aufgestellt werden, daß nach einer längeren oder kürzeren Periode der Vermehrung durch Zellteilung eine Periode eintritt, in welcher zwei Zellen verschiedener Herkunft untereinander verschmelzen müssen, und daß das Verschmelzungsprodukt erst wieder einen Elementarorganismus liefert, der den Ausgangspunkt für eine neue Periode der Vermehrung durch Teilung bildet.

Infolgedessen gestaltet sich die Vermehrung der Elementarorganismen und damit das Leben selbst zu einem zyklischen Prozesse. Nachdem Generationen von Zellen durch Teilung entstanden sind, führt der Kreislauf das Leben immer wieder zu demselben Ausgangspunkt zurück, daß sich zwei Zellen im Befruchtungsakt vereinigen und zum Anfang einer neuen Generationsreihe werden. Derartige Zyklen nennt man Zeugungskreise. Sie treten uns im ganzen Organismenreich in den mannigfachsten Formen entgegen.

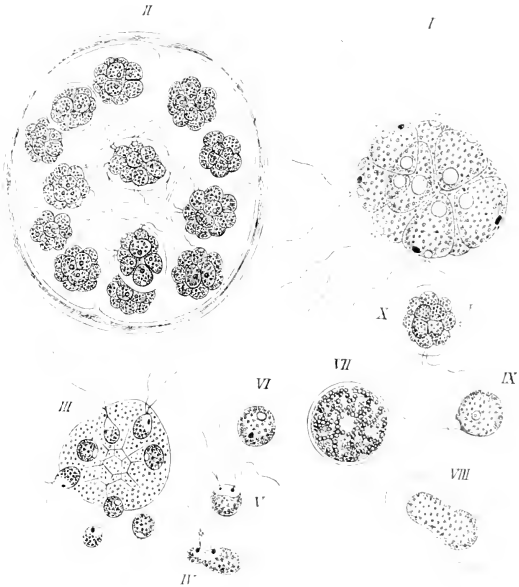
Bei den Einzelligen z. B. besteht der Zeugungskreis aus zahlreichen, unter Umständen nach Tausenden zählenden, einzellebenden Individuen. Der befruchtete Elementarorganismus vermehrt sich durch wiederholt eintretende Teilungen in Nachkommen, die der Befruchtung nicht bedürfen, bis ein Zeitpunkt eintritt, wo ein neuer Zeugungsakt zwischen den ungeschlechtlich entstandenen Generationen stattfindet.

Bei vielzelligen Organismen bleiben die Zellen, die aus dem befruchteten Ei durch Teilung ihren Ursprung nehmen, vereint, um einen Zellenstaat oder ein organisches Individuum höherer Ordnung zu bilden. Sie lassen sich von dem allgemeinen Gesichtspunkt aus, von dem wir hier die Sexualfrage behandeln, der Gesamtheit der Zellindividuen vergleichen, die aus dem Kopulationsprodukt zweier Einzelligen durch vielfach wiederholte Teilungen entstehen. In diesem Fall wird der Zeugungskreis wieder geschlossen, wenn die im vielzelligen Organismus entwickelten Geschlechtszellen sich im Befruchtungsprozeß vereinigen und wenn das vom Zellenstaat abgetrennte, befruchtete Ei zum Ausgangspunkt

für neue Generationen sich teilender Zellen wird, die wieder einen neuen Zellenstaat aufbauen. Die Zeugungskreise können hierbei ein sehr verschiedenes Bild darbieten und zuweilen eine sehr komplizierte Beschaffenheit annehmen.

Den einfachsten Fall bieten manche niedere, vielzellige Algen, wie die Volvocineen, Conjugaten usw. Durch wiederholte Teilung der befruchteten Zelle entsteht eine Zellenkolonie (Fig. 247). Nach einer bestimmten Lebensdauer werden alle Zellen zu Geschlechtszellen. Zum Zwecke der Zeugung löst sich der ganze durch Zellteilung entstandene Komplex wieder in seine einzelnen Bestandteile auf, welche zum Ausgang für neue Zeugungskreise dienen.

Fig. 247. Entwicklung von *Pandorina Morum*. Nach PRINGSHEIM, aus SACHS, Feineschwärmernde Familie; *II* eine solche in 16 Tochterfamilien geteilt; *III* eine geschlechtliche Familie, deren einzelne Zellen aus der verschleimten Hülle austreten; *IV* und *V* Paarung der Schwärmer; *VI* eine eben entstandene, *VII* eine ausgewachsene Zygote; *VIII* Umbildung des Inhaltes einer Zygote in eine große Schwärmzelle; *IX* dieselbe frei; *X* junge Familie aus der letzteren entstanden.



Die hier zur Geltung kommende Fähigkeit jeder Zelle, den ganzen vielzelligen Organismus wieder zu reproduzieren, hört auf wirksam zu werden, sowie der vielzellige Organismus einen irgendwie höheren Grad von Ausbildung erreicht. Dann sondert sich das aus einem befruchteten Ei abstammende Zellenmaterial, das sich durch Teilung ins Ungemessene vermehrt, in zwei Gruppen, 1. in Zellen, die zum Aufbau der Gewebe und Organe der Pflanze oder des Tieres dienen, und 2. in Zellen, die zur Zeugung bestimmt sind. Infolgedessen bleibt der Organismus, auch wenn er in die Zeit der Geschlechtsreife eingetreten ist, als solcher erhalten; er sondert nur die Geschlechtszellen von sich ab, um sich in neuen Zeugungskreisen zu vervielfältigen, bis er selbst durch Abnutzung

seiner Körperzellen oder durch irgendwelche andere Ursachen dem Untergang unterliegt (NUSSBAUM XI 1880, WEISMANN XI 1883, 1885).

In seiner reinsten Form ist ein streng geschlossener Zyklus nur bei den höheren Tieren anzutreffen, bei welchen eine Vervielfältigung der Individuen allein auf dem Wege der geschlechtlichen Zeugung möglich ist. In vielen Abteilungen des Tier- und Pflanzenreiches aber läuft neben der geschlechtlichen noch eine ungeschlechtliche Vermehrung einher. Außer den befruchtungsbedürftigen Zellen lösen sich vom Organismus noch einzelne, der Befruchtung nicht bedürftige Zellen (Sporen, Jungferneier) oder größere Gruppen von solchen ab (Knospen, Sprossen) und geben auf ungeschlechtlichem Wege durch fortgesetzte Teilung neuen Organismen den Ursprung (vegetative Vermehrung). Oder allgemein ausgedrückt, zwischen zwei Befruchtungsakte schieben sich zahlreiche Folgen von Zellteilungen ein, die aber nicht einem einzigen physiologischen Individuum höherer Ordnung angehören, sondern zahlreichen Individuen den Ursprung gegeben haben. Zwei Unterfälle sind hier wieder möglich:

In dem einen Fall ist der aus dem befruchteten Ei entstandene Organismus selbst nicht instande, Geschlechtszellen zu bilden; er vermehrt sich allein auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospen, durch Sporen oder parthenogenetische Eier. Erst diese oder noch entferntere, auch ungeschlechtlich erzeugte Nachkommen werden geschlechtsreif und erhalten die Fähigkeit zur Ei- und Samenbildung. Man bezeichnet einen solchen Zeugungskreis als einen regelmäßigen Generationswechsel (Hydroidpolypen, Trematoden, Cestoden, Parthenogenese der Aphiden, Daphniden usw.).

Im zweiten Fall vermehrt sich der aus dem befruchteten Ei entstandene Organismus sowohl durch Geschlechtszellen als auch auf ungeschlechtlichem Wege. Die Folge davon ist, daß bei derselben Tier- oder Pflanzenart die einzelnen Zeugungskreise ein verschiedenes Aussehen und einen verschiedenen Umfang gewinnen müssen. Zwischen der ersten und dem Eintritt der zweiten Befruchtung können entweder nur Zellfolgen liegen, welche einem einzigen Individuum angehören, wenn das befruchtete Ei von diesem abstammt, oder es schieben sich Zellfolgen dazwischen, welche sich auf mehrere, unter Umständen sehr zahlreiche Individuen verteilen, indem erst die Eier eines durch Knospung erzeugten Individuums wieder befruchtet werden. Infolgedessen gewinnt hier die Befruchtung den Charakter eines fakultativen, für die Erhaltung der Art nicht durchaus notwendigen Prozesses, wenigstens solange nicht der Beweis geführt ist, daß der vegetativen Vermehrung bestimmte Grenzen gesteckt sind. Ein solcher Beweis aber ist zurzeit für viele Pflanzen nicht zu führen, welche sich durch Reiser, Knollen usw. anscheinend ins Unbegrenzte vermehren lassen.

Wenn wir im Hinblick auf derartige Fälle und im Hinblick auf Experimente, die im elften Kapitel an geeigneter Stelle noch besprochen werden, auch zugeben müssen, daß der Lebensprozeß sich ohne den Akt der Befruchtung einfach durch fortgesetzte Selbstteilung der Zellen endlos fortsetzen kann, so werden wir auf der anderen Seite doch bei der weiten Verbreitung der Befruchtungseinrichtungen im ganzen Organismenreich schließen dürfen, daß es sich hier um fundamentale Fragen des Zellenlebens handelt. In letzter Hinsicht ist die Befruchtung ein

zelluläres Problem. Wenn wir jetzt zu seinem Studium übergehen, wollen wir es in zwei Abschnitte zerlegen, in die Morphologie und in die Physiologie des Befruchtungsprozesses, in welcher auch die Frage nach seiner Bedeutung ihre Besprechung finden wird.

### I. Die Morphologie des Befruchtungs- und Reduktionsprozesses von Ei- und Samenzelle.

Weit ausgedehnte Untersuchungen, die sich auf fast alle Klassen des Tierreichs, auf zahlreiche Pflanzen und niederste Organismen erstrecken, haben uns eine tiefgehende Übereinstimmung oft selbst in scheinbar unbedeutenden Einzelheiten der Befruchtungs- und Reitererscheinungen enthüllt. Daß die biologische Forschung hier im Begriff ist, ein großes allgemeines Naturgesetz zu enthüllen, wird ein kurzer Überblick über die wichtigsten Tatsachen, die man bei Tieren, Pflanzen und Protisten entdeckt hat, und die Verwertung dieser Tatsachen zu einigen allgemeinen Schlußfolgerungen lehren.

Das Studium des Befruchtungsprozesses wird durch die Wahl geeigneter Untersuchungsobjekte sehr wesentlich erleichtert. Unter den Tieren sind diejenigen am meisten zu empfehlen, bei denen die Geschlechter getrennt sind, bei denen ferner die reifen Eier klein und durchsichtig sind und vor der Befruchtung in das Wasser abgelegt werden, wo sie mit dem Samen der männlichen Tiere in Berührung kommen. Man kann daher leicht bei ihnen die sog. künstliche Befruchtung ausführen; man verschafft sich dadurch den großen Vorteil, daß man den Augenblick, wo Ei und Samenfaden zusammentreffen, und daher auch den Beginn der mikroskopischen Untersuchung bis auf die Minute genau bestimmen kann. Man bringt also in ein Gefäß reife, dem weiblichen Tiere entweder aus dem Eileiter oder dem Ovarium entnommene Eier, in ein zweites Gefäß reifen Samen eines Männchens und vermischt hierauf beide miteinander, wobei man je nach der Wahl des Objektes noch einige besondere Regeln zu beobachten hat. (Trockene Befruchtung bei Fischen, Zusatz von Wasser bei vielen anderen Tieren.) Sind die Eier sehr klein, so kann die Vermischung der Geschlechtsprodukte auf einem Objektträger in einem Tropfen Wasser vorgenommen und sofort die Beobachtung, nachdem das Präparat mit einem Deckgläschen bedeckt worden ist, bei starker Vergrößerung begonnen werden.

Die „künstliche Befruchtung“ bei Tieren hat zuerst der berühmte italienische Naturforscher, der Abt SPALLANZANI (1729—1799), ausgeführt und zur wissenschaftlichen Methode ausgebildet. Einem in Paarung begriffenen und darauf vom Männchen getrennten Froschweibchen entnahm er eine Anzahl Eier, betupfte sie einzeln mit dem Samen, den er aus den Samenblasen des Männchens entleert hatte, und brachte sie darauf in ein Gefäß mit Wasser. Er beobachtete an einem Teil der so künstlich befruchteten Eier nach einiger Zeit das Ausschlüpfen der Kaulquappen, während in Kontrollversuchen andere Eier, die nicht mit Samen in Berührung gekommen waren, unentwickelt geblieben waren. Um weiter zu ermitteln, was das befruchtende Prinzip im Samen sei, ob eine flüchtige Substanz, die *Aura seminalis*, wie früher meist angenommen wurde, oder die Flüssigkeit oder die geformten Körperchen, die Spermatozoen, variierte SPALLANZANI seine Experimente; er filtrierte den mit Wasser verdünnten Froschsamen durch Löschpapier und fand, daß die

filtrierte Flüssigkeit keine befruchtende Kraft mehr besitzt, während der Filtrerrückstand, wenn er auf frische Froscheier gebracht wird, sie zur Entwicklung veranlaßt.

Durch den Erfolg ermutigt, versuchte SPALLANZANI seine Methode auch bei Tieren, die ihre Jungen lebendig gebären, zur Anwendung zu bringen. Er hielt eine Hündin mehrere Wochen in einem Zimmer streng eingeschlossen, und als er Anzeichen der Brunst bei ihr wahrnahm, spritzte er ihr 19 Gran Samen eines Hundes in die Gebärmutter ein; sie wurde noch einige Wochen weiter in Haft gehalten, bis sie 62 Tage nach der künstlichen Befruchtung drei Junge warf.

Seit dem Aufblühen der entwicklungsgeschichtlichen Forschungen wird die künstliche Befruchtung vielfach geübt, teils zum genaueren Studium des Befruchtungsprozesses, teils um Untersuchungsmaterial für die Entwicklung dieser oder jener Tierart zu gewinnen. Auch für praktische Zwecke kommt sie in den Fischzuchtanstalten in Verwendung. Um die Sterilität bei Frauen zu beseitigen, haben in einigen Fällen Ärzte sich der Methode der künstlichen Befruchtung mit Erfolg bedient, so zuerst der berühmte englische Chirurg HUNTER, später der bekannte amerikanische Gynäkologe MARION SIMS und einige andere. Seit vielen Jahren hat der russische Naturforscher ELIE IWANOFF die künstliche Befruchtung bei Säugetieren zu einem besonderen Spezialstudium gemacht, geleitet von der Möglichkeit eines sich hierbei ergebenden Nutzens für die Zucht der Haussäugetiere.

Endlich ist die Methode der künstlichen Befruchtung von der größten Bedeutung für die Gewinnung tierischer und pflanzlicher Bastarde und für das wissenschaftliche Studium der Kreuzbefruchtung (Bastardierung) geworden. (Man vergleiche den späteren Abschnitt hierüber.)

## 1. Der Befruchtungs- und Reduktionsprozeß der Geschlechtszellen im Tierreich.

### A. Die Befruchtung des Eies.

Die klassischen Objekte für das Studium der Befruchtungsvorgänge sind die Eier der Echinodermen (HERTWIG VIII 1875—1878, FOL VIII 1877) und die Eier von *Ascaris megaloccephala* (VAN BENEDEN VIII 1883, 1887, BOVERI VIII 1887, 1888 usw.). Beide ergänzen sich gegenseitig, indem einzelne Phasen des Prozesses an dem einen Objekt leichter als an dem anderen haben festgestellt werden können und dementsprechende Aufklärung gebracht haben.

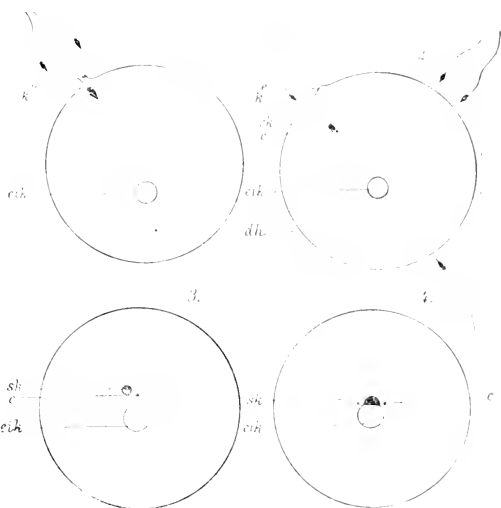
#### a) Echinodermeneier.

Bei den meisten Echinodermen werden die sehr kleinen, durchsichtigen Eier in völlig reifem Zustand in das Meerwasser abgelegt, nachdem sie bereits die Polzellen (s. S. 260), auf welche wir später noch einmal zurückkommen werden, gebildet und einen kleinen Eikern erhalten haben. Sie sind nur von einer weichen, für die Samenfäden leicht durchgängigen Gallerthülle umgeben (Fig. 249 A).

Die Samenfäden (Fig. 248) sind sehr klein und bestehen, wie es bei den meisten Tieren der Fall ist, 1. aus einem einer Spitzkugel ähnlich aussehenden Kopf *k*, 2. aus einem darauf folgenden Kügelchen, dem Mittelstück oder Hals *m*, und 3. aus einem feinen, kontraktilem Faden. Der Kopf enthält das Chromatin des Kerns, das Mittelstück umschließt

das Zentriol, der Faden ist umgewandeltes Protoplasma, einer Geißel vergleichbar.

Fig. 248. Schema über den Befruchtungsprozeß des Eies von *Toxopneustes*. Nach HERTWIG. 1 Das reife Ei im Moment der Befruchtung mit Eikern (*eik*) und Empfangnishügel. Am eingedrungenen Samenfaden ist der Kopf (*k*), das Mittelstück (*m*) und der Endfaden zu unterscheiden. 2—4 Drei Stadien in der Annäherung von Samen- und Eikern bis zur gegenseitigen Anlagerung. *sk* Samenkern. *eik* Eikern. *c* Zentriol. *dh* Dotterhaut. *e* Empfangnishügel.



Werden im Meerwasser die beiderlei Geschlechtsprodukte miteinander vermischt, so setzen sich sofort viele Samenfäden an die Gallert-hülle eines Eies an; von diesen befruchtet aber normalerweise nur ein einziger, und zwar derjenige, welcher sich zuerst durch die pendelnden Bewegungen seines Fadens der Eioberfläche genähert hat

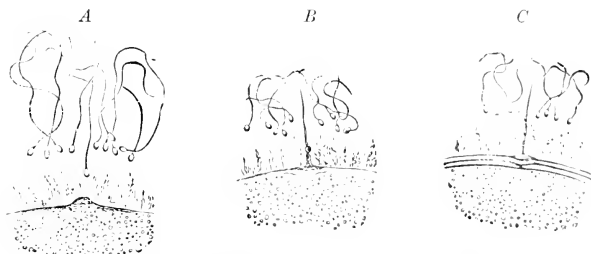


Fig. 249. *A, B, C* Kleinere Abschnitte von Eiern von *Asterias glacialis*. Nach FOL. Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In *A* beginnt sich eine Vorrangung gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In *B* sind Vorrangung und Samenfaden zusammengetroffen. In *C* ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Öffnung ausgebildet.

(Fig. 249 *A—C* und Fig. 248). Wo er mit der Spitze seines Kopfes an das Ei anstößt, erhebt sich das Protoplasma der Eirinde zu einem kleinen Höcker, dem Empfangnishügel (Fig. 248, 1 *e*). Hier bohrt sich der

Kopf, getrieben von den peitschenförmigen Bewegungen des Fadens, in das Ei hinein, welches in diesem Moment, angeregt von dem Reiz, eine feine Membran, die Dotterhaut, an seiner Oberfläche ausscheidet (Fig. 249 *C* und Fig. 248, 2 *dh*) und darauf, wahrscheinlich durch Kontraktion seines Inhalts, etwas Flüssigkeit aus dem Dotter auspreßt. Infolgedessen bildet sich, vom Empfängnishügel beginnend, ein allmählich größer werdender Zwischenraum zwischen Dotter und Dotterhaut aus. Das Eindringen eines weiteren Samenfadens ist hierdurch unmöglich gemacht.

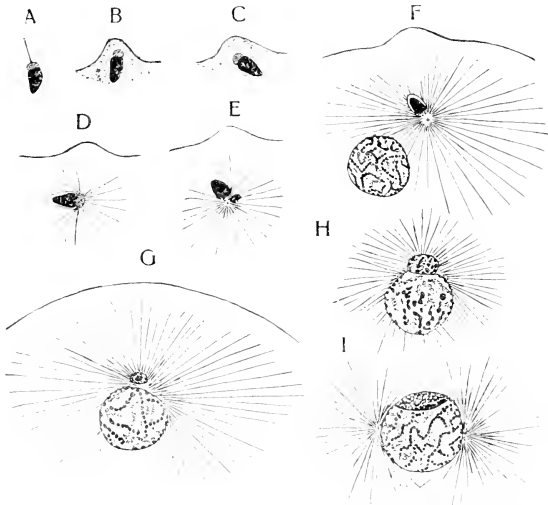


Fig. 250. Eintritt des Spermatozookopfes in das Ei eines Seeigels (*Toxopneustes*), sowie die Rotation und allmähliche Umwandlung desselben und die Vereinigung mit dem Eikern (nach WILSON und MATHEWS). In *B–F* ist die Eintrittsstelle als Empfängnishügel noch markiert, *B–E* Rotieren des Spermatozookopfes, *F* Trennung vom Mittelstück, *G–I* Vereinigung des kleineren Spermakerns mit dem weit umfangreicheren Eikern.

Der äußeren Kopulation der beiden Zellen schließen sich Vorgänge im Innern des Dotters an, welche als innerer Befruchtungsakt zusammengefaßt werden können.

Der Faden hört zu schlagen auf und entzieht sich bald der Wahrnehmung; der Kopf aber dringt langsam weiter in den Dotter hinein (Fig. 248, 2 *sk*) und schwillt dabei durch Aufnahme von Flüssigkeit (Fig. 250 und 248) zu einem kleinen Bläschen an, das man kurzweg als Samenkern bezeichnen kann. Denn sein wesentlicher Bestandteil ist das Chromatin des Samenfadenskopfes; daher läßt er sich denn auch in Karmin usw. intensiv färben. Unmittelbar vor dem Samenkern, an seiner nach der Eimitte zu gerichteten Seite (Fig. 248, 2 *c* und 250 *F*), ist noch ein viel kleineres Körperchen, welches sich schwer sichtbar machen läßt, nachgewiesen worden. Auf die Stelle, wo es im Ei liegt, wird die Aufmerksamkeit des Beobachters am meisten dadurch gelenkt, daß sich der



Dotter in radiären Bahnen anzuordnen beginnt und eine allmählich immer schärfer ausgeprägte und auf größere Entfernung hin ausgedehnte Strahlenfigur, einen Stern, bildet. Das Körperchen löst sich von dem Mittelstück des Samenfadens und dem Zentrosom der Spermatide ab. Es hat, wie von BOVERI zuerst klargestellt worden ist, beim Befruchtungsprozeß die Aufgabe zu erfüllen, die beiden Zentrosomen für die erste Teilspindel des Eies zu liefern.

Daß das Zentrosom bald nach der Befruchtung von der Oberfläche des Eies weiter entfernt ist als der Samenkern, erklärt sich daraus, daß unmittelbar, nachdem sich der Samenfaden mit seiner Spitze in die Eirinde eingebohrt hat, sich sein Kopf und Mittelstück zu drehen beginnen (Fig. 250); infolgedessen kommt das Mittelstück mit dem Spermazentrosom mehr nach dem Mittelpunkt des Eies zu liegen.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln (Fig. 248, 1—4 und Fig. 251). Ei- und Samenkern ziehen sich

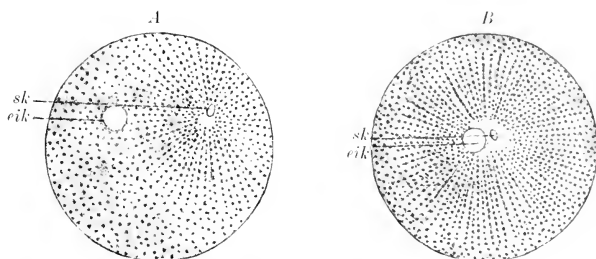


Fig. 251. *A* und *B* Befruchtete Eier eines Seeigels. O. HERTWIG, Entwicklungsgeschichte. *A* der Kopf des eingedrungenen Samenfadens hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (*sk*) umgewandelt und ist dem Eikern (*eik*) entgegengerückt. *B* der Samenkern (*sk*) und der Eikern (*eik*) sind nahe zusammengerückt und sind beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

gleichsam gegenseitig an und wandern mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter einander entgegen; der Samenkern (*sk*), dem seine Strahlung mit dem in ihm eingeschlossenen Zentrosom stets voranschreitet, verändert rascher seinen Ort, langsamer der größere Eikern (*eik*). Bald treffen sich beide in der Mitte des Eies und werden hier zunächst von einem körnchenfreien Protoplasmahof und nach außen von diesem von einer gemeinsamen Strahlung eingeschlossen (Sommenstadium und Aureola von Fol.).

Im Laufe von 20 Minuten verschmelzen darauf Ei- und Samenkern untereinander zum einfachen Keim- oder Furchungskern (Fig. 248 4 und 250 *H* und *I*); erst legen sie sich dicht aneinander, platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab und verlieren dann ihre Abgrenzung gegeneinander unter Bildung eines gemeinsamen Kernraumes. In diesem ist die vom Samenfaden abstammende Substanz als eine abgesonderte, körnige, in Farbstoffen sich lebhaft imbibierende Chromatinmasse noch längere Zeit zu erkennen.

#### b) *Ascaris megalocephala*.

Einen weiteren Einblick in den Befruchtungsvorgang liefert uns das Ei von *Ascaris megalocephala*. Hier dringt schon vor der Bildung

der Polzellen, welche uns im nächsten Abschnitt beschäftigen wird, der Samenkörper in das Ei ein und kommt schließlich in seine Mitte zu liegen

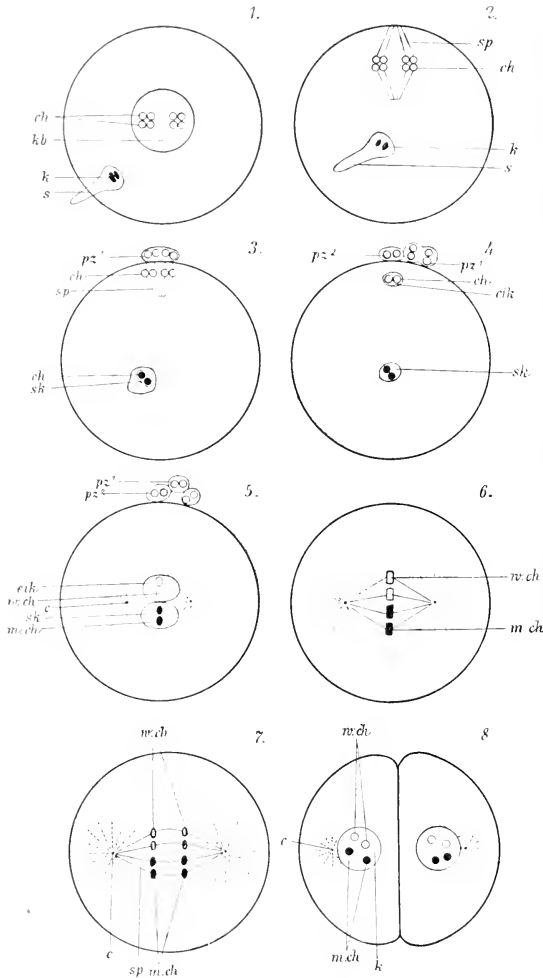


Fig. 252. 8 Stadien vom Befruchtungsprozeß, der Bildung der Polzellen und der ersten Teilung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Nach O. HERTWIG.

1. Keimbläschen (*kb*) mit 2 Vierergruppen (Tetraden) von Chromosomen (*ch*), die zur Unterscheidung von den Chromosomen väterlicher Herkunft als helle Kreise gezeichnet sind. Samenkörper *s* mit zwei schwarz gezeichneten Chromosomen.

2. Erste Richtungsspindel (*sp*) mit 2 Vierergruppen (*ch*), *s* Samenkörper mit 2 Chromosomen.

3. Bildung der ersten Polzelle (*pz*<sup>1</sup>) und Entfernung von 2 Chromosomen jeder Vierergruppe. Aus dem Samenkörper entsteht der Samenkern (*sk*).

4. Bildung der zweiten Polzelle (*pz*<sup>2</sup>) und des Eikerns (*eik*), der von jeder Dyade der zweiten Polspindel je ein Chromosom (*ch*) erhält.

5. Annäherung von Ei- und Samenkern (*eik*, *sk*), deren Chromosomen zur Unterscheidung als helle und schwarze Kreise (*w.ch* und *m.ch*) dargestellt sind, *c* Zentrosom.

6. Befruchtetes Ei mit erster Teilspindel, deren vier

Chromosomen zur Hälfte (*w.ch*) vom Eikern, zur anderen Hälfte (*m.ch*) vom Samenkern abstammen.

7. Die mütterlichen (*w.ch*) und die väterlichen Chromosomen von 6. haben sich der Länge nach gespalten und sind in zwei Gruppen von Tochterchromosomen auseinander gewichen. *sp* Spindel, *c* Zentrosom.

8. Die beiden Teilhälften des Eies enthalten Tochterkerne, deren vier Chromosomen zur Hälfte vom Eikern (*w.ch*), zur Hälfte vom Samenkern (*m.ch*) abstammen.

(Fig. 252 und 256), während das Keimbläschen sich in die Polspindel umwandelt, an die Oberfläche des Dotters emporsteigt und mehreren Polzellen den Ursprung gibt. Aus der Kernsubstanz des eingedrungenen Samenkörpers sowie aus der Hälfte der zweiten Polspindel (Fig. 252, 4) entwickeln sich zwei bläschenförmige Kerne, der Samen- und der Eikern (Fig. 252, 5). Beide wandern alsdann aufeinander zu, wobei in diesem Fall, umgekehrt wie bei den Echinodermen, der zentral gelegene Kern der männliche, der von der Oberfläche ihm entgegendringende der weibliche ist; beide sind annähernd von gleicher Größe, beide legen sich dicht zusammen, bleiben aber eine Zeitlang getrennt, indem sie in ein kurzes Ruhestadium eintreten. Auch wenn sie sich später zur ersten Teilspindel vorbereiten, erfolgt noch keine Verschmelzung. Infolgedessen und wegen des weiteren Umstandes, daß bei *Ascaris megaloccephala* sich während der Kernteilung nur wenige, beträchtlich große und daher leicht zu zählende Chromosomen anlegen, war VAN BENEDEN in der Lage, unseren Einblick in den Befruchtungsvorgang durch folgende fundamentale Entdeckung zu vervollständigen:

Bei der Vorbereitung zur ersten Teilspindel wandelt sich das Chromatin im Ei- und Samenkern, während sie noch voneinander getrennt sind, in einen feinen Faden um, der sich in mehreren Windungen im Kernraum ausbreitet. Jeder Faden wird darauf in zwei gleich große Chromosomen abgeteilt. Zu beiden Seiten des Kernpaares treten zwei Zentrosomen (Fig. 252, 5 c und 256 V) auf, deren Herkunft zu beobachten an diesem Objekt noch nicht geglückt ist. Jetzt verlieren die beiden bläschenförmigen Kerne ihre Abgrenzung gegen den umgebenden Dotter.

Zwischen beiden Zentrosomen (Fig. 252, 6 und 256 VI), die von einem anfangs schwachen, später deutlich werdenden Strahlensystem umgeben werden, bilden sich Spindelfasern aus und ordnen sich die durch die Auflösung der zwei Kernblasen frei gewordenen vier Chromosomen so an, daß sie der Mitte der Spindel von außen aufliegen.

Beim Ei vom Pferdespulwurm erfolgt also die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne, welche die Befruchtung abschließt, erst bei der Umbildung zur ersten Teilspindel, zu welcher sie gleich viel beitragen. Der von VAN BENEDEN festgestellte, wichtige Fundamentalsatz heißt daher: Die Chromosomen der ersten Teilspindel stammen zur einen Hälfte vom Eikern (die hellen Kügelchen in Fig. 252, 5 und 6), zur anderen Hälfte vom Samenkern (die schwarzen Kügelchen) ab; sie können als väterliche und mütterliche unterschieden werden. Da nun auch hier, wie sonst bei der Kernteilung, die vier Chromosomen sich der Länge nach spalten und dann nach den zwei Zentrosomen zu auseinanderweichen (Fig. 252, 7), bilden sich zwei Gruppen von vier Tochtersehleifen, von denen zwei väterlicher und zwei mütterlicher Herkunft sind. Jede Gruppe wandelt sich dann in den ruhenden Kern der Tochterzelle um (Fig. 252, 8). Damit ist der unumstößliche Beweis geführt, daß jedem Tochterkern in jeder Eihälfte, die durch den ersten Furchungsprozeß entsteht, genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird.

Was für *Ascaris* sichergestellt ist, darf auch als gültig für alle übrigen Tiere betrachtet werden, bei denen der Nachweis schwieriger, zuweilen überhaupt nicht zu führen ist.

Und noch ein anderes, außerordentlich wichtiges Verhältnis ist bei *Ascaris megalcephala* so leicht und so deutlich, wie sonst nirgendwo im Tierreich, zu erkennen und daher von VAN BENEDEN auch hier zum erstenmal entdeckt worden, nämlich eine höchst bedeutsame Abweichung vom früher (S. 234) besprochenen Zahlengesetz der Chromosomen. Bei *Ascaris bivalens* ist die Zahl der Mutterchromosomen in den Urkeimzellen ausnahmslos vier; im Ei- und Samenkern dagegen sind stets nur zwei ausgebildet (Fig. 252, 5 und 256 V), mit anderen Worten: ihre Zahl ist auf die Hälfte der für die betreffende Tierart charakteristischen Zahl herabgesetzt oder reduziert. Bei *Ascaris megalcephala univalens* findet sich mithin in den Geschlechtskernen nur ein einziges Chromosom, was ja die denkbar niedrigste Zahl ist. Aus der früher aufgestellten Tabelle, welche das Zahlengesetz der Chromosomen für eine Reihe von Tieren nachweist, läßt sich dem oben Gesagten zufolge die für Ei- und Samenkern gültige Chromosomenzahl leicht dadurch ermitteln, daß wir die für die Karyokinese der Körperzellen ermittelte Zahl durch den Faktor Zwei dividieren. Wir erhalten so das Zahlengesetz für die Geschlechtskerne.

Zwei Fragen werden sich hier einem jeden unwillkürlich aufdrängen, erstens die Frage, in welcher Weise die Zahl der Chromosomen in den Geschlechtszellen auf die Hälfte der für jede Tierart typischen Zahl reduziert worden ist, und zweitens die Frage, zu welchem Zweck und aus welchem Grunde die Reduktion stattgefunden hat. Auf beide Fragen sind wir, gestützt auf zahlreiche vortreffliche Untersuchungen verschiedener Forscher, imstande, eine im ganzen befriedigende Antwort zu geben durch ein genaueres Studium von Erscheinungen, die O. HERTWIG als den Reifeprozess der Geschlechtszellen zusammengefaßt hat.

### B. Der Reifeprozess von Ei- und Samenzelle.

Zum Studium auch dieser Verhältnisse ist *Ascaris megalcephala* wie kaum ein zweites Objekt aus den verschiedensten Gründen, besonders aber deswegen geeignet, weil sich bei ihm ein Vergleich der Ei- und Samenzellen leicht bis ins feinste Detail ausführen läßt.

Bei den Nematoden stellen nämlich die Geschlechtsorgane lange Röhren dar, in deren blindem Ende sich die jüngsten Keimzellen finden und sich von dieser Stelle an bis zum Ausführungsgang allmählich zu reifen Geschlechtsprodukten umwandeln derart, daß alle einzelnen Entwicklungsstadien der Reihe nach aufeinanderfolgen. Zweckmäßigerweise unterscheidet man sowohl in der Hoden- wie in der Eierstocksröhre drei Hauptabschnitte, eine Keimzone, eine Wachstums- und eine Reifezone.

In der Keimzone sind beim Hoden die außerordentlich kleinen Ursamenzellen (Spermatogonien, LA VALETTE), beim Eierstock die Ur-eier (Ovogonien, BOYER) eingeschlossen: beide sind einander zum Verwechseln ähnlich. Bei ihrer sehr lebhaften Vermehrung entstehen während der Karyokinese aus den Kernen stets vier Mutterchromosomen, wenn es sich um *Ascaris megalcephala bivalens* handelt, und diese zerfallen dann in zwei Gruppen von vier Tochtersegmenten, die sich auf die Tochterzellen verteilen. Die Zahl der Chromosomen ist also hier noch genau die gleiche wie bei der befruchteten, in Teilung begriffenen Eizelle.

Beim Übertritt in die Wachstumszone oder in den zweiten Abschnitt der Geschlechtsröhre hören beiderlei Geschlechtszellen auf, sich weiter zu vermehren, wachsen dagegen, namentlich die Eier, durch Sub-

stanzaufnahme zu beträchtlicher Größe heran, erhalten einen sehr anschaulichen, bläschenförmigen Kern und können jetzt als Ei- und Samennutterzellen — Oocyten (BOVERI) und Spermatoocyten (LA VALETTE) — bezeichnet werden.

Nach diesem Ruhestadium, das längere Zeit währt, gelangen die Eimutterzellen oder Oocyten, die durch reichliche Dotteransammlung ihre definitive Größe erreicht haben, und ebenso die Spermatoocyten, welche an Größe hinter den Eiern erheblich zurückgeblieben sind, in den dritten Abschnitt, die Reife- oder Teilzone; hier machen ihre Kerne die so charakteristischen und wichtigen beiden Reifeteilungen durch. Die Vorbereitung dazu hat schon in der Wachstumszone begonnen.

#### a) Spermatogenese.

In der Spermatogenese tritt ein Stadium ein, in welchem sich aus der chromatischen Substanz, die zuvor im Kernnetz verteilt war, acht lange, gekrümmte Kernfäden hervorbilden, während der Nucleolus in einzelne Stückchen zerfällt und ein Zentrosom an der Außenfläche der Kernmembran wahrnehmbar wird (Fig. 253 I und II). Die Kernfäden

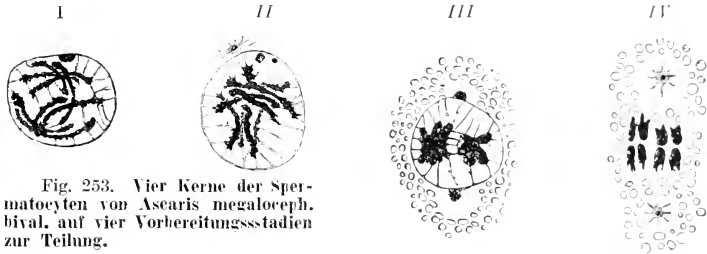


Fig. 253. Vier Kerne der Spermatoocyten von *Ascaris megalcephala*, auf vier Vorbereitungsstadien zur Teilung.

liegen häufig zu einem Paar verbunden parallel dicht beieinander, nur durch einen feinen Spalt getrennt, und legen die Deutung nahe, daß sie durch Längsspaltung aus einem Mutterfaden entstanden sind, eine Deutung, die nach allem, was wir von anderen Objekten erfahren haben, als richtig angenommen werden muß. Je zwei Paare von Tochterfäden bilden zusammen eine regelmäÙige Gruppe, in welcher das eine Paar das andere in seiner Mitte kreuzt, durch Linien mit ihm fest verbunden ist und eine Figur gibt, welche einer achtarmigen Ophiure oder einem Seestern verglichen werden kann. Feine Linienfäden spannen sich nach allen Richtungen zwischen den beiden Gruppen und von diesen zur Kernmembran aus. Während hierauf die Teilstücke des Nucleolus ganz schwinden, das Zentrosom sich teilt und die Tochterzentrosomen nach entgegengesetzten Punkten des bläschenförmigen Kerns auseinanderücken (Fig. 253 III und 255, 1), beginnen sich die Kernfäden stark zu verkürzen, dicker zu werden und sich in jeder Gruppe dichter aneinander zu legen. So entstehen die Vierergruppen oder Tetraden von Chromosomen, welche für die Geschlechtszellen der verschiedensten Tierarten so überaus charakteristisch sind.

Wenn jetzt die Metaphase beginnt, löst sich die Kernmembran auf (Fig. 253 IV und Fig. 255, 2); eine Spindel entsteht zwischen den beiden

Zentrosomen; in ihre Mitte kommen die zwei Vierergruppen zu liegen und nehmen hier eine solche Stellung ein, daß zwei Chromosomen nach dem einen Zentrosom, zwei nach dem anderen gekehrt sind; dann weichen die entgegengesetzten Chromosomen, die sich mittlerweile noch mehr verkürzt und u-förmig zusammengekrümmt haben, nach den zwei Polen auseinander und können als Dyaden bezeichnet werden (Fig. 254 I und Fig. 255, 3). Die Spermatoocyte zerfällt hierauf durch Einschnürung in zwei gleich große Tochterzellen, die Präspmatiden (WALDEYER) (Fig. 254 II und Fig. 255, 4). Während aber noch die Durchschnürung im Gange ist, beginnen schon die Veränderungen, die zur zweiten Teilung führen. Jedes Zentrosom spaltet sich in zwei Hälften, welche, von ihren besonderen Sphären umgeben, parallel zur ersten Teilungsebene nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderrücken. Die durch Zerlegung der Tetraden herrührenden Dyaden ordnen sich, nachdem die Durchschnürung der Mutterzelle beendet ist, sofort mit Überspringung des bläschenförmigen Ruhezustandes zu einer zweiten Kernteilungsfigur an (Fig. 254 III und Fig. 255, 5). In der Mitte einer neugebildeten Spindel

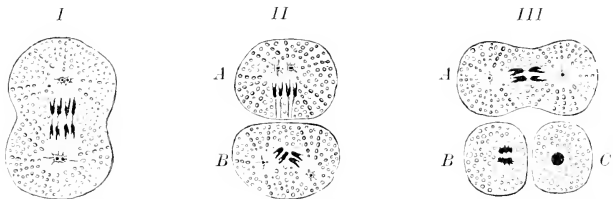


Fig. 254. Die Entstehung von vier Samenzellen aus einer Samenmutterzelle von *Ascaris megalcephala bivalens*. I Teilung der Spermatoocyte in zwei Präspmatiden. II Die beiden Präspmatiden (A und B) bereiten sich gleich nach der ersten Teilung zu einer zweiten Teilung vor. III Die Präspmatide A teilt sich in zwei Samenzellen (Spermatiden) B und C. Diese werden zu Samenkörpern oder Spermatozoen.

sind die Chromosomen der beiden Dyaden nach entgegengesetzten Polen gerichtet. Darauf trennen sie sich und weichen auseinander, worauf die zweite Einschnürung beginnt (Fig. 254 III A und Fig. 255, 6). Die Präspmatide ist in zwei Spermatiden (Fig. 254 III B und C) zerlegt worden, welche sich weiterhin in die reifen Samenkörper umwandeln.

Durch den zweimaligen Akt der Reifeteilung sind somit 4 Enkelzellen (Fig. 255, 7 und 8) aus der Samenmutterzelle (Fig. 255, 1) hervorgegangen. Dabei sind die im Kern der letzteren vorbereiteten 8 Chromosomen, die in zwei Vierergruppen zusammengruppiert waren, so verteilt worden, daß jede Enkelzelle nur ihrer 2 erhält, und zwar ein Element von jeder Vierergruppe. Durch die erste Reifeteilung ist die Kernsubstanz der Mutterzelle wie normalerweise halbiert, dann aber gleich durch die zweite Reifeteilung geviertelt worden. Denn während der zwei Reifeteilungen hat ja — und hierauf beruht das Charakteristische derselben — eine Vermehrung der Kernsubstanz und eine Zunahme der Chromosomen auf dem Wege der Längsspaltung nicht stattgefunden. Infolgedessen ist am Schluß des Reifeprozesses sowohl die Zahl der Chromosomen als auch die Masse des Chromatins auf die Hälfte der für jede Tochterzelle typischen Zahl und Masse herabgesetzt oder reduziert worden.

Wenn wir diese Prozesse mit dem Verlauf einer gewöhnlichen Mitose vergleichen, so sind drei unterscheidende Merkmale hervorzuheben. Anstatt 4 chromatische Fäden, wie im Kern einer Körper- oder einer Embryonalzelle, sind hier 8 aus dem Chromatinnetz hervorgegangen. Die

Fig. 255. Schema der Spermatogenese von *Ascaris megaloc. bivalens*. Nach O. HERTWIG.

Entwicklung der Samenkörper aus der Samenmutterzelle (Spermatocyte).

1. Samenmutterzelle mit zwei Vierergruppen (*ch*) (Tetraden) im Kern (*k*), *c* Zentrosom mit Strahlung.

2. Dieselbe im Teilstadium mit Spindel (*sp*) und zwei Vierergruppen (*ch*).

3. Spindel eines nächstfolgenden Stadiums, auf dem sich jede Tetrade in zwei Chromosomenpaare (Dyaden) gesondert hat.

4. Zwei aus Teilung der Samenmutterzelle entstandene Tochterzellen (*tz*), Prä-spermatiden WALDEYERS, von denen jede die halbe Spindel mit zwei Chromosomenpaaren (Dyaden) (*ch*) einschließt. Das Zentrosom hat sich wieder in zwei Tochterchromosomen geteilt, zwischen denen sich eine neue kleine Spindel anlegt.

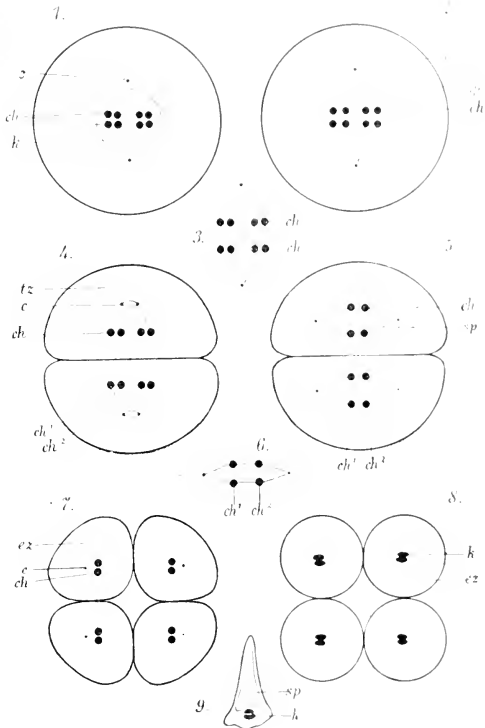
5. Die neue Spindel (*sp*) in jeder Prä-spermatide hat sich vergrößert und in ihrer Mitte die beiden Chromosomenpaare (*ch*<sup>1</sup> und *ch*<sup>2</sup>) aufgenommen.

6. An der Spindel haben sich die Chromosomen (*ch*<sup>1</sup> und *ch*<sup>2</sup>) eines jeden Paares voneinander getrennt und den beiden Spindelpolen genähert.

7. Die beiden Prä-spermatiden haben sich in vier Einzelzellen (*ez*) der Spermatocyte oder in die vier Spermatiden geteilt. Von diesen birgt jede nur zwei Chromosomen [ein Element von jeder Vierergruppe der Fig. 1 und ein Zentrosom (*c*)].

8. Die zwei Chromosomen der Spermatiden (*ez*) platten sich aneinander ab und bilden schließlich einen kleinen kompakten, kugligen Kern (*k*).

9. Jede Spermatide wandelt sich in einen Samenkörper (*sp*) von der Form einer Spitzkugel um (*k* = Kern).



Verdoppelung der Zahl erklärt sich aus einer sehr früh eingetretenen Längsspaltung, die sich hier früh vor der Prophase vollzogen hat, während sie sonst erst in der Metaphase erfolgt; wir haben es schon mit Tochterchromosomen zu tun, deren Zusammengehörigkeit sich in ihrer paarweisen Anordnung zu erkennen gibt.

Das zweite Merkmal ist die Zusammenordnung der Chromosomen zu Vierergruppen, eine Anordnung, die für den weiteren Verlauf der nachfolgenden zwei Reifeteilungen offenbar von Wichtigkeit ist. Mit Recht betrachtet sie BOVERI als die mechanische Voraussetzung für die richtige Verteilung der Chromosomen auf die Tochterzellen und findet hierin ihre genügende Erklärung. Er meint, daß, wenn von einer Anzahl Chromosomen, die sich nicht in Tochterchromosomen spalten, die eine Hälfte an den einen, die andere an den anderen Pol befördert werden soll, dann müßten sie den normalen mitotischen Vorgang sozusagen simulieren, sie müßten sich paarweise zu einer körperlichen Einheit verbinden, welche von dem Spindelapparat wie ein typisches Chromosom, bzw. wie zwei in Bildung begriffene Schwisterelemente, behandelt werden.

Die dritte und wichtigste Eigentümlichkeit endlich ist darin zu suchen, daß Chromosomen einer vorausgegangenen Teilung noch einmal auf zwei Zellen verteilt werden, ohne sich zuvor durch Wachstum zu Mutterchromosomen ausgebildet und der Länge nach in Tochterelemente gespalten zu haben. Nach der verschiedenen Rolle, welche in dieser Hinsicht die Chromosomen bei der Karyokinese spielen, hat WEISMANN eine Äquationsteilung und eine Reduktionsteilung unterschieden.

Bei der Äquationsteilung wird, wie bei der gewöhnlichen Karyokinese, jedes Chromosom der Länge nach gespalten und die Spalthälften werden auf die Tochterzellen verteilt. Mit ROUX kann man in der Längsspaltung des Fadens einen Mechanismus erblicken, das Chromatin, wie schon auf S. 239 besprochen wurde, nach Masse und nach Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten gleich zu teilen. Machen wir die Annahme, daß das Mutterchromosom aus einer einfachen Reihe qualitativ verschiedener Mutterkörner besteht, so würden diese bei der Längsspaltung halbiert und in derselben Zahl und Reihenfolge den Tochterzellen zugeteilt werden.

Bei der Reduktionsteilung dagegen werden die Chromosomen, ohne sich durch Wachstum vergrößert und der Länge nach gespalten zu haben, noch einmal in zwei gleiche Gruppen verteilt. Infolgedessen erhalten die Tochterzellen nur die Hälfte der Chromatinmasse und die halbe Zahl der für den Kern nach dem Zahlengesetz typischen Chromosomenzahl.

#### b) Ovogenese.

In wesentlich derselben Weise vollzieht sich eine Reduktionsteilung während der Reifung des Eies von *Ascaris megalocephala*. Der Samennutterzelle (Spermatocyte) entspricht das unreife Ei oder die Eimutterzelle (Oocyte). Auch hier entstehen im Keimbläschen 8 in zwei Vierergruppen angeordnete Chromosomen (Fig. 252, 1 und 256 I). Nach Auflösung der Kernmembran bildet sich eine Spindel, deren Mitte sich die beiden Vierergruppen anlagern. Von hier an tritt zwischen Spermatogenese (Fig. 255) und Ovogenese (Fig. 252, 256) eine Abweichung ein. Während bei jener die Kernfigur eine zentrale Lage in der Zelle beibehält, steigt sie bei dieser allmählich an die Oberfläche des Dotters empor und beteiligt sich an der Bildung der sogenannten Polzellen, die für das reife Ei charakteristisch sind und schon auf S. 260 als Beispiel für den Prozeß der Zellenknospung ihre Beschreibung gefunden haben. Die Bildung der ersten Polzelle (Fig. 252, 3 und 256 III) entspricht der Teilung der Samennutterzelle in die beiden Prä-spermatiden. In beiden Fällen werden die in den zwei Vierergruppen vereinigten Chromosomen auf die Teilprodukte der Zellknospung so verteilt, daß die Eitochter-



zelle auf die erste Polzelle zwei Paar von Chromosomen oder zwei Dyaden erhält. Auch bei der Oogenese folgt mit Überspringung des Ruhestadiums gleich eine zweite Teilung (Fig. 256 *II'*). Aus dem Material der in der Eitochterzelle zurückgebliebenen halben Spindel bildet sich direkt eine zweite volle Spindel aus mit 4 nun paarweise verbundenen Chromosomen oder mit 2 Dyaden. Aus der zweiten Knospung entsteht die zweite Polzelle und das reife Ei (Fig. 252, 4); ein jedes Teilprodukt birgt jetzt nur 2 einzelne Chromosomen, also nur den vierten Teil der im Keimbläschen vorbereiteten Elemente oder nur ein einziges Element von jeder Vierergruppe.

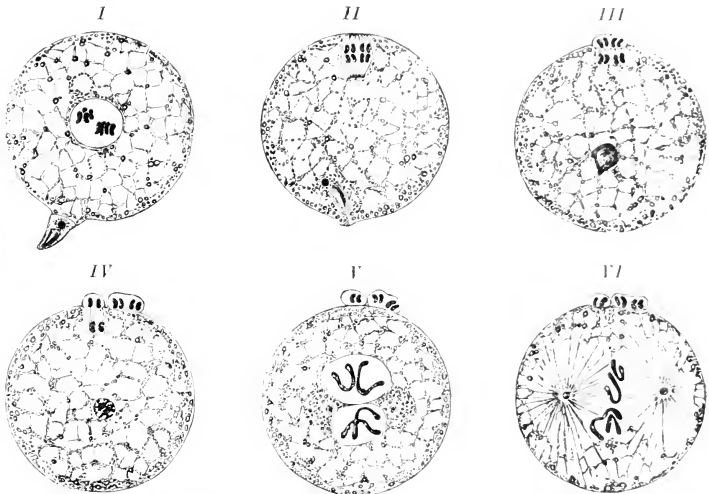


Fig. 256. Die Bildung der Polzellen und die Befruchtung des Eies von *Ascaris megalocephala bivalens*. *I* Ei mit Keimbläschen und einem seiner Oberfläche aufsitzenen Samenkörper. *II* Ei, bei welchem sich aus dem Keimbläschen die erste Polspindel gebildet hat und der Samenkörper in die Oberfläche des Dotters eingedrungen ist. *III* Ei, bei welchem sich die erste Polzelle gebildet hat. *IV* Ei, bei welchem sich die zweite Polzelle abgeschnürt hat und der Samenkörper bis in die Mitte des Dotters gewandert ist. *V* Ei mit zwei Polzellen, mit Eikern und Samenkern, in welchem sich das Chromatin in je zwei Kernsegmenten angeordnet hat. *VI* Ei, in welchem sich die Kernspindel mit vier Kernsegmenten ausgebildet hat, von welchen zwei vom Eikern, zwei vom Samenkern abstammen.

Bei manchen Tieren (Hirudineen, Mollusken usw.) teilt sich gleichzeitig auch die erste Polzelle noch einmal. Wäre dies bei *Ascaris megalocephala* der Fall, so würden auch aus der Ooocyte, wie es bei der Spermatocyte geschieht, 4 Zellen entstanden sein: das reife Ei (Fig. 257 *ei*<sup>3</sup>) und die 3 Polzellen (*pz*<sup>2 3 4</sup>), von denen eine jede wie das Ei mit 2 einzelnen Chromosomen ausgestattet ist. Es gleichen daher, abgesehen davon, daß die Teilprodukte infolge der Knospung bei der Eireife von so ungleicher Größe sind, die Vorgänge bei der Oogenese und Spermatogenese einander so vollständig, daß durch sie Licht auf die Bedeutung der Polzellen geworfen wird und sich mit Sicherheit folgende Theorie begründen läßt:

Die Polzellen sind Abortiveier; sie entstehen durch einen letzten Teilungsprozeß aus der Eimutterzelle (Ovocytt) in derselben Weise wie die Samenzellen aus der Samenmutterzelle (Spermatocytt). Während alle Teilprodukte der letzteren, von wenigen Ausnahmen im Tierreich abgesehen (vgl. S. 305), als befruchtungsfähige Samenkörper Verwendung finden, entwickelt sich von den vier Teilprodukten der Ovocytt eins zum Ei, indem es sich der ganzen Dottermasse bemächtigt auf Kosten der übrigen, die sich in rudimentärer Gestalt als Polzellen erhalten.

Um die wichtigen und interessanten Beziehungen zwischen Ei- und Samenbildung in übersichtlicher Weise zum Ausdruck zu bringen, ist eine graphische Darstellung geeignet, welche BOVERI angewandt hat und welche wir hier mit geringfügigen Modifikationen wiedergeben.

Man sieht in Fig. 257 in Form von zwei Stammbäumen die Zellen-

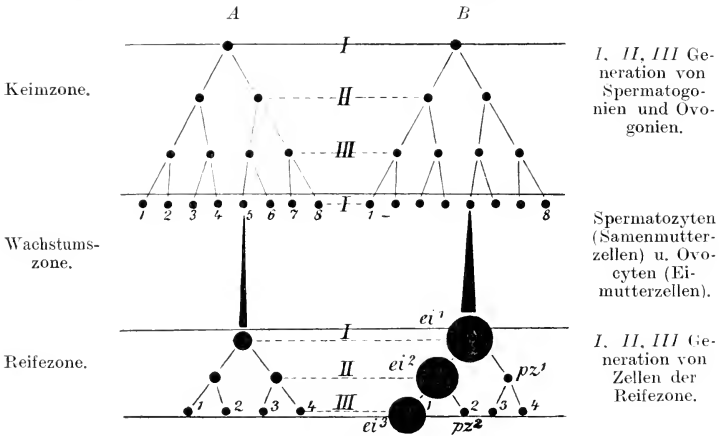


Fig. 257. Stammbaum der Zellgenerationen, welche bei der Samenbildung (A) und bei der Eibildung (B) aufeinander folgen, abgeändert nach BOVERI.  $ei^1$  unreifes Ei (Eimutterzelle, Ovocytt erster Ordnung) teilt sich in  $ei^2$ , Ovocytt zweiter Ordnung, und  $pz^1$  erste Polzelle. Erstere teilt sich wieder in reifes Ei und  $pz^2$  zweite Polzelle, die erste Polzelle ( $pz^1$ ) kann ebenfalls noch eine weitere Generation (3 und 4) hervorbringen.

generationen dargestellt, welche einerseits bei der Samenbildung (A) andererseits bei der Eibildung (B) auseinander hervorgehen. In der Keimzone sind aus der mit der Zahl I bezeichneten Ursamenzelle A, der Spermatozyten, und dem Urei B, der Ovogonie, durch rasche sich folgende Teilungen eine zweite (II) und eine dritte Generation (III) entstanden. Durch abermalige Vermehrung der letzteren haben je 8 Zellen ihren Ursprung genommen, welche in bezug auf ihr Vermehrungsvermögen in ein Ruhestadium von längerer Dauer eingetreten sind und daher von jetzt ab mit einem besonderen Namen als Samen- und als Eimutterzellen (Spermatocytt und Ovocytt) bezeichnet werden. Im Ruhestadium (Wachstumszone) beginnen besonders die Eimutterzellen durch beträchtliche Aufnahme von Dottermaterial sich sehr ansehnlich zu vergrößern, was in dem Schema A und B nur für eine der 8 Zellen je durch eine vertikale, von oben nach unten allmählich dicker werdende Linie graphisch dar-

gestellt ist. Die so veränderten Samen- und Eimutterzellen (*I*) treten hierauf in das Reifestadium ein in welchem sie wieder ihr Teilungsvermögen betätigen und zwei neue Generationen von Zellen (*II* und *III*) hervorbringen. Die letzte Generation sind hier 4 Samenzellen oder Spermatiden, welche sich weiterhin direkt in die Spermatozoen umwandeln; dort sind es die 3 Polzellen (2, 3, 4) und ein reifes Ei (*ei*<sup>3</sup>).

### c) Theoretische Betrachtungen.

Um die zweite der auf S. 286 aufgeworfenen Fragen zu beantworten, aus welchem Grunde und zu welchem Zweck eine Reduktion des Chromatins überhaupt stattfinden muß, ist es nötig, sich von dem eigentlichen Wesen des Befruchtungsprozesses eine vorläufige Vorstellung zu bilden. Wir müssen von den Erscheinungen ausgehen, mit welchen wir auf den vorhergehenden Seiten bekannt geworden sind, und müssen bei den Lehren, die sie uns geben, zugleich berücksichtigen, was aus dem Produkt der Befruchtung wird und welche Eigenschaften es uns darbietet. In der ersten Beziehung kann es nun keine Frage sein, daß bei der Befruchtung eine Vereinigung von zwei Zellorganismen stattfindet. Hierbei ist die wichtigste Erscheinung, die am meisten in den Vordergrund tritt, und auf die O. HERTWIG auch bei seiner Entdeckung des Verlaufes des Befruchtungsprozesses gleich das Hauptgewicht gelegt hat, die Vereinigung zweier Kerne, die von der Ei- und Samenzelle zweier geschlechtlich differenzierter Organismen abstammen, eines Ei- und eines Samenkerns. Und hierbei ist wieder die auffälligste und offenbar wichtigste Tatsache die Vereinigung zweier Chromatinmassen, die in äquivalenten Mengen im Ei- und Samenkern enthalten sind.

Diese Tatsachen sind die sichere morphologische Grundlage des Befruchtungsprozesses. Ziehen wir nun ferner in Betracht, was aus dem Verschmelzungsprodukt von Ei- und Samenzelle im Laufe der weiteren Entwicklung hervorgeht, so lehrt die Erfahrung, daß der geschlechtlich erzeugte Organismus Eigenschaften seiner beiden Erzeuger in sich vereinigt. Am deutlichsten tritt dies bei der Bastardzeugung zutage, bei der geschlechtlichen Vereinigung zweier Individuen, die verschiedenen, wenn auch nahe verwandten Tier- und Pflanzenspecies angehören. Denn dann vereinigt der Bastard Eigenschaften zweier Species in eigentümlicher Kombination in sich und ist so gleichsam eine neue Mischspecies zwischen beiden Elternarten geworden. Somit können wir das Wesen der Befruchtung mit RICHARD HERTWIG durch folgenden kurzen Satz definieren: „Die Befruchtung ist die Verschmelzung zweier getrennter Zellorganisationen, des Eies und des Spermatozoons oder, allgemeiner ausgedrückt, einer weiblichen und einer männlichen Geschlechtszelle zu einer kombinierten Zelle, welche die Eigenschaften beider Zellen in sich vereinigt.“ Eine *Amphimixis* hat daher WEISMANN den Befruchtungsprozeß genannt.

HUXLEY hat das Endergebnis der Amphimixis durch einen Vergleich (WILSON I 1900, S. 178) zu veranschaulichen gesucht: „It is conceivable and indeed probable, that every part of the adult contains molecules derived both from the male and from the female parent, and that, regarded as a mass of molecules, the entire organism may be compared to a web, of which the warp is derived from the female and the woof from the male.“

Durch unsere Definition wird der Befruchtungsprozeß auch mit der Lehre von der Vererbung auf das innigste verknüpft. Auch die Ver-

erbungslehre hat, wie in einem späteren Kapitel noch ausführlicher klargelegt werden soll, erst durch das Studium des Befruchtungsprozesses eine sichere morphologische Grundlage gewonnen. Darum besitzen aber auch alle Vorgänge, die sich in den Geschlechtszellen vor und während des Befruchtungsprozesses abspielen, eine fundamentale Bedeutung. Denn es ist die Hoffnung berechtigt, daß von ihnen aus auch auf das Vererbungsproblem Licht fällt.

Als der wichtigste Akt bei der Befruchtung wurde oben die Verschmelzung (Amphimixis) von äquivalenten Chromatinmassen des Ei- und des Samenkerns bezeichnet. Wenn wir nun annehmen, daß beide Kerne dieselbe Zahl von Chromosomen, welche nach dem oben besprochenen Zahlengesetz den somatischen Zellen der betreffenden Tierart zukommt, also die nicht reduzierte oder doppelte Zahl, als es wirklich der Fall ist, besitzen würden, so müßte im befruchteten Ei der Keimkern infolge der Amphimixis jetzt die doppelte Chromosomenzahl und mithin auch die doppelte Chromatinmenge als vor der Befruchtung enthalten. Diesen Charakter müßten aber auch alle Zellkerne zeigen, welche die Nachkommen des Keimkerns sind. Denn wie uns das aus unzähligen Erfahrungen festgestellte Zahlengesetz der Chromosomen gelehrt hat, bleibt in allen Körperzellen einer Tierart die Zahl der Chromosomen konstant; konstant bleibt auch die Masse des Chromatins dadurch, daß sie vor einer Zellteilung, wie das Gesetz des proportionalen Kernwachstums (S. 233) lehrt, auf das Doppelte heranwächst, dann aber durch die Verteilung auf zwei Tochterzellen wieder halbiert wird. Jede geschlechtlich erzeugte Generation würde sich daher von der Elterngeneration durch Kerne mit der doppelten Chromosomenzahl und dem doppelten Chromatingehalt unterscheiden müssen. Mithin würden in der Reihe der geschlechtlich erzeugten Generationen Zellkerne entstehen, die 2-, 4-, 8-, 16- bis  $x$ mal so viel Chromatin und Chromosomen in jeder folgenden Generation besitzen als in der zum Ausgangspunkt genommenen ersten. Es würde mit anderen Worten infolge des Befruchtungsprozesses eine Summation von Kernsubstanzen in der Aufeinanderfolge geschlechtlich erzeugter Generationen herbeigeführt werden. Unhaltbare Zustände, Riesenkerne, ein Mißverhältnis von Kern und Protoplasma (man vergleiche den Abschnitt über Kernplasmarelation in Kap. XIII) würde bald die notwendige Folge eines solchen Prozesses sein.

Der Summation des Chromatins muß daher im Leben der Zelle in irgendeiner Weise durch einen entgegengesetzten Vorgang, durch eine Reduktion entgegengewirkt werden. Das ist es nun eben, was bei der Reifung der Geschlechtsprodukte geschieht. Daher wird uns ein Verständnis für den Reifeprozess erst dadurch eröffnet, daß wir ihn zur Befruchtung in ursächliche Beziehung setzen. Denn wie sich leicht erkennen läßt, wird durch die Bildung zweier Polzellen beim unreifen Ei und durch die zweimalige Teilung der Samenmutterzelle, da sie ohne dazwischentretende Ruhepause erfolgt, in einfachster Weise verhindert, daß beim Befruchtungsakt durch die Verschmelzung zweier Kerne eine Summierung der Chromatinmasse und der Kernsegmente auf das Doppelte des für die betreffende Tierart geltenden Normalmaßes herbeigeführt wird. Durch den Reifeprozess wird ja sowohl in den männlichen wie in den weiblichen Geschlechtsprodukten die färbbare Kernsubstanz nach ihrer Masse und nach der Zahl der Chromosomen auf die Hälfte eines Normalkerns reduziert. Erst durch

die Befruchtung, welche auf der Verschmelzung zweier Kerne beruht, wird dann die volle Substanzmasse und die volle Anzahl der Chromosomen eines Normalkerns wiederhergestellt. Ei- und Samenkern sind daher gleichsam Halbkern, die durch Verschmelzung wieder zu einem Vollkern, dem Keimkern, werden.

Von den hier dargelegten Gesichtspunkten aus hat die Reifung der Geschlechtsprodukte in jeder Beziehung den Charakter eines Vorbereitungs- oder Ergänzungsprozesses zu dem Befruchtungsakt.

C. Strittige Fragen und neue Probleme des Reduktionsprozesses, welche allmählich bei der Ausdehnung der Untersuchungen über die verschiedensten Vertreter des Tierreichs aufgetaucht sind.

Im vorhergehenden sind nur die prinzipiell wichtigsten und allgemein anerkannten Ergebnisse der Studien über den Reifeprozess der tierischen Keimzellen besprochen worden. Je mehr aber im Laufe der letzten Jahrzehnte die Beobachtungen über immer zahlreicher werdende Vertreter des Tierreichs ausgedehnt und dabei gleich die Untersuchungsmethoden verfeinert worden sind, haben sich in der Literatur teils verschiedene Meinungen über die Entstehung der Vierergruppen aus dem ruhenden Kern geltend gemacht, teils sind interessante wirkliche Modifikationen des Reduktionsprozesses bei einigen Insekten beobachtet worden, teils haben sich zu den alten ursprünglichen ganz neue wichtige Probleme, die mit dem Reduktionsprozeß zusammenhängen und die wichtige Frage der Geschlechtsbestimmung betreffen, hinzugesellt.

Über den ersten Punkt, die strittige Frage der Entstehung der Vierergruppen, sei nur ein kurzer Überblick als Nebentext gegeben, damit der Umfang der allgemeinen Biologie nicht allzusehr ausgedehnt wird. Wer noch tiefer in den Gegenstand eindringen will, sei auf die ziemlich eingehende vortreffliche Bearbeitung von KORSCHULT und HEIDER in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere und auf die Spezialliteratur verwiesen.

#### 1) Verschiedene Ansichten über die Entstehung der Vierergruppen.

HAecker, KORSCHULT und HEIDER haben bei ihr einen eumitotischen und einen pseudomitotischen Typus auf Grund der verschiedenen Literaturangaben unterschieden. Ob der erste aber wirklich vorkommt, ist immer mehr zweifelhaft geworden. Als Hauptbeispiel für eine eumitotische Reifungsteilung wird gewöhnlich *Ascaris megaloccephala* aufgeführt nach der Darstellung, die BOVERI (VIII 1887, 1888) und BRAUER (X 1893) gegeben haben. Ursprünglich war BOVERI in den Fehler verfallen, jede Vierergruppe im Kern der Ei- und Samennutterzelle als ein einziges chromatisches Element zu betrachten, und da ihre Anzahl nur halb so groß ist als die Zahl der Chromosomen, welche für die Urgeschlechtszellen der betreffenden Tierart charakteristisch ist, war er zu der gleichfalls irrigen Annahme verleitet worden, daß eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte schon in einem früheren Stadium eingetreten sei. Ob ein Teil der Chromosomen verkümmert oder wie sonst die Reduktion eingetreten ist, wollte er als offene Frage behandelt wissen. Nach einer zweiten Annahme von BOVERI, die BRAUER als den Tatsachen entsprechend nachzuweisen versucht hat, sollte das einfache Element durch eine doppelte Längsspaltung in 4 Tochterchromosomen zerlegt, und diese sollten dann durch zwei sich folgende Mitosen

auf 4 Zellen verteilt werden. Hiernach würde eine Reduktion der Chromosomenzahl durch die Reifeteilungen selbst nicht stattfinden, da die Zahl schon vorher reduziert war.

Einen hiervon abweichenden Standpunkt hat O. HERTWIG schon in seiner ersten Untersuchung der Ei- und Samenbildung bei Nematoden im Jahre 1890 eingenommen und im Gegensatz zu BOVERI immer betont, daß die Vierergruppe, wie es auch von CARNOY dargestellt wurde, aus 4 durch Lininbrücken zusammengehaltenen Chromosomen besteht, daß mithin ihre Anzahl nicht auf die Hälfte reduziert, sondern im Gegenteil, wie bei einem Kern in der Metaphase, verdoppelt ist. Die Reduktion der Chromosomenzahl ließ O. HERTWIG durch die zweite Reifeteilung in der auf S. 290 dargestellten Weise bewirkt werden. Über die Entstehung der Vierergruppen war er im unklaren geblieben und hatte es dahingestellt sein lassen, ob die ursprünglichen, zu langen Fäden ausgezogenen Chromosomen sich nur einmal oder zweimal der Länge nach gespalten haben.

In letzter Zeit hat BOVERI (VIII 1904) an der Entstehung der Tetraden bei *Ascaris* durch doppelte Längsspaltung selbst Zweifel geäußert und neigt mehr der Deutung zu, daß zwei einfach gespaltene Fäden sich zu einer Vierergruppe aneinander legen und so gewissermaßen eine Kopulation ausführen, einen Vorgang, auf welchen wir in einem späteren Abschnitt noch einmal zurückkommen werden.

Indem auch O. HERTWIG die Angaben von BRAUER nicht für entscheidend hält, glaubt er die bei seiner Untersuchung gewonnenen und in verschiedenen Figuren dargestellten Befunde so deuten zu müssen, daß zwei schon frühzeitig in Tochterchromosomen gespaltene Fäden sich kreuzweise übereinander legen und durch Linin verbinden, wie es auf S. 287 beschrieben worden ist.

Wenn in dieser Deutung das Richtige getroffen worden ist, so würde *Ascaris megalocéphala*, welche immer als Hauptbeweis für den eumitotischen Typus aufgeführt wird, vielmehr dem pseudomitotischen Typus angehören und dann gewiß der Zweifel berechtigt sein, ob die doppelte Längsspaltung eines Chromatinfadens überhaupt vorkommt. Vorläufig wird sie noch bei einigen anderen Objekten, *Sagitta*, Heteropoden (BOVERI), besonders aber bei Wirbeltieren, deren Reifeprozeß auch in anderer Beziehung Besonderheiten darbietet, beschrieben.

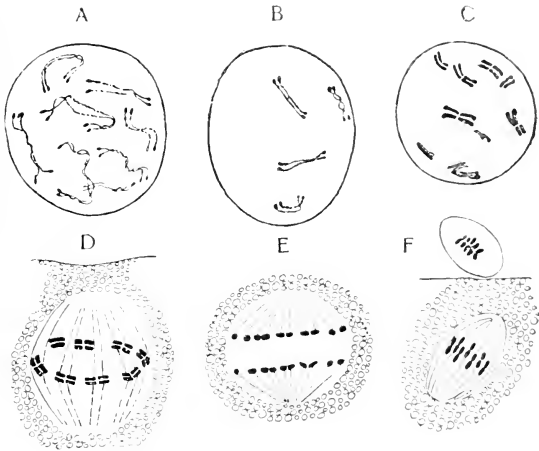
Die pseudomitotische Reifeteilung ist bei verschiedenen Arthropoden durch RÜCKERT (X 1894), HAECKER (X 1895 und 1898), HENKING (X 1890—92) und VOM RATH (X 1895), sowie bei der Annelide *Ophryotrocha* von KORSCHULT (X 1895) beobachtet und bis ins Detail so genau festgestellt worden, daß an der Richtigkeit der übereinstimmenden Angaben der genannten Forscher wohl kaum zu zweifeln ist.

Bei der kleinen Crustaceenart *Cyclops* (Fig. 258) ordnet sich die chromatische Substanz im Keimbläschen des Eies während der Wachstumsperiode in langen und dünnen, gewundenen Fäden an, deren Zahl der Anzahl der späteren 11 Vierergruppen entspricht und nur so groß ist wie die Zahl der Mutterchromosomen eines sich zur Teilung vorbereitenden Kerns einer Körperzelle. Wie von verschiedenen Forschern festgestellt ist, werden die 11 Fäden nur einmal ihrer Länge nach gespalten. Die Doppelfäden verkürzen sich hierauf allmählich zu dicken kleinen Stäbchen (Fig. 258 B) und erfahren hierauf noch in ihrer Mitte eine Querteilung (Fig. 258 C). „Die letztere“, bemerkt RÜCKERT mit Recht, „würde den Ausfall an Segmenten wieder decken, der durch das Ausbleiben einer Querteilung beim Zerfall des kontinuierlichen Knäuels hervorgerufen war, und könnte daher als eine verspätete Segmentierung aufgefaßt werden. Sie würde die bis dahin vorhandenen ‚Doppelsegmente‘ wieder in je zwei einfache Segmente, in gewöhnliche Chromosomen zerlegen, wenn auch zunächst in unvollständiger Weise; denn die letzteren werden zunächst noch durch eine Lininverbindung

zusammengehalten. Infolge der hinzugekommenen Längsspaltung erscheinen diese Doppelsegmente vierteilig.“ RÜCKERT sieht daher in der Verringerung der Anzahl der Fäden, die aus dem Chromatinknäuel des Keimbläschens hervorgehen, auf die Hälfte der normalen Zahl nur eine scheinbare Reduktion, eine Pseudoreduktion, während sie BOVERI ursprünglich bei *Ascaris* für die wirkliche Reduktion gehalten hatte; sie ist scheinbar, weil jeder Faden, wie der weitere Verlauf lehrt, aus zwei Segmenten zusammengesetzt ist, die sich erst nachträglich und etwas verspätet durch eine Querteilung gegeneinander absetzen.

HAECKER hat vorgeschlagen, derartige Elemente, die in Wahrheit zwei Chromosomen entsprechen, als bivalente von den univalenten, nicht weiter zerlegbaren, zu unterscheiden. Ferner nennt er plurivalent ein Chromosom, das in viele Stücke zerlegbar ist. Als Beispiel hierfür lernten wir früher schon die großen Chromosomen der Geschlechtszellen von *Ascaris megalocephala* kennen, die bei

Fig. 258. Die Bildung der Vierergruppen im Ei von *Cyclops* in etwas schematisierter Darstellung. Nach RÜCKERT. *A* und *B* die Längsspaltung der Fäden, deren Zahl in geringerer Zahl eingezeichnet ist, im Keimbläschen. *C* Querteilung derselben und Bildung der Vierergruppen. *D* Anordnung der Vierergruppen auf der Spindel. *E* Auseinanderweichen der Schwesterchromosomen und Aquationsteilung. *F* Zweite Polspindel mit beginnender Reduktionsteilung.



der Embryogenese in den Gewebszellen in eine erheblich größere Zahl viel kleinerer Chromosomen zerfallen. Die Namen sind in der von HAECKER vorgeschlagenen Weise wohl mit Vorteil verwendbar. Dagegen empfiehlt es sich, den Namen Pseudoreduktion, welchen RÜCKERT für die scheinbare und vorübergehende Verringerung der Chromosomenzahl im Keimbläschen gebraucht hat, ganz fallen zu lassen. Denn es ist wohl einfacher und richtiger, die Verhältnisse nach der gewonnenen besseren Einsicht gleich so darzustellen, daß der von BOVERI gefaßte und längere Zeit aufrecht erhaltene Gedanke an eine im Keimbläschen stattfindende Reduktion gar nicht mehr aufkommen kann.

Durch die Längsspaltung und später nachfolgende Querteilung der 11 aus dem Chromatinknäuel abstammenden Fäden sind bei *Cyclops* 11 Vierergruppen (Fig. 258 *D*) entstanden, deren Genese sich viel genauer als bei *Ascaris* hat verfolgen lassen. Das Endergebnis aber ist genau dasselbe wie dort. Die Chromosomen sind durch Linin immer zu vier in einer Gruppe vereinigt. Ihre Gesamtzahl beträgt daher jetzt bei *Cyclops* 44, also das Doppelte der nach dem Zahlgesez ermittelten Normalzahl oder so viel, wie die Anzahl der Tochterchromosomen im Kern einer Gewebszelle im Dyasterstadium.

Über die Art ihrer weiteren Verwendung bei der Bildung der Polzellen hat uns RÜCKERT durch das Studium von *Cyclops* ebenfalls genaue Aufklärung geben können. Er beschreibt, wie die Vierergruppen im Äquator der ersten Polspindel so angeordnet werden, daß ihr Längsspalt sich in die Äquatorialebene einstellt, der Querspalt senkrecht zu ihr (Fig. 258 *D*). Infolgedessen werden bei der Teilung, welche die erste Polzelle liefert, die durch Längsspaltung entstandenen Tochterchromosomen, paarweise durch Liniu zu Dyaden vereint, nach den Polen der Spindel verteilt (Fig. 258 *E*). Bei der zweiten Teilung (Fig. 258 *F*) dagegen werden die durch Querspaltung gebildeten Stücke der ursprünglichen Vierergruppe, welche eine Zeitlang zu den einzelnen Dyaden vereint sind, voneinander getrennt und eine wirkliche Reduktion im letzten Teilungsakt der Eireife vollzogen.

In noch größerer Klarheit läßt sich ein ähnlicher Ablauf der Reifung, der zugleich zwei kleine Modifikationen darbietet, bei *Ophryotrocha*, einer von KORSCHULT untersuchten Amelide, beobachten. Bei ihr ist die Normalzahl der Chromosomen eine sehr geringe, da sie wie bei *Ascaris bival.* nur vier beträgt (Fig. 259). Im Keimbläschen des Eies zerfällt hier der Kernfaden gleich in vier Schleifen, die im Unterschied zu *Cyclops* univalent sind, da sie der Normalzahl der Chromosomen entsprechen (Fig. 259 *A* und *B*). Die Schleifen spalten sich der Länge nach und verkürzen sich zu vier Paar Tochterchromosomen, wie bei einem gewöhnlichen Kern in der Metaphase der Karyokinese (Fig. 259 *C*). Während nun aus dem Keimbläschen die Kernspindel entsteht (Fig. 259 *D*), rücken die Chromosomenpaare in den Äquator derselben und verbinden sich je zwei, indem sich ihre Stäbchenenden aneinanderlegen, zu zwei Vierergruppen (Fig. 259 *E* und *F*). Während also bei *Cyclops* die Vierergruppen durch unvollständige Querteilung des Chromatinfadens, kommen sie hier durch sekundäre, paarweise Vereinigung schon getrennter Fadensegmente zustande. Vielleicht ist letzteres auch bei *Ascaris* der Fall, nur mit dem Unterschied, daß hier die Verlötung in der Mitte der kreuzweise übereinandergelegten Fäden (Fig. 253 *I*) erfolgt.

Eine zweite Abweichung von *Cyclops* ist nach KORSCHULT in der Verteilungsweise der vier Elemente der Tetrade gegeben. Während dort der Längsspalt, soll sich hier der Querspalt zuerst in die Äquatorialebene einstellen, und es sollen bei der Bildung der ersten Polzelle die zuvor in Verbindung getretenen Chromosomenpaare wieder an der Verlötungsstelle getrennt und auf die erste Polzelle und Eitochterzelle verteilt werden (Fig. 259 *G*, *H*, *I*). Die durch den Längsspalt entstandenen Schwester-elemente würden demnach bei *Ophryotrocha* erst durch die zweite Reifungsteilung (Fig. 259 *K*, *L*), dagegen bei *Cyclops* durch die erste getrennt werden.

Da die meisten Forscher im Anschluß an WEISMANN das Wesentliche bei der Reduktion darin sehen, daß Chromosomen, die nicht von demselben Mutterchromosom durch Teilung abstammen, auf zwei Zellen verteilt werden, so haben KORSCHULT und HEIDER auf Grund dieser Differenzen zwei Unterarten des Reduktionsprozesses als Prä- und Postreduktionsteilung unterschieden. Präreduktion findet während der ersten Reifungsteilung, wie bei *Ophryotrocha*, Postreduktion erst während der zweiten Reifungsteilung, wie bei *Cyclops* statt. An *Ophryotrocha* sollen sich *Pyrrhocoris* (HENKING), *Anasa* (PAULMIER), *Peripatus* (MONTGOMERY) anschließen. Wie *Cyclops* dagegen sollen sich verschiedene andere Copepoden und die Orthopteren verhalten.

In verschiedenen Abteilungen des Tierreichs, von denen schon eine große Zahl auf ihre Spermato- und Ovogenese untersucht worden ist, können die Vierergruppen ein ungemein wechselndes Aussehen darbieten. Häufig werden Ring-



bildungen beobachtet; als Beispiel hierfür sei noch die Spermatogenese von *Gryllotalpa* (Fig. 260), welche vom RATH untersucht hat, kurz angeführt. Aus dem Knäuelstadium (Fig. 260 A) gehen 6 Fäden hervor, die nach der früher besprochenen Terminologie bivalent sind (Fig. 260 B); denn die Normalzahl der Chromosomen beträgt bei *Gryllotalpa* 12. Jeder Faden spaltet sich der Länge nach in 2 Fäden, die in der Mitte auseinanderzuweichen beginnen, an den Enden aber verklebt bleiben. Auf diese Weise kommen 6 Chromatinringe (Fig. 260 C und D) zustande, die durch Verkürzung und Verdickung des Fadens immer enger werden. Sie entsprechen 6 Vierergruppen (Fig. 260 E und F). Denn in einem jeden sondert sich das Chromatin an vier Stellen vom Liniin und bildet so vier durch Liniinbrücken zum Ring verbundene Chromosomen, welche durch eine Längs-

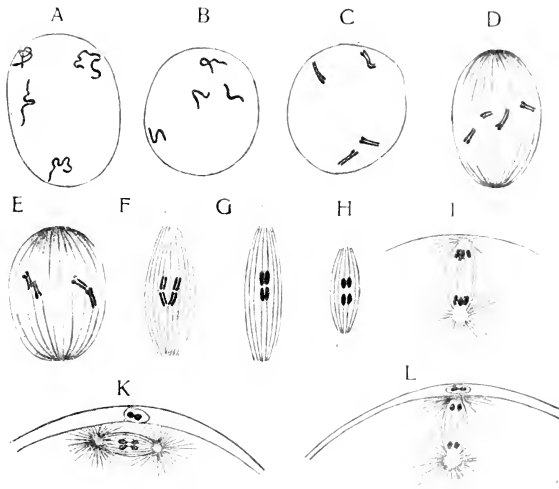


Fig. 259. Einige Stadien aus den Reifungsteilungen des Eies von *Ophryotrocha puerilis*. A—C Auftreten und Längsspaltung der Chromosomen. D Anordnung zur Äquatorialplatte der ersten Polspindel. E Vereinigung zweier Chromosomenpaare zur Vierergruppe. F Trennung der Tetraden in die Dyaden. G, H, I Weitere Stadien der ersten Polspindel. K und L Zweite Polspindel. Nach KORSCHULT.

spaltung und eine Querteilung des bivalenten Fadens, wie bei *Cyclops* usw., zustande gekommen sind. Bei dem gleichartigen Aussehen der Chromosomen und der Unmöglichkeit, noch später festzustellen, welches die durch Spaltung entstandenen, zusammengehörigen Schwester-elemente sind, läßt sich in diesem Falle auch nicht bestimmen, ob die Reduktion im WEISMANNschen Sinne durch die erste oder zweite Reifeteilung erfolgt.

Ähnliche ringförmige Vierergruppen sind auch bei *Pyrrhocoris* von HENKING, bei einigen Copepoden (*Diaptomus*, *Heterocope*) von RÜCKERT, HAECKER und RATH, bei *Caloptenus* von WILCOX und noch bei anderen Arten beobachtet worden.

Es würde uns hier zu weit führen, auf die zahlreichen, sonst noch beobachteten Variationen in der Form der Tetraden und Chromosomen einzugehen; nur das sei noch hervorgehoben, daß die einzelnen Forscher wohl öfters durch neben-

sächliche Verschiedenheiten in ihren Deutungen beeinflußt worden sind. Mit Rücksicht hierauf dünkt es uns wahrscheinlich, daß der wesentliche Vorgang vielleicht in allen Fällen, die jetzt noch verschieden gedeutet werden, der gleiche ist, daß stets die Reduktion mit der zweiten Reifeteilung zusammenfällt, also eine Postreduktion ist; denn bei der Verkürzung der Chromosomen, ihrer Formveränderung, den Drehungen, die sie bei der Karyokinese erfahren, ist es oft unmöglich, festzustellen, wo zwischen den Elementen der Vierergruppen der ursprüngliche Längsspalt und wo die Quertrennung später zu sehen ist. Daß in den Deutungen hier leicht Irrungen möglich sind, liegt auf der Hand. Daher wird, wie uns scheint, nicht nur das Vorkommen einer enmitotischen Reifeteilung (S. 295), sondern auch das Vorkommen einer Präreduktion wohl in Zukunft aufgegeben werden müssen.

## 2. Modifikationen des Reifeprozesses in der Oogenese und Spermiogenese einiger Insekten.

Von dem gewöhnlichen Verlauf der Ei- und Samenreife kommen in einzelnen Tiergruppen mehrere bemerkenswerte Modifikationen vor, die noch unsere Beachtung verdienen.

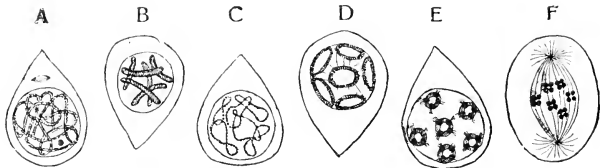


Fig. 260. Bildung der Vierergruppen in den Spermatocyten von *Gryllotalpa vulg.*  
Nach VOM RATH.

1. Bei der Eireifung von Lepidopteren und Hymenopteren ist von BLOCHMANN, HENKING, PLATNER, PETRUNKEWITSCH, NACHTSHEIM und ARMBRUSTER beobachtet worden, daß vom Ei zwar Polspindeln, aber keine Polzellen gebildet werden. So entsteht z. B. bei einem Bienenei in typischer Weise eine Spindel, die zur Eirinde emporsteigt (Fig. 261). Ihre Chromosomen sondern sich auch in zwei Gruppen und wandern nach den Polen der Spindel, die sich in der Mitte einschnürt, ähnlich wie bei den Infusorien. Ihre Teilhälften ergänzen sich sofort wieder zu zwei Vollspindeln, die nahe beieinander liegend im Ei zurückgehalten werden (Fig. 261 B). Indem an ihnen alsbald die Chromosomen sich abermals in zwei Gruppen trennen, kommt es zur zweiten Reifeteilung, welche aber auch nur auf die Kernsubstanz beschränkt bleibt (Fig. 261 C) da sich keine Polzellen bilden. Nachdem die Spindelfasern geschwunden sind, finden sich infolge der genannten Prozesse die Chromosomen der ersten Polspindel in vier Haufen (Fig. 261 D) verteilt nahe beieinander in der Eirinde. Von ihnen gehen drei Haufen, die den Kernen der nicht zur Abschnürung gelangten Polzellen entsprechen ( $rk^1$ ,  $rk^2$ ), allmählich, spätestens auf dem Blastodermstadium nach den Angaben von NACHTSHEIM, zugrunde. Aus der vierten Gruppe, die am weitesten nach dem Eizentrum zu liegt, wird der Eikern (*eik*), der somit wie bei der normalen Eircirc auch nur  $\frac{1}{4}$  der Chromatinmasse vom Keimbläschen erhalten hat. Wenn daher auch die Bildung der Polzellen selbst unterdrückt

ist, so hat doch die Reduktion der Kernsubstanz, auf welche es bei der Reifung einzig und allein ankommt, wie sonst im Tierreich, stattgefunden.

2. Eine nicht minder interessante Abweichung vom gewöhnlichen Verlauf der Spermiogenese bieten nach den schönen Untersuchungen von

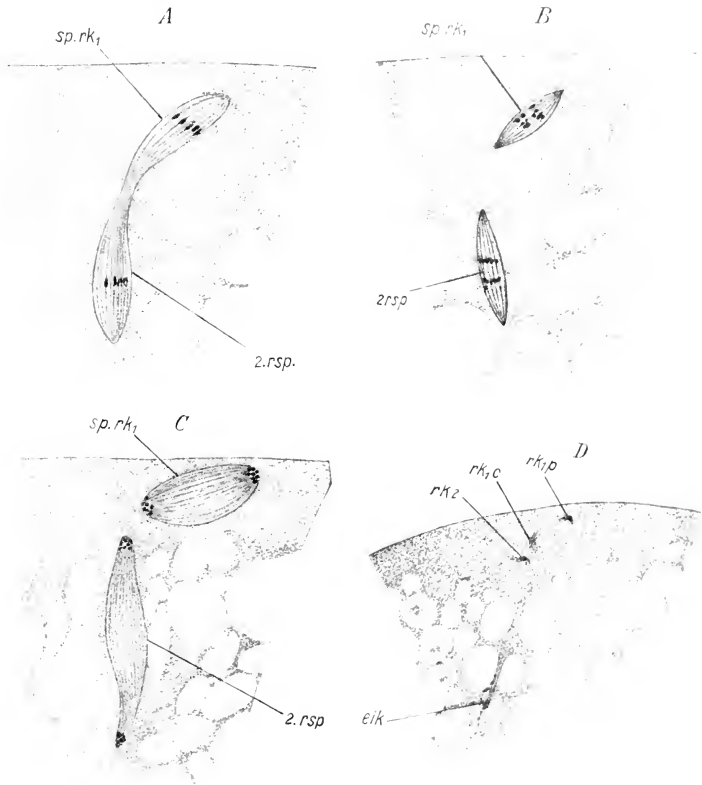


Fig. 261. Die Reifungsteilungen im Drohneiei von *Apis mellifica*. Nach PETRUNKEWITSCH. A Die erste Spindel, welche sich in zwei Tochterspindeln teilt. B und C Nach außen liegt die Tochterspindel, welche der Spindel der ersten Polzelle entspricht, mehr nach innen die Tochterspindel, welche im gewöhnlichen Verlauf den Kern der zweiten Polzelle und den Eikern liefert. D Ei mit vier Gruppen von Chromosomen, von denen die drei peripher gelegenen den Kernen der drei Polzellen entsprechen, die vierte Gruppe zum Eikern wird.

MEVES die Spermatoocyten einiger Hymenopteren, der Honigbiene (*Apis mellifica*), der Hummel und der Wespe (*Vespa germanica*) dar (Fig. 262 bis 267). Es entstehen nämlich aus ihnen durch die doppelte Teilung nicht Gruppen von vier gleich großen Spermatischen, sondern nur eine große Spermatische und zwei winzig kleine Zellen, die mit Rücksicht auf

ihre Größe und ihre Bildung durch Knospung den Richtungskörperchen oder Polzellen des Eies entsprechen. Die Spermatoocyten der Hymenopteren und vieler anderer Insekten sind wie Beeren durch kurze Stiele mit einem etwas dickeren, gemeinsamen Protoplasmastrang verbunden, der sich der Rhachis in den Geschlechtsröhren der Nematoden vergleichen läßt.

Fig. 262.

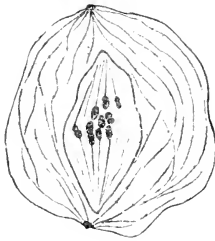


Fig. 263.



Fig. 264.

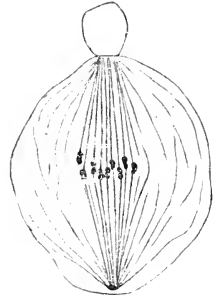


Fig. 262—264. Erste Reifungsteilung der Spermatoocyten von *Apis mellifica*. Nach MEVES. Ausstoßung eines Richtungskörpers in Gestalt eines analogen Protoplasmaaballens.

Fig. 265.

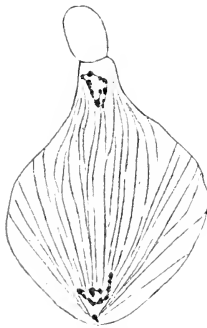


Fig. 266.

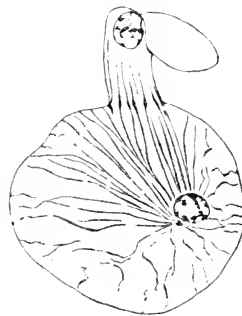


Fig. 267.

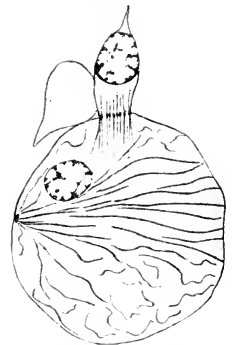


Fig. 265—267. Die zweite Reifungsteilung der Spermatoocyten von *Apis mellif.* führt zur Bildung einer zweiten Polzelle mit Kern; daneben der erste, kernlose Polkörper. Nach MEVES.

Bei Beginn der ersten Reifeteilung wandelt sich der Kern der Samennutterzelle in eine Spindel mit 16 etwas unregelmäßig angeordneten Chromosomen um (Fig. 262). An ihrem einen Ende wächst ein kleiner Protoplasmahügel hervor, der sich alsbald zu einem Klümpchen ab-schnürt, ohne daß die Hälfte der Spindel hineingerückt und abgetrennt worden ist (Fig. 263, 264). Das Protoplasma Klümpchen, das MEVES der ersten Polzelle vergleicht, bleibt also kernlos. Die ungeteilt gebliebene

Spindel aber geht wieder in einen bläschenförmigen Kern über, allerdings nur für kurze Zeit; denn bald darauf wandelt sie sich abermals, und zwar jetzt zur zweiten Richtungsspindel um (Fig. 265). Wiederum wölbt sich an der Spermatoocyte unter dem ersten kernlosen Polkörperchen ein neuer Hügel empor, der diesmal die Hälfte der Spindel mit acht Chromosomen aufnimmt. Durch seine Abschnürung wird eine wirkliche Polzelle mit Kern gebildet (Fig. 266, 267).

Über das weitere Schicksal dieser Gebilde bemerkt MEVES: „Nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers wandeln sich die zurückbleibenden großen Zellen in Spermien um. Die ersten Richtungskörper gehen nach einiger Zeit zugrunde. Die zweiten Richtungskörper dagegen beginnen ebenfalls sich zu Spermien zu entwickeln, wobei ihre Kerne dieselben Veränderungen wie die Kerne der großen Zellen und zeitlich parallel mit ihnen durchmachen. Jedoch scheint dieser Entwicklungsprozeß schließlich, wenn auch erst sehr spät, zum Stillstand zu kommen und in Degeneration überzugehen.“

Zwischen der Spermiogenese bei den Bienen und bei der Wespe besteht noch der Unterschied, daß bei dieser die zweite Reifungsteilung zur Bildung zweier gleich großer und gleich beschaffener Tochterzellen führt, die sich beide zu Spermien umwandeln.

Außer der ungleichen Größe der Zellen unterscheidet sich die Spermiogenese der Honigbienen vom gewöhnlichen Verlauf noch in dem wichtigen und auffälligen Merkmal, daß sich der Kern anstatt zweimal nur einmal teilt. Wie MEVES wohl mit Recht hervorhebt (X 1907, S. 469), wird sich diese Besonderheit daraus erklären, lassen, daß das Drohnen-ei zwei Richtungskörper bildet, und da es nicht befruchtet wird, einen reduzierten Kern mit halber Chromosomenzahl und halber Chromatinmasse besitzt. Wie nun das reife Seeigelei, wenn es durch künstliche Eingriffe zur parthenogenetischen Entwicklung gebracht wird, in seinen Teilprodukten nur reduzierte oder, wie die Botanikersagen, haploide Kerne mit der halben Chromosomenzahl und der halben Chromatinnenge besitzen, so wird das gleiche auch für alle Zellen, die vom Drohnen-ei ihren Ursprung genommen haben, also auch für die Spermatoocyten, angenommen werden können. Da also die Spermatoocyten schon von Haus aus wahrscheinlich reduzierte Kerne führen werden, mußte die Reduktion in der Spermiogenese unterbleiben. Dadurch wäre auch unter diesen abnormen Verhältnissen der Äquivalenz zwischen Samenkern und dem Kern der befruchtungsbedürftigen Eizellen, aus denen Königinnen und Arbeitsbienen hervorgehen, wieder gewahrt.

### 3. Auffällige Unterschiede, die zwischen den reduzierten Keimzellen beobachtet und mit der Geschlechtsbestimmung in ursächlichen Zusammenhang gebracht worden sind.

#### A. Das Heterochromosomenproblem und der Dimorphismus der Spermatozoen.

Ein bevorzugtes Feld mikroskopischer Forschung bilden seit einer Reihe von Jahren eigentümliche, namentlich bei Insekten häufig beobachtete Vorgänge in der Spermiogenese, welche zu einem Dimorphismus der Samenfäden führen. Man hat feststellen können, daß bei manchen Tierarten sich die Chromosomen in den Kernteilungsfiguren der Spermato gonien und Spermioocyten durch ihre sehr ungleiche Größe voneinander unterscheiden, und daß sie dann bei den Reifeteilungen in un-

gleicher Weise auf die Samenfäden verteilt werden. Infolgedessen entstehen zwei an Zahl einander entsprechende Klassen von Samenfäden mit verschiedenem Chromatingehalt. Das Interesse an diesen oft schwierig zu untersuchenden Verhältnissen ist noch besonders dadurch geweckt worden, daß von vielen Forschern der Dimorphismus der männlichen Keimzellen mit dem Zustandekommen des männlichen und des weiblichen Geschlechts durch den Befruchtungsakt in Beziehung gebracht und zur Erklärung benutzt worden ist.

Die erste Beobachtung, die in das hier vorliegende Gebiet fällt, wurde von HENKING (X 1891) bei *Pyrrhocoris* gemacht. Durch ihn wurde das Heterochromosom entdeckt, das bei der Teilung der Spermatozyten nur der Hälfte der Spermatischen zufällt. HENKINGS Entdeckung wurde erst 1899 wieder durch PAULMIER bestätigt, zugleich wurden bald darauf ähnliche Vorgänge bei vielen anderen Insektenarten durch MONTGOMERY, SINETY, Mc CLUNG und SUTTON aufgefunden. Um den

Fig. 268.



Fig. 269.

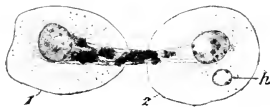


Fig. 270.



Fig. 271.



Fig. 268—271. Vier Stadien aus der Spermatogenese von *Gryllus domesticus*. Nach GÜTHERZ.

Fig. 268. Spermatogonie in Teilung mit Heterochromosomen (*h*).

Fig. 269. Teilung einer Spermatoocyte in zwei Präspmatiden 1 und 2, von denen nur 2 das Heterochromosom (*h*) erhalten hat, das sich in ein Kernbläschen umgewandelt hat.

Fig. 270. Teilung der Präspmatide (1) ohne Heterochromosom in zwei Spermatischen ohne Heterochromosomen.

Fig. 271. Teilung der Präspmatide (2) mit Heterochromosom in zwei Spermatischen mit Heterochromosomen (*h*).

weiteren Ausbau des neuen Forschungsgebietes durch ausgedehnte vergleichende Studien und um die spekulative Verwertung der Befunde haben sich WILSON, MISS STEVENS und MORGAN verdient gemacht, ferner BOVERI, BAEHR, BUCHNER, GROSS, GÜTHERZ, MORRILL, GULICK u. a.

Wenn wir über den gegenwärtigen Stand der Frage eine kurze Darstellung geben, so geschieht dies in Anlehnung an WILSON und unter Beschränkung auf das Wichtigste.

In der Bildung der Chromosomen kann man bei der Spermiogenese der Insekten, welche bis jetzt am besten auf diese Verhältnisse durchgearbeitet worden ist, drei Typen unterscheiden. Der einfachste Typus ist der von HENKING bei *Pyrrhocoris* entdeckte. Er findet sich auch bei anderen Arten von Hemipteren (*Protenor*, *Anasa*, *Chelinidea* usw.), bei Orthopteren, wie *Gryllus domesticus* usw.; er wird von WILSON nach der Tierart, die er besonders studiert hat, als der *Protenor*-Typus bezeichnet. Als Beispiel für denselben diene der Verlauf der Spermiogenese von *Gryllus domesticus*. Schon in der Teilung der Spermatogonien

läßt sich leicht ein besonderes Chromosom von allen übrigen sowohl durch seine abweichende Form und Größe als auch durch den Umstand unterscheiden, daß die aus seiner Längsteilung hervorgehenden Tochtersegmente außer der Reihe mit den übrigen liegen und ihnen bei der Verteilung auf die Tochterzellen etwas verspätet nachfolgen (Fig. 268 h). Es hat in der Literatur verschiedene Namen, wie akzessorisches oder Heterochromosom, erhalten und soll im folgenden im Anschluß an die von WILSON eingeführte Nomenklatur auch als X-Chromosom bezeichnet werden. In der Spermatoocyte ist ebenfalls wieder ein durch erheblichere Größe ausgezeichnetes X-Chromosom nachweisbar. Dieses

wird aber jetzt bei der Teilung in die beiden Prä-spermatiden nur auf eine derselben ungeteilt übertragen. Es entstehen daher aus der Spermatoocyten-Teilung zwei Arten von Prä-spermatiden (Fig. 269), eine Art mit einem X-Chromosom (Fig. 269, 2 h), eine zweite ohne ein solches (Fig. 269, I). Bei der nächsten Teilung gehen aus der ersten Art der Prä-spermatiden (Fig. 269, 2) zwei Spermatoiden hervor (Fig. 271), von denen jede ein X-Chromosom (h) erhält. Denn während der Karyokinese hat eine Längsspaltung desselben stattgefunden. Aus der zweiten Art von Prä-spermatiden dagegen werden bei ihrer Teilung zwei Spermatoiden, denen ein X-Chromosom fehlt (Fig. 270). Auf diese Weise werden die Spermatoiden ungleich voneinander; sie wandeln sich dann natürlich auch weiterhin in zwei Arten von Samenfäden um, die in genau der gleichen Zahl im Samen vertreten sind.

Man vergleiche auch das von WILSON entworfene Schema (Fig. 272), in welchem die ungleiche Verteilung der Chromosomen auf die 2 Arten von Samenzellen unter der zweiten Längsreihe (Samenzelle) für den Protenor-Typus dargestellt ist. Das X-Chromosom ist durch schwarze Farbe hervorgehoben.

Der zweite Typus in der Bildung von zwei verschiedenen Arten von Spermatozoen ist von WILSON bei Lygaeus zuerst beobachtet und als der Lygaeus-Typus bezeichnet worden. Er findet sich auch sonst noch verbreitet, so bei Coenus, Eusehistus, Brachynema, Tenebrio usw. Er ist dadurch charakterisiert, daß neben dem X-Chromosom noch ein besonderes kleineres Y-Chromosom auftritt, daß ihm bei der Synapsis verbunden ist und bei der Karyokinese der Spermatoocyten mit ihm ein Paar

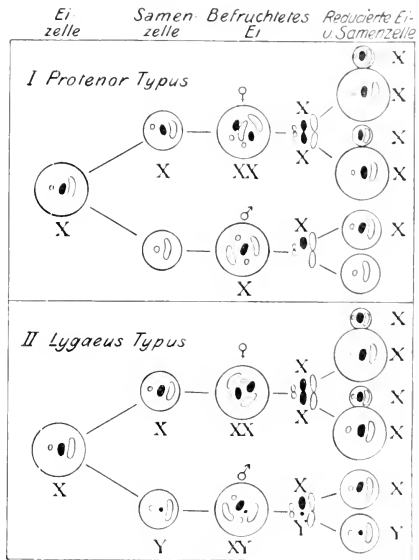


Fig. 272.

bildet. Bei einer der Reifeteilungen wird dieses Paar dann so getrennt, daß seine Komponenten sich an entgegengesetzte Enden der Spindel begeben; infolgedessen erhält die Hälfte der Spermatozoen ein X-, die andere Hälfte ein Y-Chromosom, wie dies in dem Schema von WILSON unter der Rubrik Lygaeus-Typus dargestellt ist.

Im dritten Typus sind die Verhältnisse noch weit komplizierter dadurch geworden, daß das einfache X-Chromosom durch ein doppeltes oder vielfaches vertreten ist. Neben ihm kann ein Y-Chromosom vorkommen oder fehlen. Bei den Reifeteilungen und der Bildung der zwei Arten von Spermatozoen verhält sich das zusammengesetzte X-Chromosom als eine Einheit. Denn seine zwei oder noch zahlreicheren Komponenten bleiben immer zusammen und werden wie ein einfaches Chromosom zusammen der einen Hälfte der Chromosomen zugeteilt, während die andere Hälfte entweder das Y-Element erhält oder, wenn dies fehlt, wie beim Protenor-Typus, leer ausgeht. Derartig kompliziertere Verhältnisse sind von Syromastes, Phylloxera, Agalena, Fitchia, Thyanta, Sinea, Prionidus, Gelastocoris und Acholla multispinosa beschrieben und von WILSON in einem Schema (Fig. 273) zusammengestellt worden.

Das Vorkommen von zwei gleich zahlreichen Arten von Spermatozoen, zusammengehalten mit der Tatsache, daß auch das männliche und das weibliche Geschlecht bei den meisten Tierespecies in gleicher Zahl von Individuen vertreten sind, erscheint gewiß geeignet, zur Hypothesenbildung aufzufordern. Schon 1902 hat McCLUNG zuerst die Hypothese ausgesprochen, daß die zwei Arten von Samenfäden bei der Befruchtung das männliche und das weibliche Geschlecht der Eier bestimmen. Das X-Chromosom speziell erklärte er für den Determinanten des männlichen Geschlechts. Seitdem haben an dem Grundgedanken der Hypothese, daß ein Zusammenhang zwischen der Geschlechtsbestimmung und der Befruchtung durch zwei Arten von Spermatozoen besteht, wohl alle Forscher festgehalten, die sich mit dem Studium der einschlägigen Verhältnisse beschäftigt haben, sind aber von McCLUNGS ursprünglicher Hypothese in dem Punkte abgewichen, daß sie im Gegensatz zu ihm das X-Chromosom der einen Art von Samenfäden mit der Bestimmung des weiblichen Geschlechts in Beziehung gebracht haben.

Besonders durch die ausgedehnten Untersuchungen von E. WILSON und durch übereinstimmende Beobachtungen von Miss STEVENS ist dieser Umschwung herbeigeführt worden. Beide zeigten, daß, wenn die Eier von Samenfäden mit ungleicher Chromosomenzahl befruchtet werden, dieser Unterschied sich auch in der Zusammensetzung der Kerne der männlichen und weiblichen Embryonen geltend machen müsse. In den von ihnen untersuchten Insektenarten (Hemipteren und Coleopteren), die zum ersten Typus gehören, ließen sich die männlichen und die weiblichen Tiere in der Tat schon darin unterscheiden, daß ihre somatischen oder diploiden Kerne eine verschiedene Zahl von Chromosomen besitzen, und zwar im männlichen Geschlecht eins weniger als im weiblichen. Das männliche Geschlecht zeichnet sich durch ein X-Chromosom aus, während im weiblichen ihrer zwei vorhanden sind. Für das eine lautet daher die Formel in bezug auf die geschlechtsbestimmenden Chromosomen XX, während für das andere die Formel nur ein X enthält, wie es in der dritten Reihe des Schemas (Fig. 272) unter der Überschrift „befruchtetes Ei“ dargestellt ist. Der Unterschied in der Zusammensetzung der somatischen oder diploiden Kerne in den beiden Geschlechtern bedingt bei ihrer Ei-



und Samenreife dann auch einen verschiedenen Verlauf der Reifeteilungen. Da im Chromosomenbestand der Oocyte sich zwei X-Elemente vorfinden, muß jedes Reifei auch ein X empfangen, während das andere in der zweiten Polzelle entfernt wird. Bei der Teilung der Spermatoocyte dagegen kann das in einfacher Zahl vorhandene X nur auf eine Spermatische übergehen, während es der anderen fehlt. In der letzten Längsreihe des WILSONSchen Schemas (Fig. 272) sind diese Verhältnisse bei der Oo- und Spermio-genese veranschaulicht worden. Dort entsteht nur eine Art von Eiern, hier dagegen zwei Arten von Samenfäden. Daher hat WILSON auch das weibliche Geschlecht als das „homogametische“, das männliche als das „digametische“ bezeichnet, da ersteres nur eine Art von Eizellen, letzteres aber zwei Arten von Samenzellen hervorbringt, die an ihrem Chromosomenbestand leicht zu erkennen sind. WILSON unterscheidet die beiden Arten von Spermatozoen auch geradezu als „male producing and female producing form“. Dem wie in den

	<i>Fitchia Thyanta</i>	<i>Sinea Prionidus</i>	<i>Celas- tocoris</i>	<i>Acholla multi- spinosa</i>	<i>Homo Syro- mastes</i>	<i>Ascaris lumbrico- ides</i>	
Reductions- teilung in Spermio-genese							Y Classe X Classe
Reductions- teilung in Oogenese							X Classe X Classe
Diploider Kern des Männchens							Samen Y + Ei X
Diploider Kern des Weibchens							Samen X + Ei X

Fig. 273.

drei ersten Längsreihen des Schemas (Fig. 272) veranschaulicht ist, wird die Entwicklung des Eies zu einem Geschöpf weiblichen oder männlichen Geschlechts dadurch bestimmt, ob es von einem Spermatozoon mit oder ohne ein X-Chromosom befruchtet wird. „Since the idiochromosomes“, heißt es in einer von WILSONS Abhandlungen, „form the distinction differential between the nuclei of the two sexes, it is obvious that these chromosomes are definitely coordinated with the sexual characters“.

Schwieriger als beim Protenor-Typus sind die einschlägigen Verhältnisse beim zweiten und dritten Typus zu ermitteln. Dem während dort beide Geschlechter in der Zahl der Chromosomen einen durchgreifenden Unterschied erkennen lassen, zeigen sie beim Lygaeus-Typus die gleiche totale Zahl der Chromosomen, und ein Unterschied besteht nur in der ungleichen Größe der beiden Geschlechtschromosomen X und Y. Der Chromosomenbestand der somatischen oder diploiden Kerne im weiblichen und männlichen Geschlecht läßt sich in diesen Fällen durch die Formel XX und XY ausdrücken (vgl. das Schema Fig. 272 Lygaeus-Typus dritte Längsreihe). Die beiden Arten von Spermatozoen

unterscheiden sich dadurch, daß die eine ein X-Chromosom, die andere ein Y-Chromosom besitzt (Schema Längsreihe 2). In diesem Verhältnis erblickt WILSON einen doppelten Beweis, daß die männlichen oder weiblichen Tiere durch die Art der Samenfäden, welche in die Eier eintreten, bestimmt werden. „Denn auf der einen Seite“, bemerkt er, „muß das Y-Chromosom, das leicht an seiner geringen Größe zu erkennen ist, von der Y-Klasse der Samenfäden abgeleitet werden, und es ist nur auf die Tiere männlichen Geschlechts beschränkt. Auf der anderen Seite sind die Beziehungen der X-Chromosomen dieselben wie beim ersten Typus und berechtigen zu dem entsprechenden Schluß über die Bedeutung der X-Klasse der Spermatozoen als solcher, die das weibliche Geschlecht bestimmen. (Vergleiche hierzu das Schema Fig. 272, 3.—5. Längsreihe, welche die Kernverhältnisse des Lygaeus-Typus im befruchteten Ei und bei den Reifeteilungen der Oocyten und Spermioeyten veranschaulichen.)

Bei dem dritten Typus sind die Verschiedenheiten zwischen den Reifeteilungen bei der Spermio- und Oogenese am auffälligsten, und ebenso besteht der größte Unterschied im Chromosomenbestand der diploiden Kerne im männlichen und weiblichen Geschlecht. Das Schema Fig. 273 gibt hierüber für verschiedene Tierarten Aufschluß. Wie aus ihm hervorgeht, kann die Zahl der Chromosomen im weiblichen Geschlecht die Zahl im männlichen um 2—5 übertreffen, um 2 bei *Syromastes*, um 3 bei *Celastocoris*, um 4 bei *Acholla* und sogar um 5 bei *Ascaris lumbricoides*.

Während eine Zeitlang Geschlechtschromosomen nur bei verschiedenen Insektenarten aufgefunden werden konnten, ist man seit einigen Jahren bemüht, ihr Vorkommen auch für andere Tierklassen nachzuweisen. Mit Erfolg ist dies bis jetzt beim Studium der Nematoden geschehen. So lassen sich z. B. bei *Strongylus paradoxus* zwei Arten von Spermatozoen mit 6 bzw. 5 Chromosomen nachweisen, während bei allen Reifeiern die Chromosomenzahl des Eikerns 6 beträgt (BOVERI, MISS BORING, EDWARDS, GULICK). Dementsprechend unterscheiden sich auch die aus den befruchteten Eiern hervorgehenden Embryonen durch die ungleiche Zahl der Chromosomen in ihren diploiden Kernen. Bei einem Teil wurden 11, bei einem anderen Teil 12 Chromosomen gezählt. Jene sind daher offenbar für das männliche, diese für das weibliche Geschlecht nach der beim Insektenstudium gewonnenen Hypothese determiniert.

Dagegen ist das Vorkommen von Geschlechtschromosomen bei Vertebraten noch nicht mit Sicherheit erwiesen (GUYER, GUTHERZ, JORDAN, WINIWATER u. a.).

Eine wichtige Stütze hat endlich die hier besprochene Hypothese noch durch interessante, von MORGAN, BAEHR und STEVENS angestellte Untersuchungen gewonnen, welche von manchen Forschern gleichsam als eine Probe auf das Exempel angesehen werden. Es handelt sich bei ihnen um das Studium der Kernverhältnisse in solchen Fällen von Parthenogenese, in welchen geschlechtlich erzeugte Generationen mit ungeschlechtlichen einen gesetzmäßigen Zyklus bilden. Bei Blattläusen, wie *Aphis saliceti* und bei Rebläusen (*Phylloxera*) entwickeln sich aus befruchteten Eiern stets nur Weibchen. Würde hier also die Befruchtung auch durch zwei Arten von Samenfäden geschehen, so würde sich dieser Umstand zu Ungunsten der Hypothese verwerthen lassen. Das nähere Studium der Spermio-genese hat jedoch auch diesen Fall zu ihren Gunsten

entschieden. Bei *Aphis saliceti* z. B. finden sie sich im Kern der Spermatoocyte zwei gewöhnliche und ein X-Chromosom (Fig. 274). Sie werden bei der ersten Reifungsteilung in der für den Protenor-Typus beschriebenen Weise auf die beiden Prä spermatiden in ungleicher Weise verteilt, daß jede von ihnen zwei Tochterchromosomen, aber nur eine das ungeteilte X-Chromosom empfängt (Fig. 275, 276).

Es werden also auch hier zwei Arten von Prä spermatiden gebildet, aber von ihnen beginnt hierauf die eine Art, welche des X-Chromosoms entbehrt, zu verkümmern und zugrunde zu gehen (Fig. 277 B), während die andere (A) sich noch einmal in gleichmäßiger Weise teilt und 2 Spermatiden liefert, von denen jede außer den beiden typischen Tochterchromosomen auch ein X-Chromosom erhält. Daher werden bei *Aphis* — und das gleiche gilt für *Phylloxera* — alle Eier, aus denen sich partenogenetische Weibchen entwickeln, nur von Spermatozoen mit dem „weibchenbestimmenden X-Element“ befruchtet. Denn die andere Sorte von Samenfäden war ja im Verlauf der Spermiogenese zugrunde gegangen.

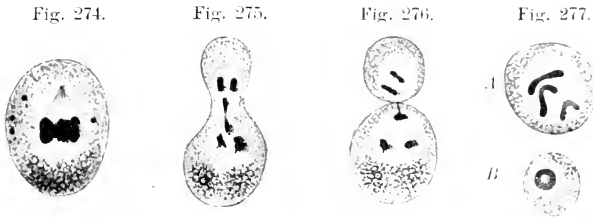


Fig. 274—277. Vier Stadien aus der Spermatogenese von *Aphis saliceti*. Nach v. BAEHR.

Fig. 274—276. Drei Stadien der ersten Reifeteilung.

Fig. 274. Spindel der Spermatoocyte mit zwei Tetraden und einem Heterochromosom.

Fig. 275. Teilung in zwei ungleich große Tochterzellen, von denen die kleinere nur zwei Dyaden, die größere zwei Dyaden und das Heterochromosom empfängt.

Fig. 276. Die aus der Teilung hervorgegangenen zwei ungleich großen Prä spermatiden, von denen nur die größere das Heterochromosom besitzt.

Fig. 277. Die kleinere Prä spermatide B geht zugrunde, die größere teilt sich noch einmal in zwei Spermatiden, von denen jede außer den zwei typischen Tochterchromosomen auch ein Teilstück, das Heterochromosom, enthält.

Wenn später bei Beginn der ungünstigen Jahreszeit in den partenogenetisch erzeugten Weibchen Eier entstehen, die teils zu Männchen, teils zu Weibchen werden, so hat sich auch für dieses Verhältnis eine cytologische Erklärung gefunden. In dem einzigen Richtungskörper, der gebildet wird, stößt ein Teil der Eier von den beiden X-Chromosomen eins aus, während der andere Teil beide X-Elemente zurückbehält. Dieser liefert die weiblichen, jener die männlichen Individuen.

## B. Das Heterochromosomenproblem und der Dimorphismus von Eiern.

Kürzlich hat SEILER bei Schmetterlingen, namentlich bei einigen Arten von Psychiden, feststellen können, daß bei ihnen im Gegensatz zu allen bisher beschriebenen Fällen, wo das männliche Geschlecht das digametische war, umgekehrt das weibliche Geschlecht zweierlei reife

Eizellen produziert. Während die männlichen Geschlechtszellen vor der Reife eine gerade Chromosomenzahl besitzen, ist in den Ovogonien und Ovocyten ein Chromosom weniger enthalten; dies ungepaarte Chromosom ist daher als Heterochromosom zu bezeichnen. Bei der Eireife entstehen nun durch die Richtungskörperbildung zweierlei Sorten von Eiern, solche mit und solche ohne Heterochromosomen. Durch Befruchtung mit Samenfäden, die ihrerseits alle ein Heterochromosom besitzen, werden daher zweierlei Embryonen gebildet; die einen besitzen 2 Heterochromosomen und werden zu Männchen, die anderen mit nur 1 Heterochromosom werden zu Weibchen. Bezeichnen wir das Heterochromosom mit  $x$ , alle übrigen Chromosomen, die man auch als Autosomen den Heterochromosomen gegenübergestellt hat, mit  $n$ , so lautet nach SEILER das einfachste Schema für einen Chromosomenzyklus eines Schmetterlings wie folgt:

$$\begin{array}{ccc}
 \text{Zygoten} & \text{Gameten} & \text{Zygoten} \\
 \text{♀} = 2n + x & \times \left\{ \begin{array}{l} n \\ n + x \end{array} \right. & \begin{array}{l} \text{---} \\ \text{---} \\ \text{---} \end{array} \begin{array}{l} 2n + x = \text{♀} \\ 2n + 2x = \text{♂} \end{array} \\
 \text{♂} = 2n + 2x & \left\{ \begin{array}{l} n + x \\ n + x \end{array} \right. & 
 \end{array}$$

Derartige Entdeckungen lehren gewiß, daß die mikroskopische Forschung, wie es von einzelnen Seiten behauptet wird, nichts weniger als erschöpft ist. Die wenn auch mühsamen Chromosomenstudien stellen neben vielen anderen Richtungen mikroskopischer Forschung, zumal wenn sie von der vergleichenden Methode beherrscht und geleitet werden, ein Gebiet dar, auf dem noch reiche Ausbeute für weitere biologische Erkenntnis zu erwarten ist.

C. Das weitere Schicksal des durch den Befruchtungsakt zusammengeführten väterlichen und mütterlichen Chromatins in den Kerngenerationen, die vom Keimkern abstammen.

a) Die Autonomie des väterlichen und mütterlichen Chromatins.

Nach der Entdeckung des Befruchtungsprozesses wurde alsbald von verschiedenen Seiten mit Recht die Frage aufgeworfen, ob im Keimkern sich das väterliche und das mütterliche Chromatin beim weiteren Verlauf der Entwicklung getrennt erhalten oder ob zwischen beiden allmählich eine Verschmelzung eintritt. Durch Beobachtung wurde eine Entscheidung herbeizuführen versucht. Zugunsten der ersten Alternative ließ sich die von VAN BENEDEN festgestellte Tatsache verwerten, daß im Ei von *Ascaris* Ei- und Samenkerneln lange Zeit getrennt bleiben, jeder für sich gleich viel Chromosomen bildet und der Furchungsspindel liefert, und daß die Teilprodukte dieser Chromosomen auf die beiden ersten Embryonalzellen so verteilt werden, daß jede gleich viel Tochterchromosomen vom Eikern wie vom Samenkernel erhält.

Es konnte auf diesem Fundament die Hypothese (VAN BENEDEN, BOVERI) aufgestellt werden, daß in allen vom befruchteten Ei abstammenden Zellen die Chromosomen ihrer Kerne zur Hälfte väterlicher, zur Hälfte mütterlicher Herkunft sind. Die Lehre von der Individualität der Chromosomen gab ja dieser Annahme auch eine weitere theoretische

Stütze. Seitdem sind noch mehrere Tatsachen an anderen Objekten aufgefunden worden, welche, um einen von HAECKER vorgeschlagenen Ausdruck zu gebrauchen, für die Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanzen sprechen. Während bei *Ascaris* sich die Autonomie nur für das erste Teilstadium mit völliger Sicherheit behaupten läßt, haben HAECKER, RÜCKERT und CONKLIN bei einigen Tierarten Beobachtungen gemacht, welche das gleiche für spätere Zellgenerationen beweisen sollen.

HAECKER hat für *Cyclops brevicornis*, RÜCKERT für *Cyclops strenuus* gefunden, daß die Kerne der Embryonalzellen auf späteren Stadien der Entwicklung eine Zusammensetzung aus zwei Hälften erkennen lassen (Fig. 278). In vielen Zellen sahen sie statt eines einfachen zwei dicht nebeneinander gelagerte Kernbläschen oder einen zweilappigen Kern (Fig. 279) mit einer nach innen einspringenden Scheidewand. Wenn die Kerne sich zur Teilung anschiekten, bildeten sich zwei mehr oder minder getrennte Fadenknäuel (Fig. 278 B). Auch die Spindel erscheint häufig

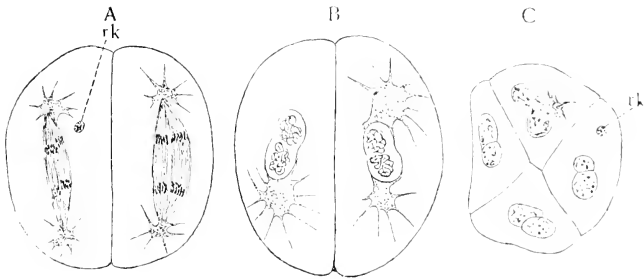


Fig. 278. Furchungsstadien des Eies von *Cyclops* (*strenuus* A und B, *brevicornis* C), um die Gonomerie der Kerne (C) und die Autonomie des väterlichen und des mütterlichen Chromatins zu beweisen. Nach RÜCKERT und HAECKER.

wie aus zwei parallel gelagerten Spindeln mit zwei getrennten Gruppen von Chromosomen (Fig. 278 A) zusammengesetzt. Ferner sind zweiteilige Kerne von CONKLIN noch bei *Crepidula* (Fig. 280) gefunden worden. HAECKER hat den zweiteiligen Zustand der Kerne als Gonomerie oder ihren gonomeren Zustand und die beiden Hälften (Fig. 280) als die Gonomeren bezeichnet. Wie RÜCKERT ist er der Ansicht, daß derartige Bilder sich als Beweis für das Selbständigbleiben oder für die Autonomie der mütterlichen und der väterlichen Kernsubstanzen und gegen die Annahme einer gegenseitigen Vermischung beider verwerten lassen. HAECKER will ferner einen Hinweis auf die Zusammensetzung des Kerns aus einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte auch in dem häufig zu beobachtenden, symmetrischen Auftreten zweier Nukleolen erkennen. Doch will uns scheinen, als ob dieser Beweis etwas weit hergeholt ist und als ob ein innerer Zusammenhang zwischen dem paarigen Auftreten der Nukleolen und dem gesonderten Fortbestehen individueller Chromosomen fehlt. Denn wie HAECKER ja selbst darstellt, sind die Nukleolen Gebilde, die sich bei den Teilungen auflösen und dann wieder neu bilden; auch beschreibt er selbst, daß bei längerer Kernruhe

beide Nukleolen zu einem einzigen verschmelzen, und daß häufig noch Nebennukleolen neben zwei größeren Hauptnukleolen beobachtet werden.

Somit ist das tatsächliche Beobachtungsmaterial, auf welches sich die Lehre von der Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanzen begründen läßt, zurzeit noch als ein sehr spärliches zu bezeichnen. Auf die theoretische Seite der Frage soll erst später in anderem Zusammenhang noch näher eingegangen werden.

#### b) Die Synapsis.

Die beiden in naher Beziehung zueinander stehenden Hypothesen von der Individualität der Chromosomen (S. 236) und von der Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanz haben in den letzten Jahren eine Ergänzung durch eine dritte Hypothese erfahren, die, wenn sie eine richtige Interpretation der Tatsachen gibt, von großer Bedeutung zu werden verspricht. Ihr zufolge sollen die

Fig. 279.

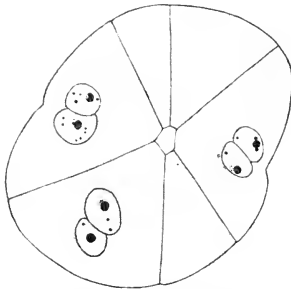


Fig. 280.

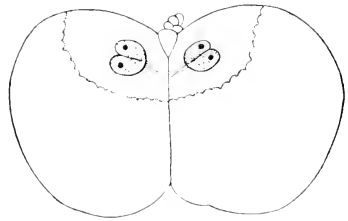


Fig. 279. 16-Zellenstadium vom *Cyclops brevicornis*. Nach HAECKER.  
Fig. 280. 2-Zellenstadium von *Crepidula*. Nach CONKLIN.

väterlichen und die mütterlichen Chromosomen sich zwar in der Reihe der Kerngenerationen lange Zeit getrennt erhalten, dann aber soll, wenn der Reifeprozess der Eier und der Samenzellen für eine neue geschlechtliche Fortpflanzungsperiode beginnt, eine Konjugation oder Kopulation der bis dahin getrennt gebliebenen väterlichen und mütterlichen Chromosomen und ein Substanztausch zwischen ihnen zustande kommen. Die Hypothese ist von den amerikanischen Forschern MONTGOMERY (X 1901), SUTTON (X 1902, 1903), Mc CLUNG (X 1901) aufgestellt und von HAECKER, BOVERI, STRASBURGER, MORGAN u. a. angenommen und von dem letztgenannten Forscher bis in ihre letzten Konsequenzen durchgeführt worden.

Die Konjugation, so nimmt man an, geht vor sich auf einem Stadium der Ei- und Samentreife, das MOORE in seiner Arbeit über die Spermatogenese der Schachier (X 1896) als *Synapsis* bezeichnet hat. (*συνάπτω*, to fuse together.) Auf dem Stadium, das längere Zeit währt, findet man das Chromatin in einer Hälfte des Kerns dichter zusammengedrängt, in einer Gegend, wo nach außen von der Kernmembran im Protoplasma auch die Sphäre mit dem Zentrosom gelegen ist. Im Anschluß hieran tritt dann später wieder eine Lockerung ein, der Kern-

faden beginnt sich jetzt deutlicher zu differenzieren, und wie schon früher besprochen wurde, in Segmente, welche der halben Chromosomenzahl entsprechen und daher bivalent sind, abzuteilen. Die weitere Folge ist die Bildung der Vierergruppen, die wir ja schon früher auf die paarige Vereinigung von Mutterchromosomen, die früh in Tochterchromosomen gespalten sind, zurückgeführt haben.

Hier läßt sich die Frage aufwerfen, was hat die in einer bestimmten Periode der Oo- und Spermiogenese eintretende Anhäufung und Zusammendrängung des Chromatins an einer Stelle des Kernbläschens für eine Bedeutung und für einen Zweck?

MONTGOMERY, überzeugt von der Richtigkeit der Individualitätshypothese der Chromosomen, sprach zuerst die Ansicht aus, daß während der Synapsis eine Konjugation oder Kopulation zweier univalenter Chromosomen zu einem bivalenten Element stattfindet, und daß von den kopulierenden Chromosomen das eine mütterlicher, das andere väterlicher Herkunft sei. Bei der Reduktionsteilung werde die Copula wieder in ihre Bestandteile getrennt. Zugunsten seiner Hypothese führt MONTGOMERY folgende drei Argumente an:

Bei *Ascaris megaloccephala univalens* sei zwei die normale Chromosomenzahl: Ei- und Samenkern besäßen nun ein einziges Element, erst durch ihre Vereinigung erhalte der Keimkern wieder zwei. Wenn daher beim Reifeprozess der Spermatoeyten und Oocyten der nächsten Generation sich zwei univalente Chromosomen zu einem bivalenten in der Synapsis verbinden, so müsse eines väterlicher, das andere mütterlicher Herkunft sein.

Zweitens beobachtete MONTGOMERY bei manchen Hemipteren, daß in ihren Ovo- und Spermatogonien zwei Chromosomen durch ihre Größe von den übrigen in auffallender Weise abweichen, daher sie von ihm als Heterochromosomen bezeichnet wurden. Während der Synapsis vereinigen sich letztere und werden durch die Reifeteilungen so verteilt, daß jeder Samenkörper und jedes reife Ei nur eines erhält. Wenn daher in der Synapsis der nächsten Generation wieder zwei Heterochromosomen in Paarung getroffen werden, so muß das eine vom Samenkern, das andere vom Eikern abstammen.

Drittens war von MONTGOMERY bei mehreren Species, sowie von SUTTON bei *Brachystola* bemerkt worden, daß die Chromosomen in der Spermio- und Ovogenese paarweise von sehr verschiedener Größe sind. In der Synapsis konjugieren aber stets nur Chromosomen von gleicher Größe und werden bei der Reifeteilung so verteilt, daß sowohl jede Eizelle als jede Samenzelle nur ein Element der Serie erhält. Bezeichnet man die Serie für den Samenkern mit  $A, B, C, \dots, N$  und für den Eikern mit  $a, b, c, \dots, n$ , so kommen durch die Befruchtung beide Serien in einem Kern zusammen. Später muß dann nach dem oben Gesagten  $A$  mit  $a$ ,  $B$  mit  $b$ ,  $C$  mit  $c, \dots, N$  mit  $n$  in der Synapsis kopulieren, also ein Chromosom väterlicher mit einem solchen mütterlicher Herkunft.

Indem BOVERI (VIII 1904) sich den Ausführungen von MONTGOMERY und SUTTON anschloß, hielt er es ebenfalls für wahrscheinlich, daß es sich bei der Zusammendrängung des Chromatins in der Synapsis um das gegenseitige Ansuchen homologer, zuvor weit auseinander gelegener Chromosomen handele. Wenn sie in diesem Zeitpunkt eine An-

ziehung aufeinander ausüben, so müssen sie eine Umstimmung erfahren haben. Denn während der vorher herrschenden Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanzen haben ja die väterlichen Chromosomen untereinander und die mütterlichen untereinander eine engere Affinität gezeigt. Ferner ist BOVERI geneigt, der Kopulation noch eine tiefere Bedeutung durch die Annahme beizumessen, daß während ihrer Dauer die konjugierten Chromosomen gewisse Substanzen, wie zwei konjugierte Paramäcien, austauschen und daher, wenn sie sich trennen, nicht mehr die gleichen wie zuvor sind.

Am weitesten ist bis jetzt der amerikanische Forscher MORGAN (XII 1921) mit seinen Schülern in dem Versuch gegangen, verschiedene stoffliche Qualitäten in dem Aufbau der Chromosomen gleichsam zu lokalisieren. Überzeugt von der Richtigkeit der später noch ausführlich zu erörternden Kernplasmatheorie, nach welcher die chromatische Kernsubstanz der hauptsächlichliche Träger der bei der Zeugung vererbt werden den Eigenschaften ist (Kap. XII), nimmt er zum Ausgangspunkt für seine Hypothese Vererbungsexperimente an *Drosophila melanogaster*, die er nach der gleichfalls erst später zu besprechenden Methode von MENDEL (Kap. XII) angestellt hat. Bei seinen vieljährigen Kreuzungen

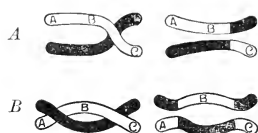


Fig. 281. A Synapsis mit einfacher Überkreuzung („Chiasmatische Typie“) (crossing over) und Austausch, der an einer Stelle jedes Chromosoms vor sich geht. B Synapsis mit doppelter Überkreuzung und Austausch, der an zwei Stellen jedes Chromosoms vor sich geht. (Nach MULLER aus NACHTSHEIM.)

hat er zahlreiche Mutationen von *Drosophila* gezüchtet und mehr als 100 mendelnde Erbfaktoren untersuchen können. Im Verlauf der Synapsis sollen nun — so wird zur Erklärung der Mendelversuche von MORGAN und seinen Schülern angenommen — je zwei gepaarte Chromosomen sich einmal oder zweimal überkreuzen oder umeinander wickeln, an den Berührungspunkten verschmelzen und sich dann später wieder trennen, nachdem ein Austausch von Chromosomenstücken zwischen den Paaren stattgefunden hat. Der Vorgang wird durch die beiden von MULLER (X 1916) angefertigten Schemata (Fig. 281 A und B) für die einfachen und für die doppelte Überkreuzung veranschaulicht. Im weiteren Ausbau dieser Hypothesen sucht MORGAN nachzuweisen, „in welchem Chromosom je ein Faktor für eine bestimmte Eigenschaft von *Drosophila* lokalisiert ist, ja er geht sogar noch weiter, er berechnet unter der Annahme einer linearen Anordnung der Erbfaktoren ihre Lage im Chromosom, d. h. den relativen Abstand einzelner Faktoren von anderen im gleichen Chromosom; er stellt durch seine Untersuchungen sozusagen die „Architektur“ jedes einzelnen Chromosoms von *Drosophila* fest“ (NACHTSHEIM X 1909).

Indem wir uns auf eine sachliche Darstellung der Befunde und der an sie geknüpften weitausschauenden Hypothesen beschränken, wird an anderer Stelle, nachdem wir unseren Gesichtskreis zuvor noch mehr erweitert haben, auf ihre Beurteilung zurückgekommen werden.



D. In der Natur vorkommende oder experimentell erzeugte Störungen des Befruchtungsprozesses, welche die Erscheinungen der Überfruchtung oder der Polyspermie in tierischen Eiern hervorrufen.

Es kann für das Tierreich als ein allgemeines Gesetz festgestellt werden, daß die normale Befruchtung stets nur durch einen einzigen Samenfaden erfolgt. Unter abnormen Bedingungen können indessen in das Ei auch zwei, drei und noch viel zahlreichere Samenfäden eindringen und dadurch Erscheinungen hervorrufen, für die der Name Überfruchtung oder Polyspermie von O. und R. HERTWIG eingeführt worden ist.

Man kann Überfruchtung künstlich hervorrufen, wenn man die Eier auf experimentellem Wege schädigt, sei es, daß man sie nach ihrer Entleerung aus dem Muttertier längere Zeit unbefruchtet liegen läßt, z. B. Echinodermeneier im Meerwasser, sei es, daß man sie vorübergehend in eine höhere oder eine niedere Temperatur bringt und so in eine Wärme- oder Kältestarre versetzt, sei es, daß man sie durch chemische Mittel beeinflußt, sie chloroformiert oder mit Chloralhydrat, Morphin, Strychnin, Nikotin, Chinin usw. behandelt, sei es, daß man sie auf mechanischem Wege (durch Schütteln) alteriert (O. und R. HERTWIG VIII 1887). Interessant ist es, bei allen diesen Mitteln zu sehen, wie der Grad der Überfruchtung gewissermaßen zu dem Grad der Schädigung in einer Proportion steht (HERTWIG). Samenfäden bohren sich z. B. in Eier, die schwach mit Chloral behandelt sind, in geringer Zahl, dagegen zahlreicher in stärker narkotisierte Eier ein. Übrigens läßt sich auch bei vollkommen normal beschaffenen Eiern Überfruchtung durch einen einfachen Kunstgriff hervorrufen, nämlich dadurch, daß man sehr konzentrierten Samen verwendet, weil dann mehreren Samenfäden Gelegenheit geboten wird, sich gleichzeitig an das Ei anzusetzen und einzudringen, ehe noch eine Dotterhaut hat gebildet werden können (BOVERI, BRACHET, HERLANT).

Überfruchtung ist unverträglich mit einem normalen Entwicklungsverlauf. Wie bei Seeigeleiern sich leicht verfolgen läßt, verbinden sich beim Eindringen von zahlreicheren Samenfäden selten mehr als zwei Spermakern mit dem Eikern (Fig. 251 A und B), während die übrigen in einiger Entfernung von ihm sich in haploide Samenspindeln umwandeln. In der Folge werden die allerverschiedenartigsten pluripolaren Mitosen gebildet, welche schon auf S. 228 eine kurze Besprechung gefunden haben. Unter diesen Umständen kann es zu keinem regulären Furchungsprozeß kommen. Gewöhnlich teilen sich derartig überfruchtete Eier sehr verspätet plötzlich in viele kleinere und größere Stücke durch einen Vorgang, den O. und R. HERTWIG zuerst als Knospenfurchung beschrieben haben. Es entstehen aus ihnen unregelmäßige Maulbeerkugeln mit ungleich großen Zellen; aus diesen werden dann Keimblasen, die ein pathologisches Aussehen darbieten; da ihre Höhle von ausgestoßenen Körnern und Kugeln, den Produkten von zerfallenen und aus dem normalen Verband in das Blastocoel ausgestoßenen Zellen, erfüllt ist, haben sie den Namen Stereoblastulae (O. und R. HERTWIG) erhalten. Gewöhnlich sterben die Keime infolge der Überfruchtung auf diesem Stadium ab, selten entwickeln sich einige von ihnen noch etwas weiter, ehe sie ebenfalls zerfallen.

Normaler gestaltet sich am Anfang die Entwicklung von doppelt befruchteten, oder, wie man sich kurz ausdrücken kann, von dispermen Eiern. Aus dem Eikern, der sich mit zwei Samenkernen verbunden hat, der zwei Zentrosomen und bald durch ihre Teilung deren vier besitzt, entsteht eine sehr regelmäßige, vierstrahlige Figur oder ein Tetraster (HERTWIG, Fol.).

Zu derselben Zeit, in der normal befruchtete Eier sich zweiteilen, zerfallen die dispermen durch Ausbildung einer doppelten und gekreuzten Teilungsebene in vier Zellen und behalten auch im weiteren Verlauf diesen Vorsprung in der Entwicklung bei. Mit ihrem Studium hat sich BOVERI, indem er disperme und in gleicher Weise auch trisperme Eier isolierte und bei getrennter Zucht weiter verfolgte, eingehend beschäftigt und festgestellt, daß ihre Entwicklungsfähigkeit über das Keimblasenstadium ebenfalls nicht weiter hinausgeht, obwohl die Zellteilung ja äußerlich ein fast normales Aussehen darbietet. In seinen Versuchen konnte die Verminderung der Entwicklungsfähigkeit nicht auf eine Schädigung des Protoplasmas zurückgeführt werden, da er zu seinen Versuchen ganz normale frische Eier benutzt und die Überfruchtung nur durch Verwendung einer stärker konzentrierten Samenflüssigkeit erzielt hatte. Die Ursache kann daher nur in der Kernsubstanz zu suchen sein. In betreff derselben stellt BOVERI die Hypothese auf, daß die einzelnen Chromosomen ungleichwertig sind und daß sie infolge der Bildung pluripolarer Mitose (z. B. des Tetrasters) nicht nur in ungleicher Zahl, sondern auch in abnormer Kombination auf die Tochterzellen bei der Teilung übertragen werden. Dementsprechend sucht er in der gestörten Qualitätenkombination durch Verbindung nicht-zusammengehörender Chromosomen in den einzelnen Embryonalzellen das schädigende Moment bei der Entwicklung dispermer und polyspermer Keime.

Nehmen wir z. B. den Tetraster eines dispermen Eies von *Strongylocentrotus*. Aus drei haploiden Kernen mit 18 Chromosomen entstanden, muß er deren 54 besitzen. Dieselben verteilen sich bei der vierpoligen Karyokinese auf die vier Spindeln, welche zwischen den vier Zentrosomen des Tetrasters entstanden sind. Wie ihre Verteilung hierbei erfolgt, hängt viel von Zufälligkeiten ab und ist im Endergebnis jedenfalls eine sehr unregelmäßige, da man bei Durchmusterung vieler Tetraster die Zahl der Chromosomen auf den einzelnen Spindeln sehr erheblich schwanken sieht. So nimmt in einem Beispiel BOVERI an, daß von den 54 Chromosomen eine Spindel 26, eine zweite 12, eine dritte 10 und die vierte nur 6 erhalten hat. Dementsprechend fallen auch die Kerne bei der simultanen Bildung der vier Tochterzellen sehr verschieden aus, da der eine 18, der zweite 22, der dritte 32 und der vierte 36 Chromosomen in sich aufnimmt. Das derart gestörte Verhältnis in der Chromatinverteilung ist für den weiteren pathologischen Verlauf verantwortlich zu machen.

Durch BRACHET und HERLANT ist neuerdings die Überfruchtung von Froscheiern zum Gegenstand ergebnisreicher Studien gemacht worden. Sie wurde auch durch Verwendung von stark konzentriertem Samen hervorgerufen. Die Zahl der eingedrungenen Samenfäden kann sich von zwei bis auf 100 und mehr belaufen. Von ihnen kopuliert unter allen Umständen nur ein einziger Spermakern mit dem Eikern, während die übrigen, solange ihre Zahl nicht eine gewisse Grenze über-

steigt, sich in der animalen Rinde in gleichen Abständen verteilen und zu Spermaspindeln umwandeln.

Nach der Zahl der eingedrungenen Samenfäden richtet sich der weitere Verlauf der Teilung. In dispermen Eiern bilden sich zwei Spindeln aus, eine diploide aus dem verschmolzenen Ei- und Samenkern (Amphicaryon) und eine haploide Spermaspindel (Monocaryon). Sie gegenseitig in ihrer Lage beeinflussend, nehmen sie eine parallele Stellung

Fig. 282.

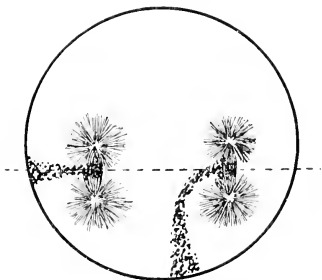


Fig. 283.

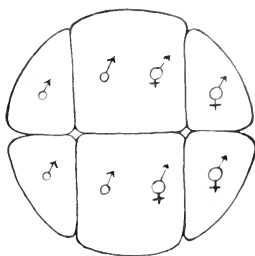


Fig. 282. Froschei, das von zwei Samenfäden befruchtet ist (dispermes). Nach HERLANT.

Fig. 283. Zweites Furchungsstadium eines dispermen Froscheies. Nach HERLANT.

Fig. 284.

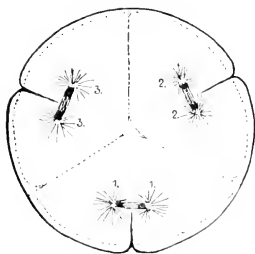


Fig. 285.

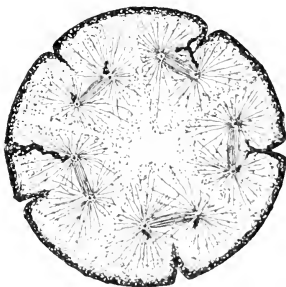


Fig. 284. Trispermes, von drei Samenfäden befruchtetes Froschei. Die punktierten Linien zeigen die Grenzen der Spermaenergiden an.

Fig. 285. Froschei, das von fünf Samenfäden befruchtet ist (Pentaspermie). Nach BRACHET.

zueinander ein (Fig. 282), wie in dem Doppelspindeltypus, welchen schon BOYER in dem dispermen Seeigel zuweilen neben dem Tetraster beobachtet und analysiert hat. Das Froschei wird in diesem Fall wie ein normal befruchtetes regelmäßig in zwei Hälften geteilt, von denen aber jede zwei Tochterkerne besitzt, einen diploiden und einen haploiden. Wenn sich darauf jeder der beiden Kerne wieder für sich in eine Spindel umwandelt, zerfällt das Ei gleichzeitig in sechs Stücke, jede Halbkugel in drei, in der durch Fig. 283 angegebenen Weise. Von ihnen sind vier

Embryonalzellen mit einem einfachen Kern, und zwar zwei mit einem haploiden ♂ und zwei mit einem diploiden Kern ♀ versehen, je nachdem sie von der Spermaspindel oder dem Keimkern abstammen. Die zwei größeren mittleren Zellen aber bergen zwei Kerne, nämlich jede einen haploiden und einen diploiden Kern.

Wenn die Überfruchtung durch drei oder mehr Samenfäden erfolgt ist, doch so, daß ihre Gesamtzahl nicht 12—15 übersteigt, verteilen sich die getrennt bleibenden Spermakerne über die pigmentierte animale Oberfläche des Eies, und indem sie vermöge ihrer Zentrosomen eine anziehende Wirkung auf das Protoplasma ihrer Umgebung ausüben, werden sie der Ausgangspunkt für eine entsprechende Anzahl von Territorien, die durch neutrale Zonen gegeneinander abgegrenzt und als Spermaenergiden von BRACHET bezeichnet worden sind. Zwischen ihnen stellt sich ein Zustand des Gleichgewichts her. Indem weiterhin sich die Samenkerne und der befruchtete Eikern gleichzeitig in Spindeln umwandeln, bilden sich senkrecht zur Längsachse derselben so viele Teilebenen aus, als Samenfäden eingedrungen sind, und zerlegen das Ei in eine dementsprechende Anzahl von Embryonalzellen (Barockfurchung von BORX). Bei Trispermie (Fig. 284) teilt sich also das Ei in drei, bei fünffacher Befruchtung (Fig. 285) in fünf Stücke usw. Jede Zelle erhält dabei zwei Tochterkerne und zwei Zentrosomen mit ihren Sphären zugeteilt. Je nach ihrer Lage zueinander können die beiden Tochterkerne auch weiterhin getrennt bleiben und sich wieder für sich zu Spindeln umwandeln, oder sie verschmelzen bei größerer Annäherung untereinander und dienen zum Ausgangspunkt für pluripolare Mitosen.

Wenn die Überfruchtung eine sehr starke ist, so entstehen aus einer Anzahl nahe beieinander eingedrungener Samenfäden, ehe noch ihre Zentrosomen in Aktion getreten sind, Haufen und Ketten von Spermakernen; diese wandeln sich dann weiterhin in pluripolare Mitosen um. In solchen Fällen bleibt das Ei ungeteilt und beginnt sehr früh zu zerfallen. Aber auch bei mittleren Graden der Überfruchtung ist es dem Untergang geweiht, der auf dem Blastulastadium oder etwas später eintritt. Am längsten lassen sich di- und trisperme Eier züchten. Doch auch die aus ihnen entstehenden Larven werden pathologisch und sterben früher oder später ab.

Außer der bisher besprochenen pathologischen Überfruchtung kommt ein Eindringen mehrerer Samenfäden auch normalerweise bei manchen Tierarten vor, deren Eier sehr dotterreich sind. In diesen Fällen kann man von einer physiologischen Überfruchtung zum Unterschied von der pathologischen sprechen. Sie ist bei vielen Arthropoden durch BLOCHMANN und HENKING, bei Sclachiern und Reptilien durch RÜCKERT und OPPEL beobachtet worden. Die beiden letztgenannten Forscher haben hierbei die interessante Beobachtung gemacht, daß von den in das Ei eindringenden Samenfäden nur einer mit dem Eikern kopuliert, und daß von ihrem Verschmelzungsprodukt allein die Kerne aller Embryonalzellen abstammen, während die übrigen, in Mehrzahl vorhandenen Samenkerne außerhalb der Keimscheibe im Dotter liegen bleiben, wo sie zum Teil den Merocyten den Ursprung geben. Hieraus erklärt sich leicht, warum die physiologische Überfruchtung bei Reptilien und Vögeln die embryonale Entwicklung nicht

schädigt. Entsteht doch der Embryo allein aus der Keimscheibe, in welche auch hier wie beim holoblastischen Ei nur ein Samenfaden eindringt.

## 2. Der Befruchtungs- und Reduktionsprozeß der Geschlechtszellen im Pflanzenreich.

Mit den Ergebnissen auf tierischem Gebiet harmonieren in vollkommener Weise die Entdeckungen des Befruchtungsprozesses bei den Pflanzen. Nachdem die Grundlagen unserer Erkenntnis durch die Arbeiten von STRASBURGER (X 1884), GUGNARD (X 1891) und NAWASCHIN (X 1899, 1900) gelegt worden waren, hat sich ein so umfangreiches Beobachtungsmaterial über die verschiedensten Abteilungen des Pflanzenreichs in der Literatur angehäuft, daß uns eine Beschränkung auf die beiden Klassen der Phanerogamen, auf die Angiospermen und die Gymnospermen, geboten erscheint, im übrigen aber auf die botanischen Lehr- und Handbücher und die Fachliteratur verwiesen werden muß. Unter den Angiospermen bieten sich uns als geeignete Objekte für das Studium die Liliaceen, hauptsächlich *Lilium*, *Martagon* und *Fritillaria imperialis* dar, unter den Gymnospermen verschiedene Coniferenarten.

Bei den Angiospermen sind die männlichen Zellen im Pollenkorn enthalten: die nackte Eizelle liegt im Embryosack (Fig. 286 *e*), umgeben von einigen anderen Zellen, die als Antipoden (*an*) (Gegenfüßlerinnen) und Synergiden (Gehilfinnen) unterschieden werden. In ihrer unmittelbaren Nähe befindet sich noch der „sekundäre Embryosackkern“, der bei der Befruchtung ebenfalls eine Rolle spielt. Der Embryosack ist in die Samenanlage und diese selbst noch einmal in einen schützenden Behälter, den Fruchtknoten, eingeschlossen, der sich in den Griffel (*g*) mit der Narbe (*n*) verlängert.

Wenn das Pollenkorn auf die Narbe gelangt ist, beginnt sein Inhalt aus einer erweichten Stelle der Membran hervorzutreten und zu einem langen Schlauch (Fig. 286) auszuwachsen, der sich im Griffel nach abwärts einen Weg bahnt, bis er einen Embryosack (*e*) erreicht. Der Pollenschlauch birgt in seinem protoplasmatischen Inhalt einen vegetativen Kern (Fig. 287 *A ek*), welcher für die Befruchtung ohne Bedeutung ist und schließlich aufgelöst wird, und zwei kleine generative Kerne (*sk*), welche wegen ihrer Rolle bei der Befruchtung sich den tierischen Samenfäden vergleichen lassen. Die generativen Kerne sind daher auch von den Botanikern als Spermakerne bezeichnet worden. Wenn der Pollenschlauch bis an den Embryosack vorgedrungen ist, befinden sich die generativen Kerne an seinem äußersten freien Ende und treten hier durch die aufgequollene, erweichte Zellulosehaut hindurch. Sie (Fig. 287 *B sk*) bahnen sich durch die Synergiden (*syn*) einen Weg zur Eizelle. Der eine von ihnen trifft bei seiner Wanderung bald auf den etwas umfangreicheren Eikern (Fig. 287 *C sk* und *ek*). Beide verschmelzen hierauf zum Keimkern (Fig. 287 *D*).

Die grundlegenden Entdeckungen von STRASBURGER und GUGNARD haben später durch NAWASCHIN (X 1899, 1900) eine sehr interessante Ergänzung erfahren. Durch ihn wurde bei verschiedenen Vertretern der Angiospermen noch eine „zweite Befruchtung“ entdeckt, welche für die Botaniker, wie sich STRASBURGER (X 1900) ausdrückte, „eine Überraschung bildete, die alle Ehre der Unbefangenheit und der Beobachtungsgabe desjenigen machte, dem sie gelang“.

Die zweite Befruchtung besteht darin, daß mit dem sekundären Embryosackkern, der selbst durch Verschmelzung der beiden Polkerne hervorgegangen ist (Fig. 288 *A ck*), sich der zweite der beiden generativen Kerne des Pollenschlauches (*sp*<sub>2</sub>) verbindet und so gleichfalls einen gemischten Kern entstehen läßt, der die Substanzen zweier Elternindividuen, einer weiblichen und einer männlichen Pflanze, in

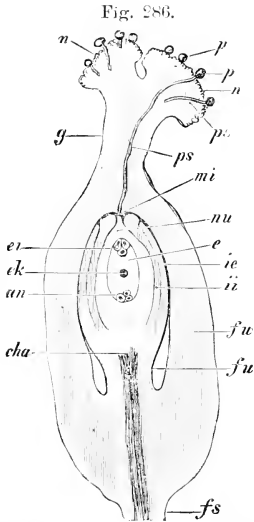
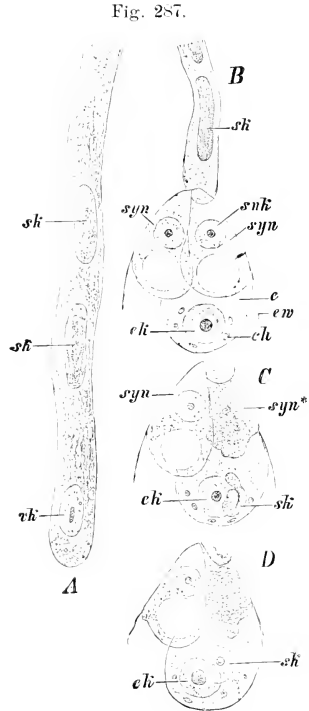


Fig. 286. Fruchtknoten von *Polygonum convolvulus* während der Befruchtung. *fs* stielartige Basis, *fu* Funiculus, *cha* Chalaza, *nu* Nucellus, *mi* Mikropyle, *i* inneres, *ie* äußeres Integument, *e* Embryosack, *ek* Embryosackkern, *ei* Eiapparat, *an* Antipoden, *g* Griffel, *n* Narbe, *p* Pollenkörner, *ps* Pollenschläuche. Nach STRASBURGER, Vergl. 48.

Fig. 287. Der Befruchtungsvorgang bei einer phanerogamen, angiospermen Pflanze, etwas schematisiert. *A* Ende des Pollenschlauches, in ihm die generativen Zellen (*sk*), welche je einen Spermakern enthalten, *ek* der vegetative Zellkern, der schließlich aufgelöst wird. Eier in aufeinanderfolgenden Stadien der Befruchtung. *B—D*. Bei *B* die ins Ei eindringende generative Zelle, mit Spermakern (*sk*), *syn* die in Rückbildung begriffenen Synergiden, *e* die Eizelle, *ek* Eikern, *ew* Embryosackwandung. In *C* Vereinigung von Spermakern (*sk*) und Eikern (*ek*). *D* Stadium vor der Verschmelzung zum Keimkern, *ch* die Anlagen der Chromatophoren. Nach STRASBURGER, Vergl. ca. 500.



sich vereinigt. Die im Pollenschlauchende eingeschlossenen zwei generativen Kerne sind bei manchen Angiospermen wärmförmig gestaltet (Fig. 288 *B sp*<sub>1</sub> und *sp*<sub>2</sub>).

Die beiden bei Angiospermen beobachteten Kernkopulationen hat STRASBURGER (X 1900, 1901) als die generative und die vegetative Befruchtung unterschieden. Generative Befruchtung ist die Ver-

schmelzung von Ei- und Spermakern. Vegetative Befruchtung ist dagegen die Verschmelzung vom sekundären Embryosackkern mit dem zweiten der generativen Kerne. Während die erste zur Entstehung

Fig. 288.

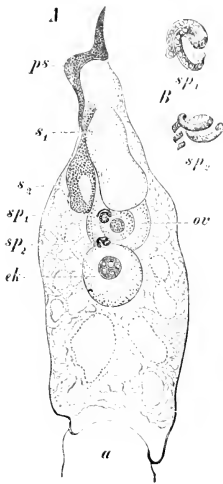


Fig. 288. *A* Embryosack von *Helianthus annuus*. Nach NAWASCHIN. *B* Die männlichen Kerne daraus, stärker vergrößert. *ps* Pollenschlauch, *s<sub>1</sub>* *s<sub>2</sub>* Synergiden, *sp<sub>1</sub>* *sp<sub>2</sub>* männliche Kerne, *ov* Eizelle, *ek* Embryosackkern, *a* Antipoden.

Fig. 289. Medianer Längsschnitt durch die empfängnisreife Samenanlage von *Picea excelsa*. *e* Embryosack mit dem Prothallium gefüllt, *a* Bauchteil, *c* Halsstiel eines Archegonium, *o* Eizelle, *n* der Eikern, *nc* der Nucellus, *p* Pollenkörner auf und in der Knospenwarze, *t* Pollenschläuche, *i* Integument, *s* der Samenflügel. Nach STRASBURGER.

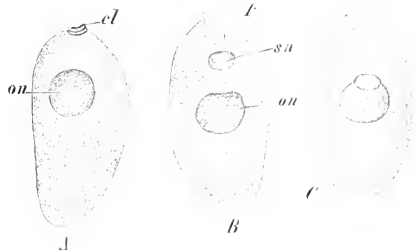


Fig. 290. Befruchtung des Eies von *Picea excelsa*. Nach COULTER und CHAMBERLAIN. *A* reifes Ei mit Eikern (*on*), Bauchkanalzelle (*cb*), *B* Eintritt des betrachtenden, männlichen Kerns (*sn*) ins Ei aus dem Pollenschlauch (*p*), *C* Vereinigung von Eikern und Spermakern zum Keimkern. 60fache Vergr.

einer neuen Pflanze führt, legt die zweite den Grund zur Entstehung des Endosperms. Dieses zeigt daher auch gemischte elterliche Eigenschaften, die sehr deutlich bei Bastardierung verwandter Pflanzenarten an der Entstehung eines „Bastardendosperms“ zu erkennen sind.

Mit Recht sieht STRASBURGER hierin einen neuen, schönen Beweis für die Ansicht, „daß die Zellkerne wirklich die Träger der erblichen Eigenschaften sind“. Auf diesen Punkt wird später noch einmal zurückzukommen sein.

Einfacher als bei den Angiospermen gestaltet sich die Befruchtung

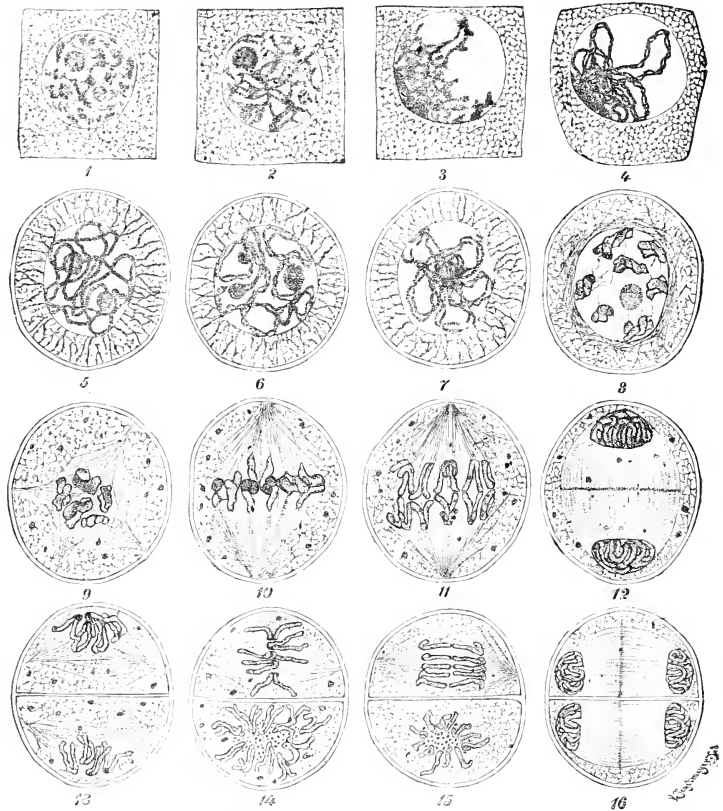


Fig. 291. Pollenmutterzellen einer Lilie in Teilung, etwas schematisiert. Nach STRASBURGER. 1 Mutterzelle mit ruhendem Kern, 2 Die Sonderung der Chromosomen, 3 Synapsis, 4 Doppelfäden in Verschmelzung begriffen, 5 Der aus den verschmolzenen Doppelfäden entstandene, einen scheinbar einfachen Faden zeigende Knäuel, 6 Wiedererfolgende Trennung der Fäden; der Knäuel noch unsegmentiert, 7 Der Knäuel quer segmentiert, Doppelchromosomen, 8 Verkürzung der Doppelchromosomen, 9 Multipolare Spindelanlage, 10 Kernspindel, die Kernplatte von Doppelchromosomen gebildet, 11 Reduktionsteilung; die auseinanderweichenden Chromosomen zeigen eine teilweise Trennung ihrer Längshälften, 12 Anlagen der Tochterkerne, 13 Die Längshälften der Chromosomen (Tochterchromosomen) werden zu Paaren verbunden in die Kernspindeln eingereiht, 14 Tochterkernspindeln, 15 Auseinanderweichen der Tochterchromosomen, 16 Anlage der Enkelkerne, Vergr. etwa 800.



bei den Gymnospermen, da sie nur eine generative ist; denn die von NAWASCHIN entdeckte vegetative Befruchtung kommt hier nicht vor. Als Beispiel diene der Vorgang bei *Picea excelsa*. Nachdem der Pollenschlauch durch die empfängnisreife Samenanlage bis zur Eizelle vorgezogen ist (Fig. 289), gelangt sein Spermakern durch die aufgequollene Zellulosehaut in das Eiplasma hinein (Fig. 290 *B sn*); er ist kleiner als der Eikern, wandert auf ihn zu, legt sich ihm dicht an (Fig. 290 *C*) und verschmilzt mit ihm zum Keimkern.

Der Reduktionsprozeß. Auch in den weiblichen und männlichen Geschlechtszellen der Phanerogamen ist von den Botanikern ein Vorgang nachgewiesen worden, welcher sich der im Tierreich allgemein verbreiteten Reduktionsteilung an die Seite stellen läßt und zu ihr sehr weitgehende Analogien, fast in jedem Stadium, darbietet. Während z. B. bei *Lilium Martagon* die gewöhnlichen Kerne bei ihrer Teilung 24 Chromosome entwickeln, die sich in zweimal 24 Tochtersegmente der Länge nach spalten, ist beim Ei- und Samenkern eine Reduktion auf zwölf Segmente herbeigeführt worden. Erst aus ihrer Vereinigung entsteht wieder ein Vollkern, die erste Teilungsspindel mit 24 Chromosomen, von denen zwölf väterlicher, zwölf mütterlicher Abstammung sind.

Am leichtesten ist die Reduktion der Pollenmutterzellen zu verfolgen. Von ihr hat STRASBURGER eine übersichtliche Zusammenstellung der einzelnen Stadien gegeben (Fig. 291). Wie bei Tieren findet sich das als Synapsis bezeichnete Stadium, in welchem sich aus dem vorher gleichmäßig verteilten Kernnetz (Fig. 291, 1 und 2) die chromatische Substanz auf einen kleinen Bezirk des Kerns zusammenzieht (Fig. 312, 3 und 4). Wenn darauf wieder eine mehr lockere Anordnung eintritt, lassen sich zarte, geschlängelte Chromatinfäden unterscheiden, die doppelt sind, da sich ein feiner durch sie hindurchgehender Längsspalt bei starker Vergrößerung nachweisen läßt. Der Doppelfaden könnte, wie früher vielfach angenommen wurde, und woran von einigen Autoren auch jetzt noch festgehalten wird, durch einfache Längsspaltung eines ursprünglich einfachen Mutterfadens entstanden sein; doch sind zurzeit wohl die meisten Botaniker, und unter ihnen STRASBURGER, der Ansicht, daß vorher getrennte Fäden sich während der Synapsis paarweise ihrer Länge nach zu einem Doppelfaden aneinandergelegt haben. Vorübergehend verschwindet dann der Längsspalt, und es wird der Kernraum von einem einzigen, etwas dickeren Faden ausgefüllt, welcher jetzt zugleich einen lockeren Knäuel bildet (Fig. 312, 5). Nach einiger Zeit tritt indessen der Längsspalt, und zwar noch deutlicher wie früher, hervor (Nr. 6). Auch zerfällt jetzt der lange Doppelfaden durch quere Teilungen in annähernd gleichgroße Segmente, deren Zahl bei *Lilium* zwölf beträgt (Nr. 7). Diese verkürzen sich, wie es in der Karyokinese beim Übergang zum Mutterstern regelmäßig beobachtet wird, sehr erheblich (Nr. 8) und ordnen sich, während die Kernmembran zerfällt, der Nucleolus sich auflöst (Nr. 5—10) und die Spindel sichtbar wird, in ihrer Mitte zur Kernplatte an (Nr. 10). Das jetzt folgende Stadium hält STRASBURGER als das entscheidende und die Reduktion bewirkende. Denn wenn wir seiner Darstellung folgen und uns seiner Worte bedienen, so folgt jetzt „die Trennung der zu Paaren vereinigten Chromosomen“ (Nr. 11). „Bei diesem die Reduktionsteilung bewirkenden Vorgang werden somit nicht Längshälften von Chromosomen, sondern ganze Chromosomen voneinander getrennt. Das hat zur Folge, daß die

Zahl der Chromosomen, die jedem Tochterkerne zufällt, nur die Hälfte jener Zahl darstellt, welche die Gewebszellen derselben Pflanze aufwiesen. Während ihrer Wanderung nach den Polen lassen die Chromosomen eine Längsspaltung erkennen. Diese Längsspaltung wurde tatsächlich schon in den Prophasen, also vor Anlage der Kernplatte vollzogen, führte aber nicht, wie bei einer gewöhnlichen Kernteilung, zur Sonderung der Längshälften. Die beiden Längshälften jedes Chromosoms bleiben vielmehr aneinander (Nr. II) und gelangen in denselben Tochterkern (Nr. 12).“ Nach der Terminologie von KORSCHULT werden somit die Phanerogamen eine „Präreduktion“ besitzen. Bald darauf entstehen aus den beiden Tochterkernen abermals Spindeln, in deren Mitte sich die von der ersten Teilung herrührenden Chromosomen wieder zur Kernplatte anordnen und ohne eine neue Längsspaltung erfahren zu haben, in zwei Gruppen getrennt und auf die Enkelkerne verteilt werden. Diese führen bei *Lilium* anstatt 24 Chromosomen, wie die

Fig. 293.

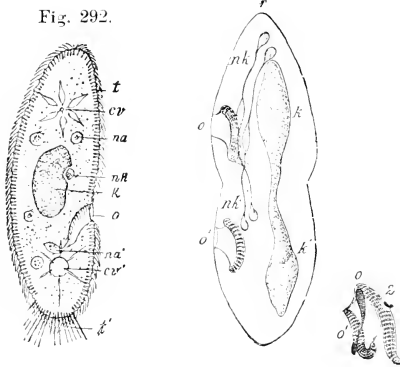


Fig. 292.

Fig. 292. *Paramecium caudatum* (halbschematisch). R. HERTWIG. Zoologie. *k* Kern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung (Cytostom), *na'* Nahrungsvakuole in Bildung begriffen, *na* Nahrungsvakuole, *cv* kontraktile Vakuole im kontrahierten, *cv'* im ausgedehnten Zustand, *t* Trichocysten, bei *t'* hervorgehlehnd.

Fig. 293. *Paramecium aurelia* in Teilung, daneben in Fig. 2 die Art, wie auf einem früheren Stadium das Cytostom des hinteren Tieres durch Abschnürung vom vorderen entsteht. R. HERTWIG, Zool. *k* Hauptkern, *nk* Nebenkern, *o* Mundöffnung des vorderen Teilstücks, *nk'* *k'* *o'* des hinteren Teilstücks.

gewöhnlichen Gewebszellen, nur zwölf, also die auf die Hälfte reduzierte Zahl.

Der Verlauf der Reduktionsteilungen bei Phanerogamen zeigt die meiste Übereinstimmung mit den Verhältnissen, welche FLEMMING für die Spermio-genese vom Salamander als heterotypische und homöotypische Teilung beschrieben hat.

### 3. Der Befruchtungs- und Reduktionsprozeß im Protistenreich.

Auf Grund von Beobachtungen, die von Jahr zu Jahr an Zahl zunehmen, hat sich immer wieder die Erkenntnis Bahn gebrochen, daß in den verschiedensten Abteilungen der Protisten, wenn man von den allerniedrigsten Formen, von den Bakterien, absieht, Befruchtungserscheinungen, vergleichbar denjenigen der Tiere und Pflanzen, weit verbreitet sind. Mit ihnen in Zusammenhang hat vielfach auch eine Reduktion nachgewiesen werden können. Das weite Forschungsgebiet, das hier noch vor uns liegt, ist zugleich für Fragen der allgemeinen Biologie dadurch von besonderer Wichtigkeit, daß bei sehr vielen

Vertretern des vielgestaltigen Protistenreiches die Urformen der geschlechtlichen Zeugung, wie man es wohl nennen kann, zu beobachten sind. Eine Ausnahmestellung nehmen hier nur die Infusorien ein, die wie in ihrer ganzen Organisation auch in der komplizierten, besonderen Art ihrer Geschlechtlichkeit die eigenartigsten Verhältnisse darbieten.

### Die Konjugation der Infusorien.

Die geschlechtlichen Vorgänge bei denselben sind zuerst durch die bahnbrechenden Untersuchungen von BALBIANI (X 1861) und BÜTSCHLI (X 1876) entdeckt und weiterhin durch die klassischen Arbeiten von RICHARD HERTWIG (X 1889) und MAUPAS (X 1889) nach allen Richtungen hin noch weiter klargestellt worden.

Bekanntlich zeichnen sich die Infusorien vor anderen niederen Organismen durch die sehr interessante Eigentümlichkeit aus, daß ihr Kernapparat sich in zwei physiologisch ungleichartige Kerne gesondert hat, in einen Hauptkern (Makronukleus, Fig. 292 *k*) und in einen oder mehrere Neben- oder Geschlechtskerne (*nk*, Mikronuklei). Bei guter Ernährung vermehren sich die Infusorien, die man zur Beobachtung in einem kleinen Wassertropfen züchten kann, durch die gewöhnliche Querteilung (Fig. 293), wobei Haupt- und Nebenkerne sich gleichzeitig in die Länge strecken und teilen. Die ungeschlechtliche Vermehrung ist unter günstigen Bedingungen eine so lebhaft, daß ein einziges Individuum sich in der Zeit von sechs Tagen etwa 13 mal teilt und auf diese Weise ungefähr 7000—8000 Nachkommen den Ursprung gibt.

Es scheint nun namentlich aus Kulturversuchen von MAUPAS und von RICHARD HERTWIG hervorzugehen, daß eine Infusorienart sich nicht über längere Zeit hinaus allein durch Ernährung und Vermehrung durch Teilung erhalten kann. (Näheres hierüber bringt Kap. XI, Die Physiologie des Befruchtungsprozesses.) Die Individuen erleiden Veränderungen am Kernapparat, können denselben sogar vollständig verlieren, teilen sich nicht mehr und gehen durch Altersveränderung oder, wie sich MAUPAS ausdrückt, durch senile Degeneration zugrunde. Zur Erhaltung der Art scheint es für gewöhnlich notwendig zu sein, daß nach bestimmten Zeitabschnitten sich zwei Individuen zu einem Geschlechtsakt verbinden. Ein solcher pflegt bei Individuen, die einer Kultur angehören, ziemlich gleichzeitig stattzufinden, so daß man von zeitweise auftretenden Konjugationsepidemien redet. Während einer solchen, die mehrere Tage währt, findet der Beobachter in einem Kulturgefäß statt vereinzelter Infusorien fast nur Paarlinge vor.

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen den Befruchtungsprozeß selbst näher ins Auge fassen, so nehmen wir bei den Infusorienpaarlingen folgende eigenartigen und interessanten Veränderungen wahr, die sich über einen Zeitraum von mehreren Tagen ausdehnen. Zur Grundlage der Darstellung diene *Paramecium caudatum*, welches insofern, als es nur einen Hauptkern und einen einzigen Nebenkern besitzt, einfachere Verhältnisse als die meisten anderen Arten darbietet (Fig. 294).

Wenn die Neigung zur Kopulation eintritt, legen sich zwei „Paramecien, zuerst mit ihren Vorderenden, später mit ihrer ganzen ventralen Seite aneinander, so daß Mundöffnung gegen Mundöffnung steht“ (Fig. 294 *l o*). In der Nachbarschaft des Mundes bildet sich, wenn die Ko-

pulation schon eine Zeitlang gedauert hat, eine feste Verwachsung in einem kleinen Bezirk aus. Mittlerweile hat schon der Kernapparat, der Hauptkern sowohl als auch der Nebenkern, tiefgreifende Veränderungen erfahren. Der Hauptkern vergrößert sich etwas, erhält zuerst eine

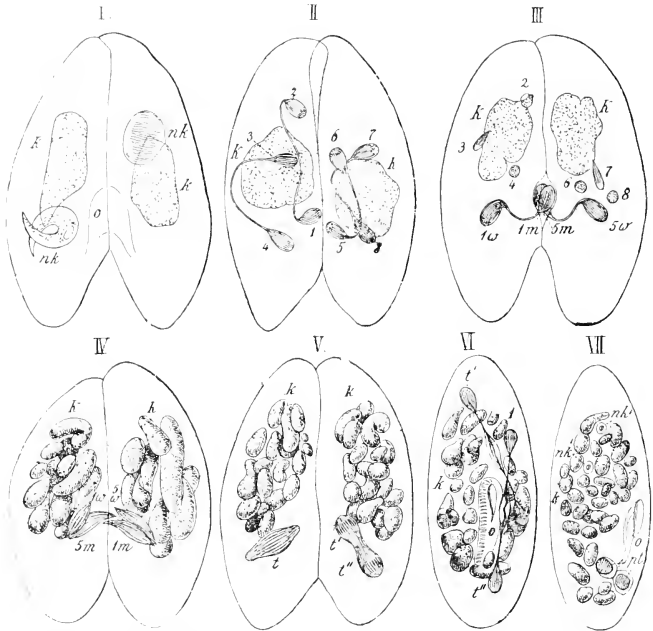


Fig. 294. Konjugation von *Paramecium*. Nach RICHARD HERTWIG. *nk* Nebenkern, *k* Hauptkern der konjugierenden Tiere.

*I* Der Nebenkern wendelt sich zur Spindel um, im linken Tier Sichelstadium, rechts Spindelstadium.

*II* Zweite Teilung des Nebenkerns in die Hauptspindel (links mit *1*, rechts mit *5* bezeichnet) und die Nebenspindel (links *2, 3, 4*, rechts *6, 7, 8*).

*III* Die Nebenspindeln in Rückbildung (links *2, 3, 4*, rechts *6, 7, 8*), die Hauptspindeln teilen sich in männliche und weibliche Spindeln, links *1* in *1m* und *1w*, rechts *5* in *5m* und *5w*.

*IV* Austausch der männlichen Spindeln nahezu vollendet (Befruchtung); die Spindeln stecken noch mit einem Ende in ihrem Muttertier, mit dem anderen Ende haben sie sich mit der weiblichen Spindel des zweiten Paarlings vereint. *1m* mit *5w* und *5m* mit *1w*. Hauptkern in Teilstücke ausgewachsen.

*V* Die aus Vereinigung von männlichen und weiblichen Kernen entstandene primäre Teilspindel teilt sich in die sekundären Teilspindeln *l'* und *l''*.

*VI* und *VII* Nach Anhebung der Konjugation. Die sekundären Teilspindeln teilen sich in die Anlagen der neuen Nebenkerns (*nk'*) und die Anlagen des neuen Hauptkerns (*pl* (Plazenten). Der zerstückelte, alte Hauptkern fängt an zu zerfallen. (Da *Paramecium caudatum* für die Anfangsstadien, *P. aurelia* für die Endstadien leichter verständliche Verhältnisse bietet, wurde für *I—III* *P. caudatum*, für *IV—VII* *P. aurelia* gewählt. Der Unterschied beider Arten beruht darauf, daß *P. caudatum* einen Nebenkern, *P. aurelia* deren zwei hat, und daß bei letzterem der Kernzerfall schon auf Stadium *I* beginnt).

unregelmäßige, mit Höckern und Einbuchtungen versehene Oberfläche (Fig. 294 *II—IV k*); die Höcker wachsen zu längeren Fortsätzen aus, die sich später absmüren und allmählich noch weiter in kleine Stücke zerlegt werden (*V, VI k*). Der ganze Hauptkern zerfällt auf diese Weise in viele kleine Fragmente, die sich überall im Infusorienkörper verteilen (*VII*) und deren Schicksal, wenn wir den Vorgängen gleich weit voraus-eilen, schließlich darin besteht, daß sie aufgelöst und wie Nahrungs-partikel resorbiert werden. Mit einem Worte: der Hauptkern geht während und nach der Konjugation als ein Organteil, der seine Aufgabe ausgespielt hat, vollständig zugrunde. Während der regressiven Metamorphose des Hauptkerns macht der kleine Nebenkern hochbedeutsame und stets in gleicher Weise wiederkehrende Veränderungen durch, die sich den Reife- und Befruchtungsercheinungen tierischer Eier vergleichen lassen. Er vergrößert sich durch Aufnahme von Flüssigkeit aus dem Protoplasma, sein Inhalt nimmt eine faserige Beschaffenheit an und wandelt sich in eine kleine Spindel um (Fig. 294 *nk*). Die Spindel teilt sich; ihre Hälften gehen bald wieder in zwei Spindeln über, die sich einsmüren und teilen, so daß schließlich neben dem in Umwandlung begriffenen Hauptkern vier aus dem Nebenkern ableitbare Spindeln vorhanden sind (Fig. 294 *II 1—4, 5—8*).

Von den vier Spindeln gehen im Laufe der weiteren Ereignisse drei, die Nebenspindeln, regelmäßig zugrunde (*III 2, 3, 4, 6, 7, 8*). Sie wandeln sich in kleine Kügelchen um, die schließlich zwischen den Fragmenten des Hauptkerns, deren Schicksal sie teilen, nicht mehr herauszuerkennen sind. Sie erinnern an die Rückbildung der Kerne in den Polzellen, namentlich aber der Kerne in den Bienen-eiern bei dem Reduktionsprozeß ihrer Richtungsspindel und sind mit ihnen daher auch von manchen Forschern verglichen worden. Die vierte oder Hauptspindel allein (*II 1 und 5*) bleibt erhalten, sie vermittelt den Befruchtungsprozeß und dient dann zur Neuerzeugung des ganzen Kernapparates im Infusorienkörper. Welche von den vier aus dem ursprünglichen Nebenkern abstammenden Spindeln zur Hauptspindel wird, hängt nach MAUPAS einzig und allein von ihrer zufälligen Lage ab. In ihrem Bau gleichen sich alle vier vollkommen. Nur diejenige wird zur Hauptspindel, welche sich, wenn die oben erwähnte Verwachungsbrücke entstanden ist, in der größten Nähe von ihr befindet (*II 1 und 5*). Sie stellt sich hier senkrecht zur Körperoberfläche ein, streckt sich in die Länge und teilt sich noch einmal in zwei Hälften (*III 1w und 1m, 5w und 5m*).

Von den beiden Teilhälften enthält eine jede wahrscheinlich nur etwa halb so viel Spindelfasern und halb so viel chromatische Elemente als eine der früheren Spindeln. Nach diesen Beobachtungen von RICHARD HERTWIG hat somit bei der Teilung der Hauptspindel eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte stattgefunden; es ist dadurch ein gleiches Verhältnis wie bei den Kernen der tierischen und pflanzlichen Geschlechtszellen geschaffen worden. Die so gekennzeichneten Kerne spielen dann auch dieselbe Rolle wie Ei- und Samenkern und werden daher als männlicher und weiblicher Kern oder als Wanderkern und stationärer Kern voneinander unterschieden. Welcher von den beiden Kernen Wanderkern oder stationärer Kern ist, läßt sich an der Struktur und stofflichen Zusammensetzung wieder nicht erkennen;

nur beim Infusor *Didinium* ist der Wanderkern nach Beobachtungen von PRANTL durch Anwesenheit einer deutlichen Strahlung vom stationären Kern unterschieden. Auch hier wird die Verwendung der beiden Kerne beim Befruchtungsprozeß einzig und allein durch ihre Lage bedingt. So werden dem die der Verwachungsstelle zunächst gelegenen Teilhälften (*III 1m* und *5m*) zu den Wanderkernen; sie werden zwischen beiden kopulierten Tieren ausgetauscht, indem sie sich auf der zu diesem Zweck gebildeten Protoplasmabrücke aneinander vorbeischieben. Während des Austausches besitzen die männlichen Wanderkerne Spindelstruktur (*IV 5m, 1m*). Nach dem Austausch verschmilzt ein jeder mit dem ebenfalls spindeligen, stationären oder weiblichen Kern (*IV 1w, 5w*), so daß nun jedes Tier, abgesehen von den Fragmenten des Hauptkerns und den Nebenspindeln, welche dem allmählichen Untergang verfallen sind, nur eine Spindel, die Teilspindel, besitzt (*V t*).



Fig. 295. *Epistylis umbellaria*. Nach GRAEFE, aus R. HERTWIG. Teil einer in „knospenförmiger Konjugation“ begriffenen Kolonie. *r* Die durch Teilung entstandenen Mikrosporen, *k* Mikrogameten in Konjugation mit den Makrogameten.

Die Übereinstimmung mit den Befruchtungsvorgängen der Tiere und der Phanerogamen ist eine frappante. Wie bei diesen durch Vereinigung von Ei- und Samenkern der Keimkern gebildet wird, so hier durch Vereinigung von stationärem und von wanderndem Kern die Teilspindel. Dieselbe dient zum Ersatz des alten, in Auflösung begriffenen Kernapparats. Sie nimmt an Größe beträchtlich zu (Fig. 294 *V t*). Die chromatischen Elemente ordnen sich in ihrer Mitte zu einer Platte an, teilen sich und weichen nach entgegengesetzten Enden fast bis an die Pole der Spindel zur Bildung der Tochterplatten auseinander (*V rechts t'*). Die beiden Teilhälften bleiben noch längere Zeit durch einen Verbindungsfaden in Zusammenhang.

Sie wandeln sich dann meist auf Umwegen in Haupt- und Nebenkern um; bei *Paramaecium aurelia* (Fig. 294 *VI*) z. B. wiederholen die aus der primären Teilspindel hervorgegangenen Tochterspindeln (*t'* und *t''*) noch einmal den Teilungsakt und liefern so vier Kerne (*VII*), von denen zwei zu Nebenkernen (*nk'*, *nk''*) werden, während die zwei anderen zum Hauptkern verschmelzen (*pt*). So führt bei den Infusorien „die Befruchtung zu einer vollkommenen Neugestaltung des Kernapparates und damit auch zu einer Neuorganisation des Infusors“ (RICHARD HERTWIG).

Kürzere oder längere Zeit nach dem Austausch der Wanderkerne trennen sich die Paarlinge voneinander (Fig. 294 *VI* und *VII*). Bei den getrennten Individuen nimmt die Resorption der unbrauchbaren Kernteile und ihr definitiver Ersatz durch Neugestaltung noch einen längeren Zeitraum für sich in Anspruch. Die so „verjüngten Individuen“ haben darauf wieder die Fähigkeit erlangt, sich durch Teilungen in kurzer Zeit außerordentlich zu vermehren, bis wieder die Notwendigkeit für

eine neue „Konjugationsepisode“ eintritt. Die Befruchtungsperiode bedeutet im Leben der Infusorien zugleich einen länger dauernden Stillstand in ihrer Vermehrung, wie MACRAN an einem Beispiel treffend gezeigt hat. Bei *Oxychodromus grandis* dauert dieselbe vom Beginn der Konjugation bis zur ersten Teilung  $6\frac{1}{2}$  Tage bei einer Temperatur von  $17-18^{\circ}$ . Während dieser Zeit hätte, wie schon auf S. 325 bemerkt wurde, dasselbe Individuum, wenn es nicht konjugiert hätte, sich bei guter Ernährung 13mal teilen und folglich 7000-8000 Naekommen hervorbringen können.

Bei den meisten Infusorien, wie in den hier beschriebenen Fällen, verhalten sich die kopulierenden Individuen einander gleichwertig (isogam), jedes ist in bezug auf das andere sowohl männlich als weiblich, sowohl befruchtend als empfangend. Festsitzende Formen der Infusorien, wie die Vorticellen usw., zeigen indessen eine interessante Ab-

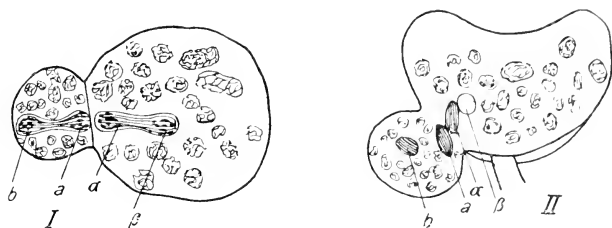


Fig. 296. Konjugation von *Carhesium polypinum*. Nach POPOFF, etwas schematisiert. I Zerfall des Hauptkerns und der Richtungsspindeln, Teilung der Hauptspindel in männliche  $\alpha$  und  $a$ ) und weibliche ( $\beta$  und  $b$ ); II die männlichen Spindeln vereinigen sich, die weiblichen werden zurückgebildet.

weichung vom ursprünglichen Verhalten, indem sich bei ihnen eine Anisogamie allmählich aus der Isogamie entwickelt hat. Bei *Epistylis umbellaria* (Fig. 295) z. B. teilen sich beim Herannahen einer Konjugationsperiode manche Individuen der Vorticellenkolonie mehrmals rasch hintereinander und liefern so eine Nachkommenschaft ( $x$ ), die an Größe hinter dem Mutterorganismus weit zurückbleibt. Andere Individuen des Stöckchens bleiben ungeteilt und von normaler Größe. Man unterscheidet beide voneinander, die einen als Mikrogameten, die anderen als Makrogameten. Beide sind jetzt in einen geschlechtlichen Gegensatz zueinander getreten.

Die Mikrogameten lösen sich von ihren Stielen ab, schwimmen im Wasser umher und setzen sich nach einiger Zeit an eine Makrogamete an, um mit ihr zu kopulieren (Fig. 295  $k$ ). An dem Kernapparat der Paarlinge gehen hierauf ähnliche Veränderungen vor sich, wie sie für *Paramecium* ausführlicher geschildert wurden. Auch hier werden die Wanderkerne ausgetauscht. Dann aber entwickelt sich nur die Makrogamete weiter, indem ihr eigener stationärer Kern und der in sie neu eingedrungene Wanderkern zur primären Teilspindel verschmelzen, während die entsprechenden Kerne in der Mikrogamete gleichsam wie gelähmt sind und, anstatt zu verschmelzen und sich weiter zu entwickeln, gleich den Fragmenten des Hauptkerns und den Nebenspindeln, rückgebildet und aufgelöst werden. Infolgedessen verliert die Mikrogamet

ihre selbständige Individualität und wird allmählich in die Makrogamete mit aufgenommen, zu deren Vergrößerung sie beiträgt. Bei der Vorticellenart *Carchesium* verschmelzen auch ein großes und ein kleines Individuum miteinander (Fig. 296 I). Bei genauerem mikroskopischem Studium der feineren Vorgänge konnte hierbei noch ermittelt werden, daß es in diesem Fall die beiden Wanderkerne sind, die miteinander kopulieren (Fig. 296 II z und a), während die beiden stationären ebenso wie die Hauptkerne in Stücke zerfallen und zugrunde gehen (ENRIQUES, POPOFF).

So hat sich infolge der festsitzenden Lebensweise bei den Vorticellen ein eigentümlicher Geschlechtsdimorphismus ausgebildet; derselbe hat den Untergang des kleineren der kopulierenden Individuen zur Folge, nachdem es gewissermaßen als männliches Element die Makrogamete befruchtet hat. Doch trifft der Vergleich mit der Ei- und Samenzelle nur teilweise zu, da ja auch bei den Vorticellen wie bei den Paramaecien die Befruchtung mit einem wechselseitigen Austausch von Kernmaterial beginnt und nur im weiteren Verlauf zu einseitiger Entwicklung führt.

### Die Urformen der geschlechtlichen Zeugung in den übrigen Ordnungen der Protisten.

Die hier zu besprechenden Gegenstände verdienen vor allen Dingen dadurch unser besonderes Interesse, daß sie uns mit der allmählichen Entstehung der Geschlechtsdifferenzen zwischen den kopulierenden Zellen bekannt machen. Doch müssen wir uns auch in diesem Abschnitt auf eine Auswahl beschränken (auf die Heliozoen, die Nostocilucen, die Konjugaten, einige andere niederste Algen, auf die Volvocales) und im übrigen auf die Fachliteratur verweisen.

#### a) Die Konjugation bei Heliozoen.

Eine außerordentlich weitgehende Übereinstimmung mit der Befruchtung und Reduktion im Tierreich ist bei der Heliozoe *Actinophrys* sol durch K. BELAR in einer ausgezeichneten, aus dem Institut von HARTMANN hervorgegangenen Untersuchung festgestellt worden. Nachdem eine Reihe von vegetativen Vermehrungen, deren Zahl sich gewöhnlich auf 6 beläuft, vorausgegangen ist, beginnt die Heliozoe sich unter Einziehung ihrer Pseudopodien zu encystieren. Nach einem bald kürzeren, bald längeren Ruhestadium teilt sich der Inhalt der Cyste durch eine Mitose, die der von *Actinospira* früher beschriebenen (S. 218) gleicht und 44 stäbchenförmige Chromosomen aufweist, in zwei gleichgroße Schwesterzellen. Diese verschmelzen hierauf nach vorausgegangener Reduktion ihrer Kerne nach einiger Zeit wieder zu einer einfachen Zelle, die aus der Cyste austritt, wieder durch Aussendung von Pseudopodien die Form von *Actinophrys* annimmt und sich durch mehrere Generationen auf vegetativem Wege vermehrt.

Die Reduktion der zwei Schwesterkerne verläuft derart, daß sie bis in das feinste Detail eine weitgehende Übereinstimmung mit den Befunden bei der tierischen Oo- und Spermio-genese darbietet. Namentlich zeigt sich dies in dem Auftreten des wichtigen Stadiums der Synapsis (Fig. 297). Aus dem ruhenden Kerngerüst differenzieren sich nämlich feine, schleifenförmige Chromatinfäden, die mit ihren freien Enden nach



einem Kernpol zusammengedrängt sind, nach einer Stelle, wo wahrscheinlich ein Zentriol in eine kleine Protoplasmaverdichtung außerhalb der Kernmembran eingeschlossen ist. Dann erfolgt eine Parallelkonjugation der Fäden, die sich von da ab stark verkürzen und zu Doppelchromosomen werden, deren Zahl sich auf 22 beläuft (Fig. 298). Diese ordnen sich alsdann im Äquator der ersten Reifespindel an und trennen sich in der Metaphase in ihre Partner, welche erst jetzt wie in

Fig. 297.

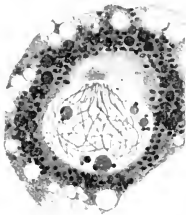


Fig. 298.

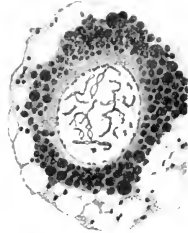


Fig. 299.



Fig. 300.

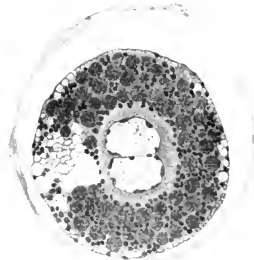


Fig. 297—300. Reduktion und Befruchtung zwischen zwei kopulierenden Schwesterindividuen von *Aktinophrys sol* nach BELAR.

Fig. 297. Stadium der Synapsis.

Fig. 298. Parallelkonjugation der aus der Synapsis hervorgehenden Chromatinfäden.

Fig. 299. Abschluß der ersten Reduktionsteilung, bei welcher einer der Tochterkerne zugrunde geht.

Fig. 300. Verschmelzung der zwei Schwesterzellen, deren reduzierte Kerne kopulieren und dann zum Keimkern verschmelzen.

der Spermio-genese von *Salamandra* eine Längsspaltung erfahren und die Grundlage für die Tochterkerne bilden. BELAR läßt daher bei *Actinophrys* während der ersten Reifeteilung eine Präreduktion stattfinden, da ungespaltene Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden. Von diesen geht nun der eine wie im Bienen-ei (S. 300) zugrunde (Fig. 299), während sich der andere sofort zu einer zweiten äquationellen Reifeteilung anschickt, bei welcher die durch Längsspaltung entstandenen Toch-

terchromosomen voneinander getrennt werden. Auch hier geht wieder von den Tochterkernen einer jeden Gamete der eine zugrunde; nach der zweimal wiederholten Teilung bleibt also nur ein einziger haploider oder reduzierter Kern mit 22 anstatt 44 Chromosomen erhalten.

Erst jetzt kommt es zur Verschmelzung der beiden Schwesterzellen (Paedogamie) noch innerhalb der Cyste (Fig. 300); hierbei läßt sich zwischen beiden, die auf den ersten Blick als Isogameten bezeichnet werden könnten (s. S. 337) eine geringe geschlechtliche Differenzierung in zwei Merkmalen nachweisen. Denn die eine Gamete, welche als die männliche bezeichnet werden kann, ist der anderen oder der weiblichen während der beiden Reduktionsteilungen immer etwas vorausgeilt und mit der zweiten 15 bis 30 Minuten früher fertig geworden. Zweitens ist sie der anderen gegenüber die aktive; denn sie sendet nach Abschluß der Reduktion allein kleine Pseudopodien an der gegenseitigen Befruchtungsfläche aus und leitet auf diese Weise die Verschmelzung der beiden Protoplasmakörper ein. In der einheitlich und kugelig gewordenen Zygote nähern sich alsdann die beiden Gametenkerne (Fig. 300) platten sich gegenseitig ab und verschmelzen zum Keimkern, der dadurch wieder mit der vollen diploiden Zahl von 44 Chromosomen ausgestattet ist.

#### b) Die Konjugation bei den Noktiluken.

Auch bei vielen anderen niederen Organismen lehrt das Studium, daß in regelmäßigen Zyklen Verschmelzungen von zwei Individuen eintreten, die als einen Befruchtungsvorgang zu deuten nahe liegt. Bei den Noktiluken beginnt die Konjugation damit, daß zwei gleichgroße, in nichts unterschiedene Individuen sich mit ihren Mundöffnungen zusammenlegen und von hier aus unter Auflösung der Zellmembran verschmelzen. Es bildet sich zwischen ihnen eine immer breiter werdende Verbindungsbrücke aus, nach welcher die Protoplasmamassen von allen Seiten zusammenströmen, bis aus beiden Individuen eine große Zellblase entstanden ist. Die beiden Kerne, ein jeder von einem Zentralkörperchen begleitet, wandern aufeinander zu und legen sich aneinander, verschmelzen aber nicht, wie uns die Untersuchungen von ISHIKAWA (X 1891) berichten. Nach einiger Zeit trennt sich das konjugierte Noktilukenpaar wieder durch Auftreten einer Scheidewand in zwei Zellen. Bei Beginn dieser Teilung strecken sich auch die beiden zu einem Paar verbundenen Kerne, werden in ihrer Mitte eingeschnürt und halbiert und weichen bei ihrer Trennung so auseinander, daß die Hälften von jedem Kern in je eines der beiden Teilstücke der Noktiluka zu liegen kommen. So gehen aus dem Kopulationsprozeß wieder zwei Individuen hervor, von denen ein jedes Kernsubstanz doppelten Ursprungs besitzt. Auf die Befruchtung folgt dann nach kürzerer oder längerer Zeit lebhaftere Vermehrung durch Knospung und Schwärmerbildung.

#### c) Die Konjugation bei den Konjugaten.

Sie tritt uns in den drei Familien der Desmidiaceen, der Mesocarpeen und der Zygnemaceen in verschiedener Weise entgegen.

Bei zwei Arten von Desmidiaceen, bei Closterium und Cosmarium, hat KLEBAHN (X 1890) auch feinere Details des Befruchtungsvorgangs aufgedeckt. Zwei Closteriumzellen, welche sich in ihrer Form gekrümmten Spindeln vergleichen lassen, legen sich der Länge nach aneinander,

wobei sie durch eine Gallertabscheidung zusammengehalten werden, und bilden dann in ihrer Mitte eine Ausstülpung. Beide Ausstülpungen berühren sich in größerer Ausdehnung und verschmelzen unter Auflösung der sie trennenden Scheidewand zu einem gemeinsamen Kopulationskanal. In diesem sammelt sich allmählich das gesamte Protoplasma der beiden konjugierten Closteriumzellen an, indem es sich von der alten Zellmembran ablöst, und verschmilzt dabei zu einem einheitlichen, kugligen Körper, der sich zuletzt noch mit einer eigenen Membran umgibt. Die so durch Verschmelzung zweier gleichartiger Individuen entstandene Kopulationsspore oder Zygote macht ein Ruhestadium, das mehrere Monate dauert, durch (Fig. 301). Sie besitzt zwei Kerne, die von den gepaarten Zellen abstammen, aber sich während des ganzen Ruhestadiums getrennt erhalten. Erst mit dem Wiederbeginn einer neuen

Fig. 301.

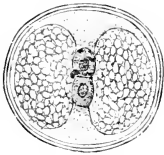


Fig. 302.

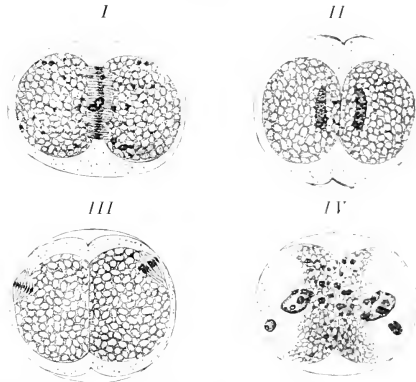


Fig. 303.

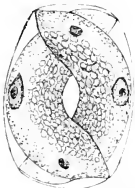


Fig. 301. Zygote von *Closterium* kurz vor der Keimung. Nach KLEBAHN, Taf. XIII, Fig. 3.

Fig. 302. Verschiedene Keimstadien von *Closterium*. Nach KLEBAHN, Taf. XIII, Fig. 6 b, 8, 9, 11, 13.

Fig. 303. Zwei aus einer Kopulationsspore entstandene Closterien vor dem Verlassen ihrer Hülle.

Vegetationsperiode im Frühjahr rücken die Kerne dicht zusammen und verschmelzen vollständig miteinander zu einem Keimkern.

Zu dieser Zeit schlüpft die Zygote, von einer feinen Haut umgeben, aus der alten Zellulosehülle aus; ihr Keimkern wandelt sich in eine große Spindel von etwas ungewöhnlichem Aussehen um (Fig. 302 I). Aus ihrer Teilung bilden sich darauf (Fig. 302 II) zwei Spindelhälften, die aber nicht in das Stadium des ruhenden Kerns eintreten, sondern sich sofort noch zu einer zweiten Teilung anschicken (Fig. 302 III). So entstehen aus dem Keimkern durch zwei, ohne Pause aufeinanderfolgende Teilungen vier Kerne (Fig. 302 IV). Währenddem hat sich auch der Protoplasmakörper der Zygote in zwei Halbkugeln (Fig. 302 IV) geteilt, von denen eine jede zwei aus Teilung einer Spindel hervorgegangene Kerne einschließt. In jeder Hälfte aber gewinnen die beiden Kernhälften ein verschiedenartiges Aussehen, indem der eine (der Großkern

nach KLEBAHN) groß und bläschenförmig wird, der andere (der Kleinkern) klein bleibt, sich besonders intensiv färbt und später spurlos verschwindet. Der Vorgang erinnert an die Verhältnisse, die wir bei den Bruchstücken des Hauptkerns und den Nebenspindeln der Infusorien oder den Richtungsspindeln des Bieneieies kennen gelernt haben. Für die Minderwertigkeit der zerfallenden Kerne spricht auch die von KLEBAHN häufig gemachte Beobachtung, daß bei *Cosmarium* die vier vom Keimkern abstammenden Enkelkerne auf die beiden Teilhälften der Zygote in ungleicher Zahl verteilt werden, indem die eine einen einzigen aktiven Kern, die andere drei Kerne erhält, von denen zwei rückgebildet werden. Bei den zwei dem Untergang verfallenen Kernen ist es eben gleichgültig, ob sie beiden oder nur einer Zelle bei der Teilung zufallen; sie verhalten sich dabei wie Dottereinschlüsse. Später nimmt jede Teilhälfte der Zygote allmählich die Form einer gewöhnlichen Closteriumzelle an (Fig. 303).

Was haben die doppelten ohne Pause aufeinanderfolgenden Teilungen des Keimkerns für eine Bedeutung? Es liegt nahe, daran zu denken, daß durch sie derselbe Zweck, wie durch die Reduktionsteilung bei der Reife der Ei- und Samenzelle, nur in einer etwas anderen Weise, erreicht wird. Wie hier vor der Befruchtung durch die doppelte Teilung des Kerns eine Reduktion der Kernsubstanz auf die Hälfte eines Normalkerns herbeigeführt und so eine Summierung der Kernsubstanz durch Verschmelzung zweier Kerne bei der späteren Befruchtung verhindert wird, so wird bei den Desmidiaceen erst nach der Befruchtung eine Reduktion der Kernsubstanz noch nachträglich vorgenommen und die durch die Kopulation zweier Vollkerne hervorgerufene Verdoppelung der Kernmasse wieder zum Normalmaß ebenfalls zurückgeführt. Der Keimkern wird anstatt in zwei Tocherkerne durch sich unmittelbar folgende Teilungen in vier Enkelkerne zerlegt, also anstatt halbiert, geviertelt; der Protoplastkörper wird aber nur halbiert; und jede Teilhälfte erhält nur einen in Funktion tretenden Kern, während zwei der vier Kerne als entbehrlich geworden zugrunde gehen. In diesem wie in ähnlichen Fällen wird sich durch eine genaue Zählung der Chromosomen in den verschiedenen Stadien die Annahme zur Gewißheit erheben lassen.

Die von KLEBAHN entdeckten interessanten Vorgänge in der Zygote von *Closterium*, welche O. HERTWIG zuerst (V 1893, S. 225) dem Reduktionsprozeß der vielzelligen Pflanzen und Tiere verglichen und als gleichwertig erkannt hat, sind seitdem im Stamm der Protisten häufiger beobachtet worden, bei konjugaten Algen, über welche gleich noch Näheres berichtet werden wird, bei *Amoeba diploidea*, bei *Trichomastix lacertae* und anderen Arten. Nähere Auskunft hierüber, wie überhaupt über die Befruchtungsvorgänge bei den Protisten geben die über Jahre ausgedehnten verdienstvollen Studien von HARTMANN (X 1909, 1917) und DOFLEIN.

Während bei den Desmidiaceen Kopulation isoliert lebender Zellen beobachtet wird, lehren uns die Zygnemaceen, wie sich die Kopulationsprozesse auch bei Zellkolonien abspielen können, bei denen viele Einzelzellen zu langen Fäden in einer Reihe untereinander verbunden sind. Wenn in dem dichten Fadenfilz, mit welchem die Alge die Gewässer überzieht, zwei Fäden eine längere Strecke nahe beieinander liegen, kommt es zwischen benachbarten Zellen zu Konjugationen. Ge-

wöhnlich treten alle Zellen gleichzeitig in die Vorbereitung zur Fortpflanzung ein; sie treiben seitliche Ausstülpungen einander entgegen. Diese verschmelzen an den Berührungsstellen, indem sich die Scheidewand auflöst, und stellen so quere Kanäle dar, welche in regelmäßigen Entfernungen die beiden in Konjugation begriffenen Fäden wie die Sprossen einer Leiter verbinden (Fig. 304). Die Protoplasmakörper ziehen sich darauf von der Zellulosewand zurück und verschmelzen nach einiger Zeit untereinander.

Bei verschiedenen Arten der Zygnemaceen zeigt sich hierbei ein an und für sich geringfügiger, aber gerade dadurch interessanter und bemerkenswerter Unterschied; denn er lehrt uns, in welcher Weise sich

Fig. 304.

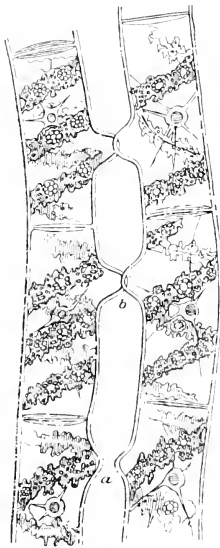


Fig. 305.

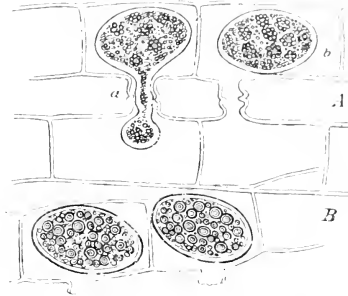


Fig. 304 und 305. *Spirogyra longata*. Nach SACHS.

Fig. 304. Einige Zellen zweier sich zur Kopulation vorbereitenden Fäden; sie zeigen die schraubenförmig gewundenen Chlorophyllbänder, in denen an verschiedenen Stellen kränztartige Anordnungen von Stärkekörnern liegen; außerdem sind kleine Öltröpfchen in ihnen verteilt. Der Zellkern jeder Zelle ist von Plasma umgeben, von welchem aus Fäden zur Zellwand gehen. Bei *b* Vorbereitungen zur Kopulation.

Fig. 305 *A* und *B*. *A* zwei in Konjugation begriffene Fäden; in *a* schlüpft der Plasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere; bei *b* haben sich die beiden Plasmakörper vereinigt; in *B* sind die jungen Zygoten schon mit einer Haut umkleidet

zuerst Geschlechtsdifferenzen ausbilden können. Bei *Mongotia* z. B. treten die beiden Protoplasmakörper in ähnlicher Weise wie bei den *Desmidiaceen* in den Kopulationskanal ein und verschmelzen hier untereinander zu einer Zygote, die sich kugelig abrundet, Flüssigkeit auspreßt und mit einer Membran umgibt. In diesem Fall verhalten sich beide Zellen genau gleichartig; man kann weder die eine noch die andere als männlich oder weiblich bezeichnen.

Bei anderen Arten, wie bei *Spirogyra* (Fig. 304), bleibt die eine Zelle passiv in ihrer Zellhaut liegen und wird von der anderen Zelle, welche daher als die männliche bezeichnet werden kann, aufgesucht. Diese nämlich wandert in den Kopulationskanal ein und durch ihn hin-

durch zu der weiblichen Zelle hin, als ob sie von ihr angezogen würde, und verschmilzt mit ihr zur Zygote (Fig. 305 *A a*). Durch Behandlung mit Reagentien und Farbstoffen läßt sich an ihr noch weiter feststellen, daß bald nach der Vereinigung der Zellen auch ihre Kerne sich nähern und zum Keimkern verbinden. Da in einem Faden sich alle Zellen entweder nur männlich oder weiblich verhalten, so hat von zwei kopulierten Fäden gewöhnlich der eine den Inhalt aller seiner Zellkammern entleert, während der andere in jedem Fach eine Zygote einschließt (Fig. 305 *B*). Diese umgibt sich mit verschiedenen Hüllen, macht gewöhnlich bis zum nächsten Frühjahr ein längeres Ruhestadium durch, beginnt dann zu keimen und wächst wieder durch Querteilungen zu einem langen Spirogyrafaden aus.

Der oben hervorgehobene Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Spirogyrafäden ist übrigens keineswegs ein streng durchgeführter, sondern mehr ein relativer. Es kann nämlich der Fall eintreten, daß ein und derselbe Spirogyrafaden umbiegt und daß sein eines Ende in die Nähe vom anderen Ende zu liegen kommt. Unter solchen Bedingungen erfolgen Paarungen zwischen den an entgegengesetzten Enden desselben Fadens gelegenen Zellen, so daß Zellen, die unter anderen Verhältnissen als männliche fungiert haben würden, eine weibliche Rolle spielen.

Auch bei den konjugaten Algen finden bald nach der Kopulation der beiden Zellen in der Zygote Veränderungen statt, die den von KLEBAHN bei Desmidiaceen entdeckten entsprechen. Wie HARTMANN über sie zusammenfassend berichtet, macht der Befruchtungskern, nachdem er durch die Kopulation zweier Kerne eine Verdoppelung seiner Chromosomenzahl erfahren hat, zwei rasch aufeinanderfolgende, mitotische Teilungen durch, von denen eine dadurch von allen sonstigen Mitosen abweicht, daß nicht die Chromosomen halbiert, sondern ganze ungeteilte Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden. Das Ergebnis sind vier Tochterkerne, deren jeder wieder die einfache, also reduzierte Chromosomenzahl aufweist. Von den vier Kernen gehen nun in der Regel drei zugrunde, werden resorbiert, und das jetzt wieder mit einem reduzierten Kern ausgestattete Individuum teilt sich genau in derselben Weise, wie vor der Befruchtung. Die Reduktion entspricht der bei *Closterium* beobachteten, erfolgt also hier nicht wie bei den Tieren vor der Befruchtung an den Kernen der zur Kopulation sich anschickenden Ei- und Samenzellen, sondern erst nach der Befruchtung durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen des Kopulationskerns. Bei den einzelligen scheint diese Art der Reduktion eine weitverbreitete zu sein; ein genaueres Studium dürfte wohl noch eine reiche Ausbeute und interessante Beiträge zur Erkenntnis der Zeugung versprechen.

#### d) Die Konjugation bei einigen anderen niedersten Algen.

Während bei den bisher betrachteten Familien der Nokitluken und Konjugaten, denen sich andere wie die Diatomeen, Gregarinen usw. anschließen, große, in Membranen eingehüllte Protoplastmakörper sich paaren, nachdem sie Perioden vegetativer Vermehrung durch einfache Teilung durchgemacht haben, liefern uns niedere pflanzliche Organismen aus der Klasse der Algen eine zweite Reihe von Urformen der geschlechtlichen Zeugung. Zum Zwecke der Fortpflanzung erzeugen sie besondere Zellen, die Schwärmosporen, die sich durch ihre geringe

Größe, durch das Fehlen einer Zellhaut und durch den Besitz von zwei Geißeln oder von zahlreichen Flimmern, mit denen sie sich selbsttätig im Wasser fortbewegen, von den vegetativen Zellen unterscheiden. Sie sind von Interesse dadurch, daß sie uns zeigen, wie sich typische Eier und typische Samenfäden mit ihren hochgradigen Gegensätzen durch allmähliche Differenzierung und Arbeitsteilung nach entgegengesetzter Richtung entwickelt haben.

Die Schwärmsporen, die in verschiedenen, einander ähnlichen Formen auch noch in anderen Protistengruppen (Fig. 306, 307, 308, 309) vorkommen, sind kleine, bewegliche, membranlose Zellen von meist birnenförmiger Gestalt. Ihr zugespitztes Ende, der Schnabel, ist das vordere und schreitet bei der Fortbewegung im Wasser voran; es besteht aus hyalinem Protoplasma, das häufig einen roten oder braunen Pigmentfleck (Augenfleck) einschließt; der übrige Körper ist je nach der Art hyalin oder durch Farbstoff grün, rot oder braun gefärbt und enthält eine oder zwei kontraktile Vakuolen (Fig. 306). Zur Fortbewegung dienen Geißeln, die vom hyalinen Vorderende entspringen, gewöhnlich ein Paar (Fig. 306), seltener eine einzige oder vier oder mehr (Fig. 109 *A* und *B*). Die Schwärmsporen entstehen zu gewissen Zeiten entweder durch wiederholte Zweiteilung oder auf dem Wege der Vielzellbildung (S. 262—265) aus dem Inhalt einer Mutterzelle. Bei der Zweiteilung ist ihre Anzahl eine geringe und beläuft sich auf 2, 4, 8 oder 16, bei der Vielzellbildung dagegen kann die Zahl eine außerordentlich große werden, weil dann auch die Mutterzellen einen beträchtlichen Umfang besitzen; sie kann bis auf 7000 und 20000 steigen. Durch Platzen der Membran der Mutterzelle an irgendeiner Stelle wird die Brut nach außen entleert.

Es gibt zwei Arten von Schwärmsporen, die zu verschiedenen Zeiten gebildet werden, Schwärmsporen, die sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren und neuen, kleinen Algenpflänzchen den Ursprung geben, und Schwärmsporen, die der Befruchtung bedürfen. Die Mutterzellen, aus denen die ersten entstehen, nennen die Botaniker Sporangien, die Mutterzellen der letzteren dagegen Gametangien.

Uns interessieren hier nur die Geschlechtssporen oder Gameten. Bei vielen niederen Algen können die sich paarenden Schwärmsporen (Fig. 307 *C a, b, c, d*) in keiner Weise, weder nach ihrer Größe, noch nach ihrer Bewegung, noch nach ihrem sonstigen Verhalten voneinander unterschieden werden (*Ulothrix*, *Bryopsis*, *Botrydium*, *Acetabularia* usw.). Bei anderen Arten dagegen bilden sich Geschlechtsdifferenzen heraus, welche uns männliche und weibliche Gameten zu unterscheiden gestatten. Im ersten Fall redet man von einer isogamen, im zweiten Fall von einer oogamen Befruchtung.

Als Beispiel isogamer Befruchtung kann uns *Botrydium* (Fig. 307) und *Ulothrix* (Fig. 308) dienen. Wenn man in einen Wassertropfen die kleinen Schwärmer aus verschiedenen Zuchten zusammenbringt und mit starker Vergrößerung beobachtet, so kann man leicht wahrnehmen, wie alsbald einzelne mit ihren hyalinen Vorderenden sich einander nähern (*b*), sich berühren und nach kurzer Zeit zu verschmelzen beginnen. Zuerst legen sie sich mit ihren Seiten aneinander (*c*), dann



Fig. 306.  
Schwärmspore  
von Mikro-  
gromia socialis.  
Nach R. HERT-  
WIG.

schreitet die Verschmelzung allmählich von vorn nach hinten fort. Die Paarlinge bewegen sich noch weiter im Wasser herum. Ihre Bewegungen sind unregelmäßig intermittierende und nimmt einen taumelnden Charakter an. Nach einiger Zeit ist die Verschmelzung so weit gediehen, daß beide Gameten einen einzigen ovalen, entsprechend dickeren Körper bilden, an welchem nur noch die Anwesenheit von zwei Pigmentflecken und vier Geißeln den Ursprung durch Paarung zweier Individuen verrät (e. f). Jetzt verlangsamt allmählich das Pärchen (die Zygote) ihre Bewegungen, kommt schließlich zur Ruhe, verliert die vier Geißeln, indem sie eingezogen oder abgeworfen werden, rundet sich ab und umgibt sich mit einer besonderen Membran. Häufig tritt das Ruhestadium schon wenige Minuten nach Beginn der Paarung ein, in anderen Fällen aber kann die Zygote noch membranlos und mit vier Cilien versehen

Fig. 307.



Fig. 308.



Fig. 307. *Botrydium granulosum*. Nach STRASBURGER. *A* ein freigelegtes Pflänzchen mittlerer Größe, Vergr. 28. *B* eine Schwärmospore mit Jodlösung fixiert, Vergr. 540. *C* Iso-gameten, und zwar bei *a* ein einzelner Iso-gamet, bei *b* zwei Iso-gameten in der ersten Berührung, bei *c*, *d* und *e* in seitlicher Verschmelzung, bei *f* die Zygospore nach vollzogener Verschmelzung der Gameten, Vergr. 540.

Fig. 308. *A* eine ungeschlechtliche Schwärmospore von *Ulothrix zonata*. *B* 1 ein Gamet, 2 und 3 kopulierende Gameten, 4 eine durch Kopulation erzeugte Zygote, Vergr. 500.

drei Stunden lang im Wasser herumschwärmen, bis sie die Geißeln einzicht und zu Boden sinkt.

Noch besser als bei den Konjugaten läßt sich das allmähliche Auftreten der geschlechtlichen Differenzierung bei den zahlreichen Arten niederer Algen mit Gametenbefruchtung verfolgen. Wie bei *Spirogyra* (Fig. 305) von den beiden sonst völlig gleichartigen Paarlingen der eine als weiblich bezeichnet werden kann, weil er in Ruhe verharrt und zum Zwecke der Konjugation von dem anderen aufgesucht werden muß, so bildet sich ein analoges Verhältnis bei den Phäosporeen und Cutleriaceen heraus.

Bei einzelnen Phäosporeenarten sind männliche und weibliche Schwärmzellen bei ihrer Entleerung aus den Mutterzellen voneinander nicht zu unterscheiden, sie sind von gleicher Größe und mit einem Pigmentfleck und zwei Geißeln versehen. In der Zeit des Herumschwärmens tritt eine Paarung nicht ein. Bald aber macht sich ein Unterschied zwischen den Gameten geltend. Einige von ihnen kommen frühzeitig zur Ruhe, sie stoßen sich mit der Spitze einer Geißel an irgendeinen



festen Gegenstand an und bringen demselben ihren Plasmakörper durch Verkürzung und Einziehung der Geißel näher, wobei auch die zweite Cilie eingezogen wird. Solche zur Ruhe gekommenen Schwärmzellen können jetzt als weibliche bezeichnet werden; sie sind nur für wenige Minuten befruchtungsfähig; sie üben, wie BERTHOLD sich ausdrückt, auf die längere Zeit im Wasser herumschwimmenden Gameten „eine starke Anziehungskraft aus“, so daß um ein Ei oft Hunderte von Schwärmern in wenigen Augenblicken vereint sind, von denen einer mit ihm verschmilzt (BERTHOLD X 1881).

Schon deutlicher ausgeprägt ist die Geschlechtsdifferenz bei den Cutleriaceen. Hier nämlich gewinnen die geschlechtlichen Schwärmzellen während ihrer Entstehung in der Mutterpflanze eine ungleiche Größe, indem die weiblichen einzeln, die männlichen gewöhnlich in Achtzahl in einer Mutterzelle gebildet werden. Der Größenunterschied fällt daher schon deutlich auf. Beide Gametenarten schwärmen eine Zeitlang im Wasser herum; eine Befruchtung kann aber erst erfolgen, wenn der weibliche Schwärmer zur Ruhe kommt, die Geißeln einzieht und sich abrundet. Das befruchtungsfähig gewordene Ei zeigt einen hyalinen Fleck, welcher durch das Einziehen des vorderen, schnabelartigen Endes entstanden ist, den sogenannten Empfängnisfleck. Das ist die einzige Stelle, an welcher einer von den kleinen männlichen Schwärmern, welche bald die zur Ruhe gekommene weibliche Zelle umlagern, die Paarung ausführen kann. Nach vollendeter Befruchtung umgibt sich die Zygote mit einer Zellulosehülle.

Die bei den Cutleriaceen schon schärfer ausgeprägte Geschlechtsdifferenz findet sich noch mehr gesteigert bei den höheren Algenformen, z. B. den Fucaceen. Hier treten die weiblichen Zellen, die eine sehr beträchtliche Größe erreichen, auch nicht vorübergehend mehr in das Stadium einer Schwärmzelle ein. Entweder werden sie als kuglige, unbewegliche Eizellen bei der Reife nach außen ausgestoßen (Fucaceen, Fig. 310) oder sie werden an ihrem Ursprungsort, im Oogonium, befruchtet. Im Gegensatz zu den Eizellen sind die männlichen Schwärmzellen (Fig. 309) noch kleiner und beweglicher als die bisher betrachteten Schwärmsporen geworden und haben den charakteristischen Habitus von Samenfäden angenommen: sie bestehen fast nur aus Kernsubstanz und den beiden Geißeln, die als Fortbewegungsorgane dienen.

#### e) Die Konjugation bei den Volvocales.

Für die uns beschäftigende Frage sind die Volvocales dadurch besonders interessant und wichtig, daß hier einzelne Arten, die sich sonst in ihrem ganzen Aussehen außerordentlich ähnlich sind, *Pandorina morum*, *Eudorina elegans*, *Volvox globator*, teils keine, teils eine deutliche

Fig. 309.

Fig. 310.

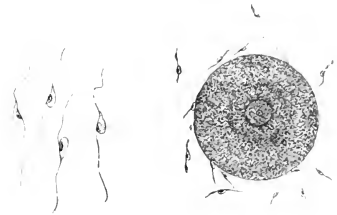


Fig. 309. Spermatozoiden von *Fucus platycarpus*. 540mal vergrößert. STRASBURGER.

Fig. 310. Ei von *Fucus* mit anhaltenden Spermatozoiden. 240mal vergrößert. STRASBURGER.

ausgeprägt Geschlechtsdifferenz der beiden Geschlechtszellen, teils ein vermittelndes Zwischenstadium erkennen lassen. Das ganze Verhältnis ist so beweisend, daß es sich wohl lohnt, hierauf noch etwas näher einzugehen.

*Pandorina morum* ist in der Literatur dadurch besonders bekannt geworden, daß PRINGSHEIM (X 1869) an dieser Art die Paarung zweier Schwärmzellen zuerst im Jahre 1869 entdeckt hat; sie bildet kleine Kolonien von etwa 16 Zellen, die in eine gemeinsame Gallerte eingeschlossen sind (Fig. 247 II). Jede Zelle trägt an ihrem vorderen Ende zwei Geißeln, die über die Oberfläche der Gallerte hervorsehen und zur Fortbewegung dienen. Zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung

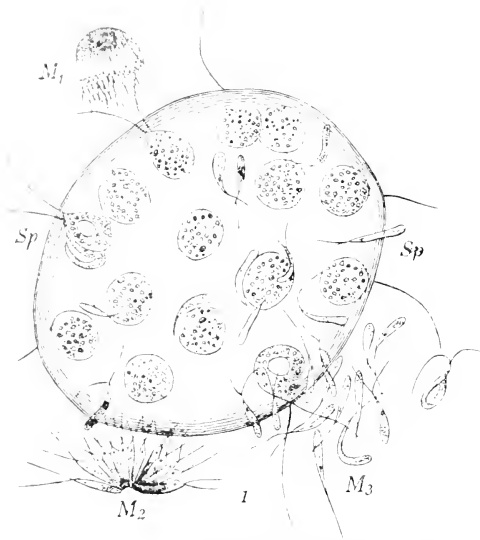


Fig. 311. *Eudorina elegans*, eine weibliche Kolonie (Coenobium) von Zoospereien (*Sp*) umschwärmt. Nach GOEBEL.  $M_1$ — $M_2$  Bündel von Samenzellen. Aus SACHS, Fig. 412.

bald zwei kleine, bald zwei gleich große, bald eine kleine und eine große paarweise (Fig. 247 IV, V) genähert haben. Beim Zusammentreffen berühren sich die Paarlinge zuerst mit ihren Spitzen (IV), verschmelzen dann zu einem biskuitförmigen Körper, der sich nach und nach zu einer Kugel zusammenzieht (VI, VII). Diese umgibt sich einige Minuten nach der Befruchtung mit einer Zellulosehaut und tritt als Zygote in ein Ruhestadium ein, in welchem ihre ursprünglich grüne Farbe in ein Ziegelrot übergeht.

Eine geschlechtliche Verschiedenheit macht sich bei *Eudorina* (A 20) s. bemerkbar, bei einer Art, welche der *Pandorina* sonst außerordentlich ähnlich und wie diese eine Gallertblase ist, die 16—32 Zellen enthält (Fig. 311). Zur Zeit der Fortpflanzung differenzieren sich die Kolonien in männliche und weibliche. In den weib-

zerfällt jede der 16 Zellen gewöhnlich in 8 Zellen, die nach einiger Zeit frei werden und für sich allein herauschwärmen (Fig. 247 III, IV). Die ovalen Schwärmzellen sind durch Chlorophyll grün gefärbt mit Ausnahme des vorderen, etwas zugespitzten Endes, welches hyalin ist und einen roten Pigmentfleck und zwei Geißeln besitzt; sie sind nicht genau von gleicher Größe. Hierin ist indessen ein Geschlechtsunterschied bei *Pandorina* nicht ausgeprägt. Denn wenn von zwei verschiedenen Kolonien

Schwärmzellen zusammensammenkommen, so bemerkt man in dem Gewimmel, daß sich

lichen Kolonien wandeln sich die einzelnen Zellen, ohne sich weiter zu teilen, in kuglige Eier um; in den männlichen Kolonien dagegen zerfällt jede Zelle durch mehrfach wiederholte Teilung in ein Bündel von 16—32 Gameten (Fig. 311 *M*<sub>1</sub>). Diese sind „langgestreckte Körperchen, vorn mit zwei Cilien, deren anfangs grüne Farbe sich in gelb verwandelt“. Die einzelnen Bündel lösen sich von der Mutterkolonie los und schwärmen im Wasser herum. „Treffen sie auf eine weibliche Kolonie, so verwickeln sich die beiderseitigen Cilien; die männliche Kolonie wird dadurch fixiert und fällt dabei auseinander, worauf sich die vereinzelt Samenfäden, die sich jetzt noch bedeutend strecken, in die Gallertblase der weiblichen Kolonie einbohren. Sie dringen hier bis zu den Eizellen vor und legen sich (oft in Mehrzahl), nachdem sie an denselben tastend herumgekrochen sind, an sie an. Man darf annehmen, was in vielen anderen Fällen ja beobachtet ist, daß eine dieser Samenzellen in je eine Eizelle eindringt“ (SACHS).

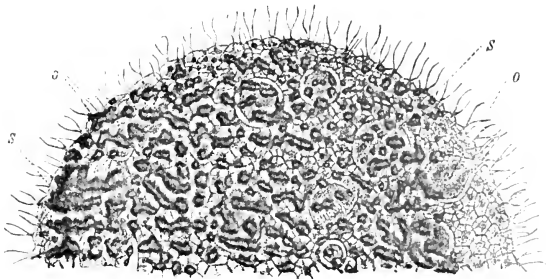


Fig. 312. *Volvox globator*, geschlechtliche, hermaphroditische Kolonie. Nach CIENKOVSKY und BÜTSCHLI kombiniert und etwas schematisiert. Nach LANG. *S* männliche Gameten (Spermatozoen), *O* weibliche Gameten (Eier).

Bei *Volvox globator* (Fig. 312) endlich ist die Differenzierung am weitesten durchgeführt, indem von den sehr zahlreichen Zellen, welche eine kuglige Kolonie zusammensetzen, ein Teil vegetativ bleibt, der andere Teil sich in Geschlechtszellen umwandelt. Bei *Volvox* erreichen die Eier (*O*) noch eine viel bedeutendere Größe als bei *Eudorina* und werden von den sehr kleinen, mit zwei Geißeln herumschwärmenden Samenelementen (*S*) befruchtet.

Nachdem wir uns mit den morphologischen Unterschieden in der Größe, Form und stofflichen Zusammensetzung zwischen den weiblichen und männlichen Geschlechtszellen im X. Kapitel, sowie mit den Urformen der geschlechtlichen Zeugung in einzelnen Abteilungen des Protistenreiches bekannt gemacht haben, ist es nicht schwer, eine befriedigende Erklärung für die zwischen ihnen zutage tretenden Gegensätze zu geben. Die Gegensätze erklären sich, um es gleich an die Spitze unserer Schlußbetrachtung zu stellen, nach dem Prinzip der physiologischen Arbeitsteilung und Differenzierung, das uns im zweiten Hauptteil unseres Buches (Kap. XVII, zweites Gesetz) noch weiter beschäftigen wird.

Am Anfang ihrer Entwicklung sind weibliche und männliche Keimzellen, Spermatozoen und Oogonien, wie auf Seite 337 gezeigt wurde, einander funktionell vollkommen gleich. Ebenso entsprechen sich in Form und Größe die miteinander kopulierenden Geschlechtszellen in einzelnen Abteilungen des Protistenreiches; deshalb wurden sie auch als Isogameten bezeichnet, deren Verhalten bei der Befruchtung an verschiedenen Beispielen (S. 330—341) im Abschnitt über die Formen der geschlechtlichen Zeugung kennen gelernt haben. Von diesem gleichartigen Ausgangspunkt aus, der sich ontogenetisch und hier und da auch phylogenetisch nachweisen läßt, sind die morphologischen Gegensätze allmählich entstanden, aus Ursachen, über welche folgende Erwägungen zur Orientierung dienen können: Bei der Vereinigung zweier Zellen zur Bildung eines entwicklungsfähigen Keimes sind zwei Momente zu berücksichtigen, die miteinander konkurrieren und in einem Gegensatz zueinander stehen. Erstens müssen die zwei Zellen, die sich zu einer gemischten Anlage vereinigen, in der Lage sein, sich aufzusuchen und zu verbinden. Zweitens aber ist es auch, wenn aus dem Verschmelzungsprodukt sich ein vielzelliger, komplizierter gebauter Organismus in einem kurz bemessenen Zeitraum entwickeln soll, von Wichtigkeit, daß gleich von Anfang an viel entwicklungsfähige Substanz vorhanden ist und nicht erst auf dem zeitraubenden Umweg der Ernährung von den sich bildenden und differenzierenden Embryonalzellen selbst herbeigeschafft zu werden braucht.

Um der ersten Aufgabe zu genügen, müssen die Zellen beweglich und daher aktiv sein; für die zweite Aufgabe dagegen müssen sie entwicklungsfähige Substanz ansammeln; sie müssen daher an Größe zunehmen, was naturgemäß eine Beeinträchtigung ihrer Beweglichkeit und schließlich ihre völlige Aufhebung zur Folge hat.

So konkurrieren zwei Momente miteinander, von denen das eine die Zelle beweglich und aktiv, das andere dagegen unbeweglich und passiv zu machen sucht. Die Natur hat beide Aufgaben gelöst, indem sie Eigenschaften, die ihrem Wesen nach in einem Körper unvereinbar, weil gegensätzlich zueinander sind, nach dem Prinzip der Arbeitsteilung auf die beiden zum Befruchtungsakt verbundenen Zellen verteilt hat. Sie hat die eine Zelle aktiv und befruchtend, d. h. männlich, die andere Zelle dagegen passiv und empfangend, d. h. weiblich gemacht. Die weibliche Zelle oder das Ei hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen zu sorgen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasmas bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprozesse erforderlich sind. Sie hat daher während ihrer Entwicklung im Eierstock Dottermaterial aufgespeichert und ist dementsprechend groß und unbeweglich geworden. Der männlichen Zelle dagegen ist die zweite Aufgabe zugefallen, die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle herbeizuführen. Sie hat sich daher zum Zwecke der Fortbewegung in einen kontraktilen Samenfaden umgebildet und hat sich, je vollkommener sie ihrer Aufgabe empfindet, um so mehr aller Substanzen entledigt, welche, wie z. B. das Dottermaterial oder selbst das Protoplasma, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat sie zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgibt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmäßigste ist.

Von den so geschlechtlich differenzierten Zellelementen können wir die Ausdrücke „männlich und weiblich“ auf die in ihnen enthaltenen

Kerne übertragen, auch wenn diese an Masse und Qualität ihrer Substanz einander äquivalent sind (s. Kap. XII). Nur dürfen wir unter der Bezeichnung männlicher und weiblicher Kern nichts anderes verstehen als einen Kern, der von einer männlichen oder von einer weiblichen Zelle abstammt. Auch bei den Infusorien kann der Wanderkern als männlich, der stationäre Kern als weiblich im Sinne der früher gegebenen Definition bezeichnet werden, insofern der eine den anderen aufsucht.

Der Gegensatz, der sich zwischen den Geschlechtszellen durch Arbeitsteilung und Anpassung an entgegengesetzte Aufgaben entwickelt hat, wiederholt sich im Tier- und Pflanzenreich häufig auch noch in anderen Organisationsverhältnissen; man findet dann die Individuen, in welchen sich die männlichen und die weiblichen Geschlechtszellen entwickeln, durch mancherlei Sexualcharaktere unterschieden. Auch in diesen, das Geschlecht betreffenden Einrichtungen wird ein und dasselbe Thema weiter variiert: einmal Vorkehrungen zu schaffen, durch welche das Zusammentreffen der Geschlechtszellen ermöglicht wird, und zweitens für Einrichtungen zu sorgen, durch welche das Ei ernährt und geborgen wird. Das eine nennen wir männliche, das andere weibliche Organisation, männliche und weibliche Sexualcharaktere. Alle diese Verhältnisse sind sekundärer Art und haben mit dem eigentlichen Wesen des Befruchtungsvorganges und seiner Erklärung und tieferen Begründung nichts zu tun. Hierin stimmen wir mit WEISMANN, RICHARD HERTWIG, STRASBURGER und MAUPAS überein, welche gleiche Ansichten ausgesprochen haben. In dieser Hinsicht führt uns die in den verschiedensten Richtungen durchgeführte morphologische Untersuchung des Befruchtungsprozesses nun zu dem allgemeinen Ergebnis, das sich in den Satz zusammenfassen läßt: Ei- und Samenzellen sind aus ursprünglich gleichartig beschaffenen, nicht unterscheidbaren Fortpflanzungszellen durch Differenzierung nach entgegengesetzten Richtungen entstanden. Für diesen Vorgang aber ist sehr lehrreich das Studium der Urformen der geschlechtlichen Zeugung (S. 330) in den verschiedenen Abteilungen der Protisten, weil man bei ihnen alle Übergänge antrifft, von der Kopulation gleich großer, in keinem äußeren Merkmal unterscheidbarer Zellen (der Isogameten, Heliozoen, Naktitluken, Spirogyra und anderen Algenfamilien) bis zur Ausbildung von Makro- und Mikrogameten (*Volvox globator*, Fucaceen usw.) mit immer größer werdenden Differenzen welche schließlich fast denjenigen zwischen tierischen Eiern und Samenfäden gleichkommen.

## ELFTES KAPITEL.

### Die Physiologie des Befruchtungsprozesses.

Wenn schon das zehnte Kapitel uns mit einer überaus großen Mannigfaltigkeit von allerlei Formen des Befruchtungsprozesses bekannt gemacht hat, so drängen sich uns zahlreiche Fragen in geradezu überwältigender Fülle noch mehr auf dem Gebiete der Physiologie bei einem Studium der hierher gehörigen Verhältnisse in den einzelnen Abteilungen des Tier-, Pflanzen- und Protistenreiches auf, zumal wenn noch das Experiment zur Erweiterung und Vertiefung unserer Kenntnisse zu Rate gezogen wird. Und zwar gehören diese Fragen zu den schwierigsten der Physiologie und sind zurzeit von einer befriedigenden Lösung zum größten Teil noch weit entfernt.

Welche Eigenschaften müssen Zellen haben, um sich im Zeugungsakt zu vereinigen und den Ausgang für einen neuen Entwicklungszyklus bilden zu können? In diese Worte läßt sich wohl am besten der Kernpunkt des im folgenden zu erörternden Problems kurz zusammenfassen. Denn das eine ist zunächst klar, daß nicht jede Zelle eines vielzelligen Organismus in die Lage kommt, zu befruchten oder befruchtet zu werden, und daß auch die Geschlechtszellen nur in einem oft kurz bemessenen Zeitraum für die Zeugung tauglich sind. Es müssen also in den Zellen zum Zwecke der Zeugung bestimmte Dispositionen bestehen, welche wir einstweilen unter dem allgemeinen Ausdruck „Befruchtungsbedürftigkeit“ zusammenfassen wollen. Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen garantiert allein aber noch lange nicht den Erfolg der Befruchtung. Dies lehrt schon die einfache Tatsache, daß reife Eier und reifer Samen, von verschiedenen Organismen zusammengebracht, sich nicht entwickeln. Zur Befruchtungsbedürftigkeit muß daher noch ein zweiter Faktor hinzutreten; die Zellen, welche sich geschlechtlich vereinigen sollen, müssen in ihrer Organisation zueinander passen und infolgedessen auch die Neigung haben, sich miteinander zu verbinden. Wir wollen den Inbegriff dieser Eigenschaften als sexuelle Affinität bezeichnen.

Somit läßt sich das elfte Kapitel in zwei Abschnitte zerlegen: 1. in die Untersuchung der Befruchtungsbedürftigkeit, und 2. in die Untersuchung der sexuellen Affinität der Zellen. Hieran wird dann noch ein dritter Abschnitt angeschlossen werden und über einige Hypothesen handeln, welche von verschiedenen Seiten über das Wesen und den Zweck der Befruchtung aufgestellt worden sind.

#### 1. Die Befruchtungsbedürftigkeit der Zellen.

Unter Befruchtungsbedürftigkeit verstehen wir einen Zustand der Zelle, in welchem sie für sich allein die Fähigkeit verloren hat, den Lebensprozeß fortzusetzen, diese Fähigkeit aber in sehr gesteigertem

Maße wiedererlangt, wenn sie sich mit einer zweiten Zelle im Befruchtungsakt verbunden hat. Ein tieferer Einblick in das Wesen dieser Zustände fehlt uns zurzeit noch durchaus. Auch beginnt das dunkle Gebiet von seiten der Biologie erst neuerdings einer planmäßigen Bearbeitung unterworfen zu werden. Wir können daher hier nur auf einige Erfahrungen aufmerksam machen, welche weitere Untersuchungen in Zukunft zu vermehren und zu vertiefen haben werden. Am meisten wird hierbei eine Vertiefung unseres Wissens von dem Studium der niedersten Organismen zu erwarten sein, weil bei ihnen die einzelnen Zellen eine absolute oder wenigstens noch eine sehr große Selbständigkeit besitzen und nicht, wie bei den höheren Organismen, von den übrigen Zellen des Körpers abhängig geworden sind, daher leichter zum Gegenstand von Experimenten gemacht werden können.

Die zurzeit vorliegenden Erfahrungen lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen: 1. Die Befruchtungsbedürftigkeit tritt im Leben vieler Organismen periodisch ein; 2. sie ist überall nur von kurzer Zeitdauer; 3. sie ist bis zu einem gewissen Grade von äußeren Einflüssen abhängig, und damit hängt es dann wohl 4. zusammen, daß sie in manchen Fällen sogar in höheren Tierklassen aufgehoben und in Parthenogenese und Apogamie umgewandelt werden kann.

Was den ersten Satz betrifft, so lassen sich hierfür zahlreiche Beispiele aus dem Leben der Einzelligen sowie aus niederen Pflanzen- und Tiergruppen anführen. Viele Einzellige pflanzen sich längere Zeit durch oft wiederholte, vegetative Teilungen fort, bis ein Zeitpunkt eintritt, wo die Fähigkeit hierzu erlischt und Fortpflanzungszellen gebildet werden, die der Vereinigung (Amphimixis) bedürfen. Erst hierauf erfolgt dann wieder Teilung auf ungeschlechtlichem Weg für längere Zeit. Ebenso wechseln bei vielen Abteilungen der Kryptogamen oder Coelenteraten, der Würmer und der Tunikaten ungeschlechtliche und geschlechtliche Zeugungen periodenweise miteinander ab. Bei den Infusorien hat MAUPAS (X 1889) über diese Verhältnisse zahlreiche, verdienstvolle Untersuchungen angestellt, die allerdings seitdem in manchen Punkten Berichtigungen erfahren haben (WOODRUFF, ERDMANN). MAUPAS unterscheidet im Leben eines jeden Infusors eine Periode der Geschlechtslosigkeit und eine Periode der Geschlechtsreife oder Befruchtungsbedürftigkeit. Die erste beginnt, wenn sich zwei Tiere gegenseitig befruchtet haben und sich trennen; sie führt nach längerer Ruhepause zu einer Vermehrung der Individuen durch rasch sich wiederholende Teilungen. In dieser Periode kann man Individuen aus verschiedenen Kulturen zusammenbringen und sie Bedingungen aussetzen, welche für die Konjugation am günstigsten sind, ohne daß es jemals zu Paarungen kommt. Erst längere Zeit nach Ablauf einer Paarung werden die Infusorien wieder befruchtungsbedürftig. Werden dann aus zwei Kulturen Individuen unter geeigneten Bedingungen zusammengebracht, so erfolgen reichliche Paarungen in wenigen Tagen. So hat MAUPAS festgestellt, daß bei *Leucophrys patula* Individuen, welche der 300sten bis 450sten Generation nach einem Befruchtungsakt angehören, allein fruchtbare Kopulationen ausführen können. Für *Onychodromus* fällt diese Periode der Befruchtungsbedürftigkeit etwa zwischen die 140ste bis 230ste Generation und bei *Stylonicchia pustulata* zwischen die 130ste bis 180ste.

Der zweite Satz lautet: Der Zustand der Befruchtungsbedürftigkeit erbüßt sich von kurzer Zeitdauer. Wenn Zellen, die für die Befruchtung nicht rechtzeitig befruchtet werden, so gehen sie bald zu Grunde. Algen Schwärmer, tierische Eizellen liefern uns Beispiele zur Bestätigung des Satzes.

Schwärmsporen oder Gameten von Algen sterben oft schon nach einigen Stunden ab, wenn sie im Wasser herumgeschwärmt sind, ohne zur Paarung mit geeigneten Individuen gelangt zu sein. Die Empfängnisfähigkeit der großen weiblichen Gameten von der Algenart *Cutleria*, wenn sie, zur Ruhe gekommen, ein Ei darstellen, ist eine verhältnismäßig kurze. Mehrfache, von FALKENBERG (X 1879) angestellte Versuche zeigten, „daß am dritten Tage nach eingetretener Ruhe noch nahezu alle Eier, am vierten Tage noch etwa die Hälfte derselben befruchtungsfähig waren. Nach dem vierten Tage hatten dagegen alle Eier ihre Empfängnisfähigkeit eingebüßt, und wenn man ihnen auch jetzt noch Spermatozoiden zusetzte, so begannen sie doch nunmehr unter denselben Erscheinungen, wie die vom Zutritt der befruchtenden Zellen gänzlich abgeschnitten gebliebenen Eier, abzusterben“.

Reife, tierische Eizellen endlich haben, auch wenn sie sich in ihrer normalen Umgebung im Eierstock oder in den Eileitern befinden, nicht minder eine kurze Lebensdauer; sie geraten bald in einen Zustand der Überreife (O. HERTWIG VIII 1890). Ihre normalen Funktionen sind geschwächt; sie lassen sich zwar noch eine Zeitlang befruchten, aber in anormaler Weise durch Eindringen vieler Samenfäden; sie treten infolgedessen auch nur in einen gestörten Entwicklungsprozeß ein. Hierin liegt unverkennbar eine Analogie mit der senilen Degeneration von Infusorien vor, die zur geeigneten Zeit an der Paarung verhindert waren.

Der dritte Satz, daß das frühere oder spätere Eintreten der Befruchtungsbedürftigkeit von äußeren Faktoren abhängig ist, läßt sich in einigen Fällen sehr deutlich nachweisen.

KLEBS (XI 1889) hat bei Kulturen von Wassernetz (*Hydrodictyon*) durch Veränderung der äußeren Lebensbedingungen die Bildung der Geschlechtszellen bald früher hervorrufen, bald verhindern können. Er hat gesunde, aus der freien Natur stammende Netze dadurch zur Gametenbildung gebracht, daß er sie in einer Rohrzuckerlösung von 7—10 % kultivierte. Nach 5—10 Tagen zerfällt das Netz vollständig, indem sich Gameten in fast allen Zellen entwickelten. Ferner wird in den Zellen die Neigung zur Gametenbildung gesteigert, wenn man frische Netze in niedrigen Glasschalen mit relativ wenig Wasser an einem sonnigen Fenster kultiviert. Nach KLEBS besteht der Einfluß der Zimmerkultur darin, „daß durch sie das Wachstum zum Stillstand gebracht, dagegen die Erzeugung organischer Substanz mit Hilfe der Assimilation nicht behindert wird, während gleichzeitig ein gewisser Mangel an Nährsalzen eintritt“. Auf der anderen Seite läßt sich die geschlechtliche Fortpflanzung unterdrücken. Zu dem Zwecke braucht man nur ein Netz, welches in seinen Zellen Gameten zu bilden beginnt, in eine 0,5—1,0-proz. Nährlösung zu übertragen, welche aus einem Teil schwefelsaurer Magnesia, einem Teil phosphorsaurem Kali, einem Teil salpetersauren Kali und vier Teilen salpetersauren Kalks besteht. Nach einiger Zeit liefert es ungeschlechtliche Schwärmsporen, namentlich wenn es dann in frisches Wasser zurückgebracht wird.



Nach Beobachtungen von EIDAM bildet ein kleiner Pilz, *Basidiobolus ranarum*, wenn er aus Konidien auf reichlichem Nährsubstrat gezüchtet wird, ein kräftiges Mycel, das gleichzeitig sowohl ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen (Konidien) als auch Geschlechtszellen erzeugt. Auf einem erschöpften Nährboden dagegen liefern die Konidien ein spärliches Mycel, welches sich sofort und ausschließlich durch Geschlechtszellen, die sich zu Zygosporien verbinden, fortpflanzt. — Reichliche Ernährung begünstigt bei Pflanzen, wie die Erfahrung der Gärtner lehrt, die vegetative Vermehrung und behindert die Samenbildung, während umgekehrt Blüten- und Samenbildung befördert wird durch Beschränkung des vegetativen Wachstums (Beschneiden von Wurzeln und Sprossen) und dadurch hervorgerufene Hemmung des Nahrungszuflusses.

Auch für Tiere, die sich auf parthenogenetischem Wege vermehren, liegen entsprechende Beobachtungen vor. Wenn der *Phylloxera vastatrix* die Nahrung entzogen wird, so kommen alsbald, wie KELLER (XI 1887) durch Experimente gezeigt hat, die geflügelten Geschlechtsformen zum Vorschein, und es werden befruchtete Eier abgelegt.

Den hohen Einfluß äußerer Faktoren auf die Entwicklung der geschlechtlichen Verhältnisse haben in der neueren Zeit WOODRUFF, FRÄUDEL, ERDMANN und JOLLOS bei Infusorien, MAX HARTMANN bei *Eudorina elegans* durch mühsame und planvoll durchgeführte Experimente untersucht und dazu viel zur Vertiefung und Klärung der Fragestellung beigetragen.

Bei den Infusorien konnten die neueren Experimentatoren durch langjähriges Studium von Zählkulturen den Nachweis erbringen, daß MAUPAS und andere zeitgenössische Forscher nicht die Ansammlung schädlicher Exkretstoffe in ihren Kulturflüssigkeiten vermieden und dadurch Depressionszustände im Leben der Infusorien hervorgerufen hatten. Wenn sie eine gleichmäßig hergestellte Bouillonlösung mit Bakterien benutzten und täglich bei der Züchtung von *Paramecium aurelia* erneuerten, so ließen sich im Laufe von 10 Jahren 4500 Generationen ohne Eintritt einer einzigen Konjugationsepisode, also ausschließlich durch ungeschlechtliche Teilung züchten. Nur wurden zeitweise und rhythmisch am Kernapparat eintretende Veränderungen beobachtet, die manche Anknüpfungspunkte an die Parthenogenese tierischer Eier darbieten, Zerfall des alten Makrokerns und seine Erneuerung durch Teilung der Nebenkerns. Aber auch diese parthenogenetischen Erscheinungen konnte JOLLOS durch weitere Verbesserung der Kulturtechnik (Züchtung in etwas größeren Kulturgefäßen) noch für längere Zeit hinausschieben.

Zu einem ähnlichen Resultat ist MAX HARTMANN durch seine Studien an *Eudorina elegans* gelangt. Fünf Jahre lang hat er isolierte Exemplare in agamen Zählkulturen unter sorgfältig ausprobierten Bedingungen gezüchtet (gleichmäßige Temperatur während Sommer und Winter, gleichmäßig künstliche Beleuchtung bei Tag und Nacht, auf das sorgfältigste gereinigte Gefäße aus ZEISS'schem Glas, ausgewählte Ernährung). Während nun in der Natur eine *Eudorina*-kolonie in regelmäßigen Intervallen männliche und weibliche Gameten bildet und sich ganz in solche auflöst, während diese dann durch ihre Verschmelzung eine Zygote bilden, die wieder eine neue Kolonie durch 36 Teilungen hervorbringt, erreichte HARTMANN durch seine Versuche, daß im Laufe von fünf Jahren

1300 Conspolitionen unter vollständiger Unterdrückung der Gametenbildung. Sie lebten nur durch ungeschlechtliche Teilungen ohne Kern- und Zellregulation fort und ohne Depressionserscheinungen entwickelten. Die Mutterkolonie zerfällt dann in regelmäßigen Intervallen in Tochterkolonien. Dabei ist, daß jede einzelne ihrer 36 Zellen sich in eine solche durch eine Folge einfacher Teilungen umwandelt und durch Auflösung der gemeinsamen Gallerte isoliert wird.

HARTMANN hält sich sogar durch seine Eudorina-Versuche zu dem Schluß berechtigt, daß die Befruchtungsbedürftigkeit keine absolut notwendige Lebensäußerung ist. Denn es kann ja, wie er zur Stütze seiner Ansicht hervorhebt, in dem von ihm studierten Fall „die Befruchtung jahrelang ausfallen, ohne irgendwelche Schädigung und ohne daß außer der gewöhnlichen Kern- und Zellteilung eine sonstige Kern- und Zellregulation, etwa wie die Parthenogenese, stattfindet“.

Uns scheint dieser Schluß von HARTMANN viel zu weit zu gehen; nur das eine scheint uns durch seine Studien an Eudorina bewiesen zu werden, daß die Befruchtungsbedürftigkeit niederer Organismen eine veränderliche, aber ihrem eigentlichen Wesen nach uns noch sehr rätselhafte Eigenschaft im Leben der Zelle ist, welche durch allerlei äußere Faktoren in irgendeiner Weise beeinflußt und selbst für längere Zeit aus dem Entwicklungsverlauf ausgeschaltet werden kann.

Zu dieser Erkenntnis drängen uns außer den mitgeteilten experimentellen Erfahrungen auch sonst noch mancherlei Beobachtungen, die hier und da über Besonderheiten der Befruchtungserscheinungen auch im normalen Naturverlauf des Pflanzen- und Tierreichs gemacht worden sind. In manchen Fällen, namentlich bei niederen Organismen, ist die Befruchtungsbedürftigkeit in klar ausgesprochener Weise nur eine relative, da auch im Falle einer Nichtbefruchtung doch Entwicklung eintritt. Wenn bei der Alge *Ectocarpus* (BERTHOLD X 1881) die weibliche Gamete zur Ruhe gekommen ist, so ist sie für wenige Minuten empfängnisfähig geworden. „Erfolgt in dieser Zeit keine Befruchtung, so wird der Geißelfaden vollständig eingezogen, das Ei rundet sich ab und scheidet eine Zellulosehaut aus. Nach 24—48 Stunden zeigen sich dann die ersten Spuren einer parthenogenetischen Keimung.“ Sogar die männlichen Gameten sind hier, wenn auch in geringerem Grade als die weiblichen, spontan entwicklungsfähig. Nachdem dieselben mehrere Stunden herumgeschwärmt sind, gelangen sie schließlich, wie BERTHOLD mitteilt, zur Ruhe, „aber nur ein Teil entwickelt sich langsam zu sehr schwächlichen und empfindlichen Keimpflanzen, ein anderer desorganisiert sich sogleich oder nach Verlauf von 1—2 Tagen“.

Ein sehr eigentümliches, fakultatives Verhältnis zeigen die Bienen, deren Eier sich, befruchtet oder unbefruchtet, entwickeln können. Nach Untersuchungen von SIEBOLD u. a. liefern sie im unbefruchteten Zustand Drohnen, dagegen infolge der Befruchtung weibliche Tiere (Arbeitsbienen und Königinnen). Zuweilen entstehen Zwitter, wie LEUCKART meint, aus Eiern, bei denen die Befruchtung zu spät erfolgte, um die in männlicher Richtung fortgeschrittene Entwicklung ganz umzugestalten.

Ebensso sprechen für unseren Standpunkt die immer zahlreicher werdenden Beobachtungen, daß bald in diesen, bald in jenen Abteilungen des Organismenreichs und selbst bei hochorganisierten Vertretern des-

selben die in weiblicher oder männlicher Richtung ausgebildeten Fortpflanzungszellen auch ohne Verschmelzung durch Befruchtung, ohne „Amphimixis“, getrennt für sich zu normaler Entwicklung unter besonderen Bedingungen befähigt sind. Je nachdem dies bei Eiern oder Samenzellen der Fall ist, spricht man in der Literatur von Parthenogenese oder Merogonie. Es sind dies zwei umfangreiche und wichtige Gebiete der Zeugungslehre, zu deren gesonderter Betrachtung wir jetzt übergehen.

### A. Die Parthenogenese oder Jungfernzeugung.

Gewöhnlich sind die Eizellen im Tier- und Pflanzenreich, wenn sie nicht rechtzeitig zur Kopulation gelangen, unfehlbar dem raschen Untergang verfallen. Obwohl aus eminent entwicklungsfähiger Substanz bestehend, können sie sich beim Fehlen der einen Bedingung trotzdem nicht entwickeln. Von der Unmöglichkeit spontaner Entwicklung der Eizellen waren die meisten Naturforscher in früheren Jahrhunderten so sehr überzeugt, daß sie die erste Angabe über Jungfernzeugung bei einer Tierart ungläubig aufnahmen. Der Entdecker der Parthenogenese ist der berühmte Genfer Naturforscher und Philosoph CHARLES BONNET. Er isolierte im Jahre 1762 eine weibliche Blattlaus sofort nach ihrer Geburt, züchtete sie monatelang auf einer sorgfältig gereinigten Futterpflanze in einem verschlossenen Gefäß und stellte fest, daß sie, ohne je mit einem Männchen in Berührung gekommen zu sein, trotzdem öfters hintereinander lebendige Junge zur Welt brachte. Um dem Einwand zu begegnen, daß eine früher stattgehabte Begattung noch auf mehrere spätere Geschlechter nachwirken könne, setzte er seine Versuche bis zur 10. Generation mit dem gleichen Erfolg fort, indem er immer wieder von neuem einzelne der in den vorausgegangenen Kulturen geborene Blattläuse als Einsiedlerinnen isolierte.

Wie sehr die Entdeckung der allgemeinen Auffassung im 18. Jahrhundert zuwiderlief, läßt sich leicht daraus ersehen, daß die Pariser Akademie, an welche BONNET einen brieflichen, durch den bekannten RÉAUMUR übermittelten Bericht gesandt hatte, Veranlassung nahm, ihre Bedenken zu äußern, wie es wörtlich hieß: „gegen eine Entdeckung, welche einem allgemeinen und durch alle bisherigen Erfahrungen einmütig bestätigten Gesetz entgegen wäre“.

Und in der Tat könnte es ja für die Säugetiere und für die meisten anderen Organismen als ein Naturgesetz bezeichnet werden, daß ihre männlichen und weiblichen Geschlechtszellen für sich allein absolut entwicklungsunfähig sind. Dem eine Säugetierart würde unfehlbar aussterben, wenn ihre männlichen und weiblichen Individuen sich nicht zum Zeugungsakt verbänden. Trotzdem kann es nicht als ein allgemeines Naturgesetz bezeichnet werden, daß die Eier ohne Befruchtung auch stets entwicklungsunfähig sind. Der Fall ist lehrreich, und es läßt sich an ihm besonders gut zeigen, wie bei biologischen Erscheinungen, von denen wir wegen ihrer großen Komplikation nur ein sehr lückenhaftes Verständnis gewöhnlich besitzen, das Wort „Gesetz“ mit großer Vorsicht gebraucht werden sollte, da sich die Möglichkeit von Ausnahmen nicht ausschließen läßt.

Die gewöhnlich beobachtete Erscheinung, daß bei Tieren und Pflanzen die Eier zu ihrer Entwicklung der Befruchtung bedürfen, ist

nur eine Reihe, bei welcher man auf Ausnahmen gefaßt sein muß. Seit BOSSNETZ' Zeiten hat die Anzahl der Ausnahmen eine große Zunahme erfahren und wird sich bei weiter ausgedehnten Forschungen noch weiter vermehren. Wie bis jetzt schon festgestellt ist, kommt es erstens häufig vor, daß sowohl im Pflanzenreich wie im Tierreich in den Geschlechtsorganen Zellen gebildet werden, welche ihrer ganzen Anlage nach ursprünglich bestimmt waren, sich als Eier durch Befruchtung zu entwickeln, welche aber die Befruchtungsbedürftigkeit nachträglich verloren haben und sich infolgedessen ganz wie vegetative Fortpflanzungszellen, wie Sporen, verhalten. Zweitens aber können bei einigen Pflanzen und vielen Tierarten reife Eier zur Entwicklung ohne Befruchtung auch durch äußere Eingriffe veranlaßt werden.

Hiernach können wir zwei Arten von Parthenogenese unterscheiden: a) eine natürliche und b) eine experimentell oder künstlich hervorgerufene.

#### a) Die natürliche Parthenogenese.

Unter Parthenogenese verstehen wir die Erscheinung, daß Zellen, welche sich in den weiblichen Geschlechtsorganen als Eier ausgebildet haben, mehr oder minder weit in den Entwicklungsprozeß eintreten, ohne vorher befruchtet worden, also mit einer männlichen Zelle in Verbindung getreten zu sein. Hierbei macht es nun wieder einen wichtigen Unterschied aus, ob das Ei sich parthenogenetisch zu entwickeln beginnt, bevor oder nachdem sein Kern den früher beschriebenen Reduktionsprozeß durchgemacht hat. Im ersten Fall besitzen die aus dem Ei durch Teilung hervorgehenden Embryonalzellen Kerne mit voller Chromosomenzahl, im zweiten Fall dagegen reduzierte Kerne mit halber Zahl. Um diesen Unterschied in der Konstitution der Kerne auszudrücken, hat STRASBURGER die Ausdrücke „diploid“ und „haploid“ geprägt. Diploide Kerne sind solche mit voller Chromosomenzahl, wie sie bei den Tieren alle Gewebszellen (Somazellen von WEISMANN) enthalten, haploide Kerne sind, wenn die Geschlechtsprodukte den Reifeprozess durchgemacht haben, reduziert und mit halber Chromosomenzahl ausgestattet. Ein derartiger Unterschied in der Kernkonstitution läßt sich auch schon äußerlich an den Eiern daran erkennen, daß sie das eine Mal keine oder nur eine Polzelle, das andere Mal ihrer zwei (bzw. drei) wie bei normalem Verlauf der Reifung gebildet haben.

Die Botaniker haben diesem Unterschied eine größere Bedeutung als die tierischen Histologen beigelegt; so hat WINKLER in seiner letzten erschienenen Monographie „Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich“ zwei Unterarten der Jungfernzeugung aufgestellt, die er als somatische und generative bezeichnet. Eine somatische Parthenogenese liegt vor, wenn die Eier und die von ihnen abstammenden Embryonalzellen Kerne mit diploider und unreduzierter voller Chromosomenzahl führen; generativ wird dagegen die Parthenogenese genannt, wenn die Kerne der Eizellen und ihrer Deszendenten haploid oder in jeder Chromosomenzahl reduziert sind.

Eine noch schärfere Trennung nehmen STRASBURGER, NOLL und einige andere Botaniker zwischen den Eizellen vor, je nachdem sie einen diploiden oder einen haploiden Kern einschließen. Sie sind der Ansicht, daß das Ei mit dem Ausbleiben einer vorausgehenden Reduktionsteilung seinen sexuellen Charakter völlig eingebüßt hat und wieder zu einer

rein vegetativen Zelle geworden ist. Sie wollen daher für ihre Entwicklung zu einem Keim auch nicht das Wort „somatische Parthenogenese“ gebrauchen, sondern sehen hierin vielmehr nur „eine vegetative Keimbildung, die durch Geschlechtsverlust veranlaßt ist und unter den Begriff der Apogamie fällt“ (STRASBURGER 1908, S. 80). Für sie „liegt jungfräuliche Zeugung oder Parthenogenesis nur vor, wenn die Entwicklung aus einem Gameten oder einem Ei mit reduzierter Chromosomenzahl erfolgt“ (l. c. S. 80).

Auf tierischem Gebiet wird man sich wohl kaum entschließen, dem Begriff Parthenogenese eine so enge Fassung zu geben. Denn einmal sind im Tierreich die Eier doch dadurch, daß sie in besonderen, den Zwecken der Fortpflanzung bestimmten Organen schon frühzeitig ausgebildet werden und einen bestimmten histologischen Charakter gewinnen, so wesentlich von allen anderen Körperzellen unterschieden, daß man sie, auch wenn sie nicht befruchtet werden, als Eier bezeichnet. „Das Wesen der Keimzelle wird,“ wie auch WINKLER hervorhebt, „nicht durch die reduzierte Chromosomenzahl, sondern durch physiologische Eigenschaften charakterisiert“, durch ihre Befruchtungsfähigkeit und ihre Befruchtungsbedürftigkeit, welche nicht von der Chromosomenzahl abhängt. Und zweitens wird man schon aus historischen Gründen den Namen Parthenogenese beibehalten, weil das Objekt, für welches er zuerst gebraucht wurde, nämlich die Eier der Aphiden, nur eine Polzelle und somit auch unreduzierte Kerne besitzen. Wie bei den Aphiden, verhalten sich aber die Eier bei fast allen Tiergruppen, bei denen Entwicklung ohne Befruchtung als natürliches Vorkommnis festgestellt ist. „Generative Parthenogenese“ von Eiern mit reduzierten Kernen ist im Tierreich ein sehr seltener Befund, während die somatische ziemlich häufig in vielen Klassen der Wirbellosen nachgewiesen worden ist. Wir halten daher den Begriff Parthenogenese in seinem alten Umfang aufrecht und gebrauchen das Wort „Apogamie“ in der engeren, ihm von DE BARY gegebenen Bedeutung für die Fälle, in denen eine Rückbildung der Geschlechtsorgane stattgefunden hat und die Erhaltung der Art durch Entwicklung vegetativer oder somatischer Zellen geschieht. Dem Beispiel WINKLERS folgend, unterscheiden wir zwei Unterarten der Parthenogenese, eine somatische und eine generative, je nachdem die Kerne die volle oder die halbe, reduzierte Chromosomenzahl führen, also diploid oder haploid sind.

An diese begrifflichen Bestimmungen schließen wir eine kurze Übersicht über die Verbreitung der natürlichen Parthenogenese im Pflanzen- und Tierreich an.

Im Pflanzenreich stand jahrzehntlang die von BRAUX 1857 entdeckte Parthenogenese von *Chara crinita* als isolierter Fall da. Im ganzen nördlichen Europa ist *Chara crinita* nur in weiblichen Exemplaren verbreitet. Die in ihren Oogonien gebildeten Eier entwickeln sich hier ohne Befruchtung zu normalen, keimfähigen Früchten, deren Kerne diploid sind. Nach neueren Untersuchungen von ERNST gibt es bei *Chara crinita* eine haploidkernige, befruchtungsbedürftige Rasse und eine diploide parthenogenetische Rasse, deren Eier auch bei Gegenwart von männlichen Pflanzen nicht mehr befruchtungsfähig sind.

Durch mikroskopisch-experimentelle Arbeiten ist indessen in letzter Zeit die Parthenogenese im Pflanzenreich als eine viel weiter verbreitete Erscheinung nachgewiesen worden; sie wird sowohl bei Kryptogamen,

bei *Marsilia Drummondii* und anderen Arten, als auch bei mehreren Phanerogamen, bei Kompositen, bei *Antennaria*, *Alchimilla*, bei *Thalictrum*, *W. com.* bei *Taraxacum*, bei *Hieracium*, bei der Thymeläacee *Wiss. u. am.* angetroffen.

Bei *Marsilia Drummondii* werden von den Prothallien Archegonien (Fig. 313) ausgebildet. Die in ihnen eingeschlossenen Eier können aber nicht befruchtet werden, weil der Archegoniumhals sich gar nicht öffnet und auch die Bauchkanalzellen nicht verschleimen. Trotzdem entwickeln sie sich in genau derselben Weise wie geschlechtlich erzeugte Keime. Die hier vorliegende Parthenogenese ist eine somatische; denn im Unterschied zu anderen Marsiliaarten mit sexueller Fortpflanzung, deren Prothallien haploide Kerne mit 16 Chromosomen erkennen lassen, sind die Kerne im Prothallium und im Ei von *M. Drummondii* diploid mit 32 Chromosomen.

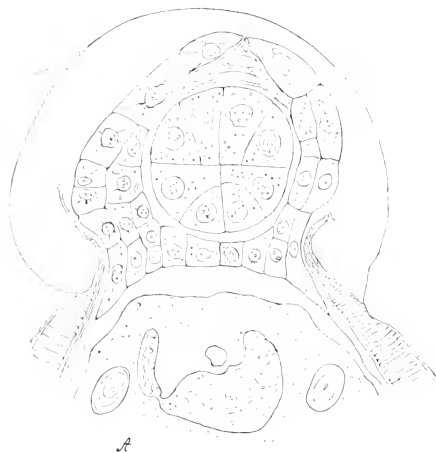


Fig. 313. Durchschnitt durch die parthenogenetisch entstandene Keimanlage von *Marsilia Drummondii*. Nach STRASBURGER. Im geschlossenen Archegoniumhals ist die Kanalzelle erhalten.

Auch die oben aufgeführten Phanerogamen sind somatisch parthenogenetisch. Bei *Antennaria alpina* z. B. macht die Embryosack-Mutterzelle keine Viertelteilung durch, wie bei anderen verwandten Arten (*Antennaria dioeca*) mit geschlechtlicher Fortpflanzung. Sie wird also direkt zur Eizelle (Makrospore), deren Kern infolge der unterbliebenen Reduktion mit voller Chromosomenzahl ausgestattet ist (Fig. 314). Sie entwickelt sich zu einem normalen Embryo, trotzdem in der Mikropyle keine Spur eines Pollenschlauches nachzuweisen ist.

Interessante Fortpflanzungsverhältnisse hat LIDFORSS durch Kreuzung mehrerer *Rubus*-Arten aufgedeckt. Bestäubte er z. B. isolierte Pflanzen von *Rubus nemoralis* var. *acum.* mit Pollen von *Rubus caesius*, so bestand ein Teil der Nachkommen aus typischen Bastarden zwischen den beiden Arten, ein anderer Teil dagegen gleich den mütterlichen Pflanzen. Nach BAUR und LIDFORSS ist die Erklärung für das sonderbare Ergebnis folgende: Bei *Rubus nemoralis* kommen zweierlei Eizellen vor, die eine haploidkernig und befruchtungsbedürftig sind, und solche, die diploidkernig und einer parthenogenetischen Entwicklung fähig sind. Nur die ersten liefern die Bastarde in dem Kreuzungsversuch, die anderen dagegen Bastard in mütterlichen Nachkommen, bei denen der Bestäubungsreiz die parthenogenetische Entwicklung ausgelöst hat (Pseudogamie nach FOEHLER).

Als eine besondere Erscheinung, welche mit der Parthenogenese in irgendeinem noch nicht aufgeklärten, ursächlichen Zusammenhang stehen muß, verdient noch erwähnt zu werden, daß bei den meisten parthenogenetischen Phanerogamen die Entwicklung des Pollens tiefe Störungen erkennen läßt (z. B. bei *Alchimilla*, *Taraxacum*, *Hieracium* usw.). „Bei manchen Arten gehen schon die Pollenmutterzellen vor der ersten Teilung zugrunde, bei anderen gehen sie nur eine Teilung ein, und es desorganisieren sich erst die Teilprodukte, bei manchen endlich wird zwar die Tetradenbildung durchgeführt, liefert aber verkümmerte und sich nicht normal ausgestaltende Pollenkörner.“ Die fertigen Staubbeutel enthalten oft keinen Pollen mehr. Eine entsprechende abgestufte Reihe von Verbindungen zeigt die Pollenentwicklung und die Spermiogenese bei pflanzlichen und bei tierischen Bastarden, wie später beschrieben werden wird.

Noch zahlreicher als im Pflanzenreich sind die Fälle von tierischer Parthenogenese. Sie sind namentlich bei kleineren Tieren aus dem Stamm der Arthropoden, bei Rotatorien, Aphiden, Daphnoiden, Lepidopteren usw. beobachtet worden. Dieselben Weibchen bringen zu gewissen Zeiten in ihrem Eierstock nur Eier hervor, welche sich ohne Befruchtung entwickeln, und zu anderer Zeit wieder Eier, welche der Befruchtung bedürfen. Beide physiologisch so verschiedenen Eier unterscheiden sich gewöhnlich auch in ihrem Aussehen. Die parthenogenetischen Eier sind außerordentlich klein und dotterarm und werden demgemäß in größerer Zahl und in kurzer Zeit entwickelt. Die befruchtungsbedürftigen Eier dagegen übertreffen sie um ein Vielfaches an Größe und Dotterreichtum und brauchen längere Zeit zu ihrer Entwicklung. Da die einen allein im Sommer, die anderen hauptsächlich bei Beginn der kalten Jahreszeit gebildet werden, hat man sie auch als Sommer- und Wintererier unterschieden. Letztere heißen auch Dauereier,

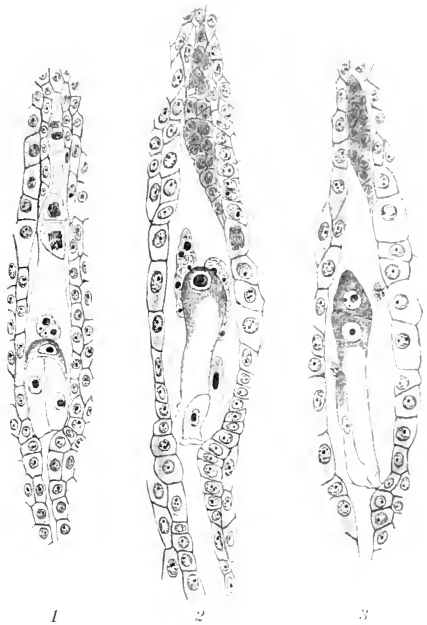


Fig. 314. *Antennaria alpina*, Parthenogenetische Embryobildung. 1 Fertig ausgebildeter Embryosack. Die beiden Synergiden liegen vor dem Ei, die beiden Polkerne nebeneinander. — 2 Die Eizelle beginnt auszuwachsen, die Polkerne bereiten sich zur Teilung vor. In der Mikropyle keine Spur eines Pollenschlauches. — 3 Embryo zweizellig, Polkerne in Teilung. Nach JUEL 1900, Fig. V, S. 23.

da sie nach der Befruchtung eine längere Ruheperiode durchmachen müssen, während die Sommerier immer sofort wieder in den Entwicklungsprozeß eintreten (Subitaneier).

Eine Beziehung zu äußeren Bedingungen ist bei der Entwicklung der parthenogenetischen Sommerier und der befruchtungsbedürftigen Winterier unverkennbar. Bei den Aphiden begünstigt reichliche Ernährung die Bildung von Sommeriern, während Nahrungsbeschränkung die Erzeugung befruchtungsbedürftiger Eier veranlaßt. Auch bei den Daphnoiden bestehen augenscheinlich Beziehungen zu den äußeren Lebensbedingungen, wenn auch die einzelnen Faktoren sich experimentell weniger leicht feststellen lassen. Es geht dies schon daraus hervor, daß bei den einzelnen Arten der Daphnoiden je nach den Lebensbedingungen, unter denen sie sich befinden, der Generationszyklus ein verschiedenes Aussehen gewinnt. Bewohner kleiner Pfützen, die leicht austrocknen, bringen nur eine oder wenige Generationen von Weibchen hervor, die sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehren; dann werden schon befruchtungsbedürftige Eier erzeugt, so daß im Laufe eines Jahres mehrere Zeugungskreise (bestehend aus Jungfernweibchen und Geschlechtstieren) aufeinanderfolgen. See- und Meerbewohner dagegen erzeugen eine lange Reihe von Jungfernweibchen, ehe es gegen Ende der warmen Jahreszeit zur Ablage von befruchtungsbedürftigen Dauereiern kommt. Ein Zeugungskreis füllt daher hier ein ganzes Jahr aus. (Polyzyklische und monozyklische Arten von WEISMANN.)

WEISMANN (XI 1880), der den Gegenstand einer sehr eingehenden Prüfung unterworfen hat, bemerkt, „daß ein- und zweigeschlechtliche Generationen in verschiedener Weise bei den Daphnoiden miteinander abwechseln und daß der Modus ihres Wechsels in auffallender Beziehung zu den äußeren Lebensverhältnissen steht. Je nachdem Vernichtungsursachen (Kälte, Austrocknen usw.) mehrmals im Jahre, oder nur einmal, oder gar nicht die Kolonien einer Art heimsuchen, finden wir Daphnoiden mit mehrfachem Zyklus innerhalb eines Jahres, oder mit einem Zyklus, oder schließlich sogar Arten, welche gar keinen Generationszyklus mehr erkennen lassen, und wir können danach polyzyklische und azyklische Arten unterscheiden“. Bei manchen Arten, die häufig wechselnden Bedingungen ausgesetzt sind, beobachtet man, daß von den im Eierstock sich entwickelnden Eiern einige sich zu Sommeriern ausbilden, während andere den Ansatz machen, zu Winteriern zu werden. Es findet nach einem Ausspruch von WEISMANN im Körper der Weibchen „gewissermaßen ein Kampf statt zwischen der Tendenz zur Bildung von Dauereiern und derjenigen zur Bildung von Sommeriern“. So kann man namentlich bei *Daphnia pulex* zwischen mehreren Sommeriern öfters die Anlage eines Dauereies im Ovarium erkennen, welches einige Tage wächst, sogar den feinkörnigen, charakteristischen Dotter in sich abzulagern beginnt, dann aber in der Entwicklung stille steht, um sich sodann allmählich aufzulösen und vollständig zu verschwinden. Wenn Winterier entwickelt worden sind, aber infolge der Abwesenheit von Männchen nicht befruchtet werden können, so zerfallen sie nach einiger Zeit und es kommt jetzt wieder zur Entstehung von Sommeriern.

Wie erklärt es sich nun, daß von Eiern, die in demselben Keimstock nacheinander entstehen, die einen der Befruchtung bedürfen, die anderen nicht? WEISMANN (X 1887), BLOCHMANN (XI 1887), PLATNER (XI 1889) u. a. haben die sehr interessante Entdeckung gemacht, daß



in der Bildung der Polzellen (siehe darüber S. 260—262), ein wichtiger und ziemlich durchgreifender Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern besteht. Während nämlich bei diesen zwei Polzellen abgeschnürt werden, unterbleibt bei jenen die Entwicklung der zweiten Polzelle und infolgedessen auch die mit diesem Vorgang verbundene Reduktion der Kernsubstanz. Der Eikern des Sommereies der Daphnoiden z. B. besitzt daher auch ohne Befruchtung die ganze Chromatinmasse eines Normalkerns und die volle Chromosomenzahl, ist also nach der Terminologie der Botaniker diploid.

Es ist aber leicht einzusehen, daß durch dieses interessante Verhalten das Wesen der Parthenogenese selbst in keiner Weise erklärt wird. Denn das Sommerei hat ja die Neigung, sich ohne Befruchtung zu entwickeln, schon ehe es zur Bildung der Polzellen schreitet, wie aus der geringen Ansammlung des Dotters, der abweichenden Beschaffenheit der Hüllen usw. hervorgeht. Das Ei wird nicht dadurch parthenogenetisch, weil es die zweite Polzelle nicht bildet, sondern weil es schon für parthenogenetische Entwicklung bestimmt ist, bildet es die zweite Polzelle nicht; es bildet sie nicht, weil unter diesen Verhältnissen eine Reduktion der Kernmasse, die ja eine nachfolgende Befruchtung zur Voraussetzung hat, keinen Zweck mehr hat.

Sehr interessante Fortpflanzungsverhältnisse haben die Forschungen von E. KRÜGER und P. HERTWIG bei einigen Nematoden aufgedeckt. So beschreibt P. HERTWIG bei *Rhabditis pellio* das Vorkommen von zweierlei Sorten von Weibchen. Die Eier der einen bilden, nachdem das Spermium eingedrungen ist, der Norm entsprechend zwei Richtungskörper. Der Samenkern verschmilzt alsdann mit dem haploiden Eikern und beteiligt sich in normaler Weise an der Entwicklung, bei welcher männliche und weibliche Tiere im Verhältnis von 1:1 entstehen. Auch in die Eier der zweiten Sorte von Weibchen muß ein Spermium eindringen, damit sie ihre Entwicklung beginnen können. Ihr Eikern bildet jedoch nur einen Richtungskörper. Der Samenkern verschmilzt aber nicht mit dem Eikern und beteiligt sich nicht an der Bildung des Furchungskerns, degeneriert vielmehr allmählich im Eiplasma. So ist er als kompakter Körper in dem auf Fig. 315 abgebildeten zweigeteilten Ei deutlich neben dem einen in Teilung befindlichen Furchungskern zu sehen. Die Furchungskerne werden also ausschließlich von dem Eikern geliefert, der aber keine Reduktion seiner Chromosomenzahl erfahren hat, da hier im Gegensatz zu der ersten Sorte von Eiern nur ein Richtungskörper gebildet wird. Das Spermium hat also nur als entwicklungserrregender Faktor gewirkt. Die auf diese Weise auf parthenogenetischer Grundlage entstehenden Tiere besitzen dieselbe Chromosomengarnitur wie ihre Mütter; sie sind daher auch ausnahmslos Weibchen, die ihrerseits wieder nach Besamung nur parthenogenetisch sich entwickelnde Eier produzieren.

Auf dem Gebiete der Parthenogenese sind noch andere eigentümliche Erscheinungen beobachtet worden, deren genaueres Studium wahrscheinlich zur Klärung dieser und jener Frage auch manches beitragen wird. Eine solche Erscheinung, deren Tragweite zurzeit noch nicht übersehen werden kann, ist die Tatsache, daß der Vorbereitungsprozeß für die Befruchtung sogar dann, wenn er schon weiter als bis zur Bildung der ersten Polzelle geschritten ist, wieder rückgängig gemacht werden kann.

Bei manchen Tieren machen die Eier, wenn sie nicht zu normaler Zeit befruchtet werden, gewissermaßen noch einen Ansatz zu einer parthenogenetischen Entwicklung. Dieselbe unterscheidet LÉCAILLON (XI 1910) von der natürlichen vollständigen Parthenogenese, die ein lebensfähiges, ausgebildetes Tier liefert, als partielle oder rudimentäre oder abortive. Diese scheint bei Wirbellosen schon häufiger beschrieben worden, doch ist ihre Verbreitung im Tierreich, namentlich im Hinblick auf die Veränderungen des Eikerns, noch wenig durchforscht. Von den Eiern mancher Würmer, einzelner Arthropoden, Echinodermen werden Angaben gemacht, daß sie auch bei Abwesenheit von männlichem Samen sich zu teilen, eventuell selbst Keimblätter zu bilden beginnen, dann aber in ihrer Entwicklung still stehen bleiben und absterben. Abnorme, äußere Verhältnisse scheinen das Zustandekommen solcher Parthenogenese in einzelnen Fällen zu begünstigen, wie z. B. bei *Asteracanthion*. Hierbei ist dann folgender bemerkenswerter Vorgang bei der Entstehung der Polzellen von O. HERTWIG (VIII 890) bei *Asteropeeten* (Fig. 316), von BOVERI (VIII 1890) bei Nematoden und bei *Pterotrachea* beobachtet worden.

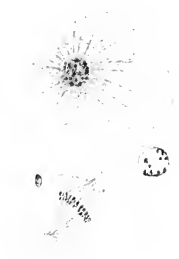


Fig. 315. Parthenogenetisches, zweigeteiltes Ei von *Rhabditis pellio*. In der unteren Blastomere ist links neben der Teilungsspindel das degenerierende Spermachromatin zu sehen, rechts die einzige Polzelle. Nach PAULA HERTWIG.

Nach der Abschmürung der ersten Polzelle (Fig. 316 A  $rk^1$ ) ergänzt sich die im Ei zurückgebliebene Spindelhälfte zu einer Vollspindel, als ob jetzt auch die zweite Polzelle abgeschmürt werden soll. Trotzdem unterbleibt ihre Bildung; denn aus der zweiten Spindel gehen durch Teilung nur zwei Kerne hervor, die im Ei selbst bleiben (Fig. 316 B und C  $rk^2$  und  $eik$ ). Hier verschmelzen sie nach einiger Zeit, indem sie sich nach der Mitte des Dotters hin bewegen, nachträglich miteinander und liefern so (Fig. 316 D) wieder einen Kern, durch welchen die bald nachfolgenden, parthenogenetischen Prozesse eingeleitet werden. Es wird hier also die zweite Teilung, welche die Reduktion der Kernmasse und eine nachfolgende Befruchtung zum Zweck hat, wieder rückgängig gemacht.

Daß hierdurch indessen in den vorliegenden Fällen kein ausreichender Ersatz für den Ausfall der Befruchtung geschaffen ist, lehrt der weitere Verlauf des in Szene gesetzten, parthenogenetischen Entwicklungsprozesses, nämlich das mehr oder minder früh erfolgende Absterben des Keims.

Aus dem Umstand, daß bei parthenogenetischer Entwicklung die Bildung der zweiten Polzelle unterbleibt oder wieder rückgängig gemacht wird, könnte man den Schluß ziehen, daß eine Entwicklung unmöglich sei in allen Fällen, in denen sich schon die Reduktion der Kernmasse auf die Hälfte des Normalmaßes vollzogen habe, und daß sie dann nur durch Befruchtung wieder hervorgerufen werden könne.

Dieser Schluß erweist sich indessen auf Grund mehrerer Beobachtungen und Experimente als nicht zutreffend. Denn einmal sind von PLATNER (XI 1889), BLOCHMANN (XI 1889), HENKING (X 1890/92) u. a. Beobachtungen mitgeteilt worden, daß Eier von gewissen Arthro-

poden (*Liparis dispar*, Bienen), trotzdem sie wie befruchtungsbedürftige Eier zwei Polzellen geliefert haben, sich doch auf parthenogenetischem Wege zu normalen Tieren entwickeln. Allerdings ist in diesen Fällen noch eine genauere Feststellung des Sachverhalts mit Rücksicht auf die Zahl der Chromosomen in der Eizelle und in den aus ihr hervorgehenden Embryonalzellen wünschenswert.

Zweitens aber ist auch durch Experimente sicher festgestellt worden, wie die nächsten Abschnitte über künstliche Parthenogenese und über Merogonie lehren werden, daß tierische Kerne mit reduzierter Chromosomenzahl keineswegs ihr Teilvermögen verloren haben und daher auch ohne Ergänzung durch Befruchtung sich durch Karyokinese vermehren können. Somit können wir auch im Tierreich nach dem Vorschlag von WINKLER eine somatische und eine generative Parthenogenese, die eine

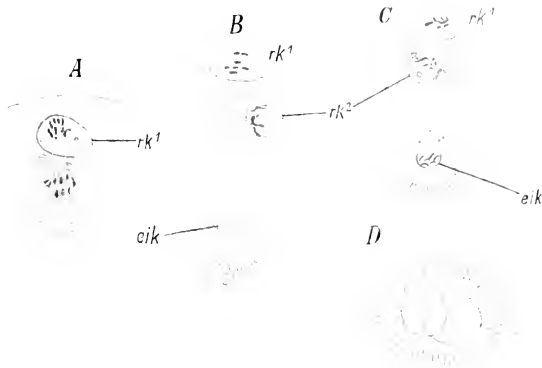


Fig. 316. Die Anlage zur Bildung des zweiten Richtungkörpers und Rückbildung desselben an einem zur parthenogenetischen Entwicklung neigenden Ei von *Astropecten*. Nach O. HERTWIG aus KORSCHULT und HEIDER. „A“ zweite Richtungsspindel und darüber liegend der erste Richtungkörper ( $rk^1$ ). B und C unter dem ersten Richtungkörper der zweite Richtungskern ( $rk^2$ ) nach Teilung der zweiten Richtungsspindel, weiter nach innen der Eikern ( $eik$ ), D der Eikern und der zweite Richtungskern dicht aneinander gelagert.

mit voller Chromosomenzahl und diploiden Kernen, die andere mit reduzierter Zahl und haploiden Kernen unterscheiden. Eine genauere Untersuchung der Unterschiede, die sich in beiden Fällen, auch in bezug auf die Kernkonstitution der beiderseitigen Entwicklungsprodukte, ergeben werden, ist sehr wünschenswert. (Man vergleiche hierzu den Abschnitt über Spermio-genese bei der Honigbiene, S. 301—303.)

Noch mehr als bei den Wirbellosen bedürfen die Verbreitung und die Erscheinungen der abortiven Parthenogenese bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere erneuter Untersuchungen mit Hilfe der neuzeitlichen verbesserten Methoden. Nach den bestimmten und eingehenden Angaben von LÉCAILLON macht das unbefruchtete Hühnerei regelmäßig eine Segmentation durch, die aber langsamer als beim befruchteten Ei verläuft und bald nach der Ablage zu einer Degeneration der abge-

furchten Kömischeibe führt. Dabei werden unregelmäßige und multipolare Kernteilungsfiguren in einzelnen Embryonalzellen beobachtet.

Manche Angaben, die über Veränderungen unbefruchteter Eier von Fischen, Amphibien, Reptilien und Säugetieren von dieser und jener Seite in älterer und neuerer Zeit gemacht worden sind und die sich zum Teil in einer Arbeit von LÉCAILLON (XI 1910) zusammengestellt finden, bedürfen noch bestätigender und vor allen Dingen genauerer mikroskopischer Untersuchung.

#### b) Künstliche oder experimentelle Parthenogenese.

Es ist eine durch Erfahrungen der Pathologen wohlbekannte Erscheinung, daß durch Reize verschiedener, aber namentlich chemischer Art Zellen mit ruhenden Kernen zu Teilungen veranlaßt werden können. Als Beispiel sei auf die geätzte Hornhaut hingewiesen, in welcher sich einige Zeit nach Atzung mit dem Silber- oder Kupferstift reichliche Kernteilungsfiguren einstellen, oder auf die Gallen bei den Pflanzen, die durch reaktive Gewebswucherung in gesetzmäßigen, konstanten Formen gebildet werden, wenn von bestimmten Insekten, wie Gallwespen, Eier in junges Pflanzengewebe abgelegt werden und sich hier zu Larven entwickeln. Ebenso läßt sich auch die reife Eizelle durch äußere Eingriffe zu Teilungen und eventuell zu einer mehr oder weniger weit fortschreitenden Entwicklung anregen, die man als künstliche oder experimentelle Parthenogenese bezeichnet. Der Gegenstand hat schon zu zahlreichen Untersuchungen Veranlassung gegeben und eine um so größere Beachtung gefunden, je mehr einige Forscher durch ihn das Wesen der Befruchtung glaubten aufklären zu können in einer Weise, welche sich nicht rechtfertigen läßt und in einem späteren Abschnitt noch näher besprochen werden wird.

Um die Erforschung der experimentellen Parthenogenese haben sich besonders RICHARD HERTWIG (XI 1896), LOEB (XI 1899—1908), YVES DELAGE (XI 1899—1902), MORGAN (XI 1900), BATAILLON (XI 1901), WINKLER (XI 1900, 1901), WILSON (XI 1900), LILLIE (1908) verdient gemacht. Wie R. HERTWIG feststellte und WASSILIEFF (XI 1902) später bestätigte, beginnen bei reifen Seeigeleiern, wenn sie  $\frac{1}{2}$ —3 Stunden in Meerwasser mit einem Zusatz von 0,1 Proz. Strychnin übertragen werden, die Kerne sich nach kurzer Zeit in mehr oder minder abgeänderte Teilungsfiguren, in ein- und zweipolige Spindeln umzuwandeln. Doch kommt es trotz dieser Kernveränderungen in der Regel nicht zu einer Teilung des Eies.

Zu einer viel weitergehenden und der normalen sehr ähnlichen Entwicklung haben LOEB und YVES DELAGE die Eier von Echinodermen und Würmern zu bringen vermocht, wenn sie dieselben in geeigneter Weise mit Salzlösungen behandelten. LOEB hat zahlreiche Gemische ausprobiert, indem er Meerwasser entweder mit  $MgCl_2$  oder  $KCl$  oder  $NaCl$  oder  $CaCl_2$  in verschiedenen Prozentsätzen versetzte. Nachdem die reifen Eier von Seeigeln, Seeestern und Chaetopterus  $\frac{1}{4}$ —2 Stunden in ihnen verweilt hatten, wurden sie in reines Meerwasser zurückgebracht. Je mehr  $MgCl_2$  oder  $KCl$  dem Gemisch zugesetzt war, um so kürzer mußten die Eier, wenn normale Entwicklung eintreten sollte, in ihm belassen werden. Je nachdem das richtige Verhältnis getroffen war, konnte ein mehr oder minder großer Prozentsatz der Seeigeleier bis zum Stadium

der Blastula und sogar des Pluteus gezüchtet werden. Chaetopternseier entwickeln sich zur Trochophora; besonders stark reagierten sie auf Zusatz von KCl zum Seewasser; denn wenn sie nur drei Minuten lang in ein Gemisch von 2 ccm  $2\frac{1}{2}$  nKCl + 98 ccm Meerwasser gebracht wurden, trat künstliche Parthenogenese ein. Auch Zusatz von sehr geringen Mengen von Salzsäure ergab günstige Resultate. In eine Lösung von 100 ccm Meerwasser + 2 ccm  $\frac{1}{10}$  nHCl auf einige Zeit gebracht, erreichten unbefruchtete Chaetopternseier zum Teil das Trochophorastadium. Gemische, die für Chaetopterus geeignet waren, erwiesen sich für Echinodermeneier unwirksam.

Je nach der Zusammensetzung der angewandten Flüssigkeit können pathologische Entwicklungsprozesse hervorgerufen werden; so können anstatt einer Larve 3, 4 oder selbst 6 Blastulae aus einem Ei den Ursprung nehmen. Letzteres ist der Fall, wenn das Meerwasser mit  $MgCl_2$  oder NaCl versetzt wird, während bei Zusatz von gleicher Menge KCl aus einem Ei nur eine Larve hervorgeht.

Für die Wirkung der von ihm hergestellten Flüssigkeiten gab LOEB zwei Erklärungen. In einem Teil der Fälle ließ er die Parthenogenese durch Zunahme des osmotischen Druckes infolge der stärkeren Konzentration der Versuchsflüssigkeit angeregt werden. Es soll hierdurch den Eiern Wasser entzogen werden. Andere Fälle wieder suchte LOEB durch spezifische chemische Einwirkungen zu erklären, durch Substanzen, welche chemische und physikalische Prozesse beschleunigen und daher katalytische genannt werden. So nahm er besonders für die Versuche mit KCl an, daß hier K-Ionen katalytisch wirken, indem sie einen Prozeß, der sonst zu langsam verlaufen würde, beschleunigen.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie LOEB ist YVES DELAGE gelangt, der die meisten Versuche des amerikanischen Physiologen einer Nachprüfung unterzogen und sie zugleich noch in anderer Richtung erweitert hat. Wie LOEB, erzielte er günstige Ergebnisse nicht nur mit konzentrierten Salzlösungen, welche dem Ei Wasser entziehen, sondern auch mit chemischen Substanzen, welche den osmotischen Druck unverändert lassen, und sogar mit hypotonischen Salzlösungen. Der Erklärung von LOEB hält er entgegen, daß jeder passende Reiz das Ei, welches sich in einem Zustand labilen Gleichgewichts befindet, zur Entwicklung anregen könne, daß der Reiz daher nicht spezifisch sei. Verschiedenartige physikalische und chemische Reize können das gleiche Resultat bewirken. Wasserentziehung (Osmose) und Wirkung der Ionen sind nur ein Teil dieser Faktoren. Die Idee, daß die chemischen Substanzen katalytisch sind, verwirft er.

Die Auffassung von DELAGE ist wohlbegründet. In der Tat kann man auf sehr verschiedenen Wegen experimentelle Parthenogenese erzielen. WINKLER z. B. bereitete sich aus dem Samen von Seeigeln einen Extrakt, den er dem Seewasser zusetzte, und stellte fest, daß im Extrakt ein Stoff vorhanden ist, der unbefruchtete Eier zu einigen Teilungen, im günstigsten Falle bis zum 16. Zellenstadium, veranlaßt. Allerdings fiel ein großer Teil dieser Versuche negativ aus. Ein ausgezeichnetes Mittel für eine experimentelle Parthenogenese bei den Seesternen fand DELAGE in der Kohlensäure. MATHEWS konnte durch die einfache mechanische Wirkung des Schüttelns erreichen, daß sich Bipinnarialarven aus unbefruchteten Seesternen eiern entwickelten. Entwicklungserregend kann zuweilen eine plötzlich hervorgerufene stärkere Erniedrigung oder Er-

höhung der Temperatur wirken. Auch hierfür ist das klassische Beispiel das Ei von *Ascaris glacialis* oder Forbesii. GREELY (XI 1902) hat Asterias-Eier 4–7 Stunden lang im Wasser von  $+4^{\circ}$  bis  $+7^{\circ}$  C übertragen, ließ beim Zurückbringen in warmes Wasser nicht nur Teilungen, sondern auch die Weiterentwicklung zu Larven beobachten. DELAGE (XI 1901, S. 309) hat durch plötzliche Erhöhung der Körpertemperatur ( $30^{\circ}$  bis  $33^{\circ}$ ) den Eiern einen Anstoß zu parthenogenetischer Entwicklung gegeben, und zwar erhielt er die besten Ergebnisse, wenn die Wärme während kurzer Zeit und in so hohen Graden einwirkte, daß sie die Eier bei längerer Dauer abtöten würde. LILLIE (XI 1908) hat die Ergebnisse von DELAGE bestätigt und einige genauere Angaben hinzugefügt. Das zur Erzeugung von Parthenogenese günstigste Moment der Reifepériode ist die Zeit etwa 10–20 Minuten vor der Abtremung der ersten Polzelle. Die Temperatur muß plötzlich auf  $+35^{\circ}$  bis  $38^{\circ}$  erhöht werden. Die Expositionsdauer ist eine sehr kurze und steht in Abhängigkeit zur Höhe der Temperatur: so beträgt sie etwa 70 Sekunden bei  $35^{\circ}$ , 40 bis 50 Sekunden bei  $36^{\circ}$ , 30 Sekunden bei  $37^{\circ}$  und 20 Sekunden bei  $38^{\circ}$ . Die erste Folge des Eingriffs ist die Bildung einer Dotterhaut wie bei normaler Befruchtung. Dann treten die Teilungen auf, und es entwickeln sich, wenn auch nicht alle, doch viele Eier zu freischwimmenden Larven.

Selbst die Eier der Wirbeltiere, bei welchen unter natürlichen Verhältnissen niemals eine Entwicklung ohne Befruchtung stattfindet, oder wenigstens noch in keinem einzigen Fall je beobachtet worden ist, tragen unter gewissen Bedingungen auch die Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung in sich. Es geht dies mit Sicherheit aus den wichtigen Experimenten von BATAILLON hervor, die bald von HENNEGUY, BRACHET, LEVY und LOEB bestätigt wurden und auch insofern von besonderem Interesse sind, als der in ihnen abgewandte Anreiz zur Parthenogenese in einer geringfügigen Verletzung des unbefruchteten Eies besteht. BATAILLON hat die dem Uterus entnommenen Eier von *Rana fusca* einzeln auf eine flache Schale aufgesetzt, mit einer feinen scharf zugespitzten Platinnadel vorsichtig angestochen und mit Wasser übergossen. Während dieser Manipulationen waren alle Kautelen beobachtet worden, um jede Möglichkeit auszuschließen, daß die Eier hätten mit Samen in Berührung kommen können. Trotzdem begann ein großer Prozentsatz der angestochenen Eier sich nach 4 Stunden bei  $15^{\circ}$  Wassertemperatur regelmäßig zu teilen. Während später die Entwicklung bei einem Teil des Versuchsmaterials keine weiteren Fortschritte machte, hatten andere Eier am Anfang des dritten Tages gastruliert und zeigten den RUSCONI'schen Dotterpfropf. Die so ohne Befruchtung entstandenen Embryonen ließen sich allerdings nur in geringer Anzahl weiterzüchten. Nach den zahlenmäßigen Angaben von BATAILLON sind nur 120 Larven von 10000 angestochenen Eiern von *Rana fusca* zum Ausschlüpfen aus den Gallertfüllen gekommen und von diesen konnten wieder nur drei Larven bis zur Metamorphose gebracht werden. BATAILLON nennt die von ihm erzielte Parthenogenese eine traumatische (parthenogénèse traumatique), da die Anbahnung der Eier zur Entwicklung nur durch eine feine Verletzung mit der Nadel hervorgerufen wurde.

Sehr viel günstigere Resultate ergibt eine andere Methode der experimentellen Parthenogenese, die von O. G. und P. HERTWIG ausgearbeitet worden ist und die den Vorteil hat, daß sie überall, wo eine künstliche Besamung ausführbar ist, angewandt werden kann. Die

genannten Forscher bestrahlten die Samenfäden von Seeigeln, Amphibien und Fischen intensiv mit Radium. Wie in Kapitel VIII (S. 232) dargelegt worden ist, wirken diese Strahlen besonders schädigend auf die Kernsubstanzen ein, während das Protoplasma fast gar nicht geschädigt wird. Die Samenfäden behalten daher trotz intensiver Bestrahlung lange Zeit ihre Beweglichkeit bei und bleiben zur Besamung tauglich. Daher verläuft auch, wie G. HERTWIG nachgewiesen hat, die erste Phase der Befruchtung noch in normaler Weise; denn es dringt ein Samenfaden in das Ei ein; auch wird sofort eine Dotterhaut gebildet und abgehoben. Dann aber beginnt sich eine Reihe der verschiedenartigsten Störungen einzustellen.

Beim höchsten Grad der Radiumschädigung wandert zwar der Samenfadencopf bei Seeigeln noch dem Eikern entgegen und gibt auch sein Spermazentrum an ihn ab, bleibt aber in mehr oder minder großem Abstand von ihm getrennt liegen und behält die Form einer Spitzkugel lange Zeit bei, wenn er sich auch durch Aufnahme von Flüssigkeit etwas vergrößert. Währenddem wandelt sich der Eikern, wenn auch etwas verzögert, für sich allein zu einer Spindel mit deutlich ausgebildeten Polstrahlungen und mit normal geformten und gelagerten Chromosomen um (Fig. 317); diese spalten sich der Länge nach und rücken in zwei Gruppen auseinander, wobei der gequollene Samenfadencopf immer noch abseits, gewöhnlich im Bereich einer Protoplasmastrahlung aufzufinden ist (Fig. 318).

Unter diesen Umständen fällt der Chromatinbestand der beiden Tochterzellen ungleich aus. Beide erhalten zwar je einen haploiden, bläschenförmigen Kern, der nur aus mütterlichem Chromatin zusammengesetzt ist (Fig. 320); aber in eine von ihnen ist noch der Samenkern mit seinem mehr oder minder entwicklungsunfähig gewordenen Radiumchromatin hineingeraten. Im weiteren Verlauf sind zwei Fälle möglich: entweder ist der Samenkern auf die Dauer entwicklungsunfähig geworden oder er ist nur geschädigt und kann sich später noch mit Teilchen von Radiumchromatin an der Karyokinese des vom Eikern abstammenden haploiden Kerns der einen Tochterzelle beteiligen. Im ersten Fall muß die Entwicklung des Eies, trotzdem sie durch das Eindringen eines Samenfadens angeregt worden ist, als eine rein parthenogenetische bezeichnet werden. Im zweiten Fall entwickelt sich die eine Tochterzelle des Eies, die nur den Abkömmling des Eikerns besitzt, in normaler Weise, aber parthenogenetisch weiter; denn die Kerne aller von ihr abstammenden Embryonalzellen sind haploide, d. h. an Chromosomenzahl reduzierte, da ja eine Amphimixis mit dem Samenkern nicht stattgefunden hat. Die Entwicklung der anderen Tochterzelle aber beginnt unter dem Einfluß des Radiumchromatins eine pathologische zu werden, in ähnlicher Weise wie in Eiern, in denen sich der bestrahlte Samenkern zwar noch dem Eikern angelagert hat, sich auch durch Aufnahme von Flüssigkeit vergrößert, aber nicht mehr zur Bildung normaler, hakenförmig gekrümmter Chromosomen befähigt ist. Wenn daher der Eikern sich zur Spindel umwandelt, lassen sich die von ihm abstammenden fadenförmigen Chromosomen von dem in der Entwicklung zurückgebliebenen und aus Körnchen bestehenden Radiumchromatin leicht unterscheiden. Im weiteren Verlauf teilen sich dann auch allein die weiblichen Chromosomen in zwei Tochtergruppen, während das Radiumchromatin des Samenkerns zuweilen in einen längeren Stab ausgezogen

noch isoliert zwischen ihnen liegt. In diesen Fällen, noch mehr aber, wenn es zu einer teilweisen Vermengung des männlichen Radiumchromatins mit dem unbestrahlten Chromatin des Eikerns während der Spindelbildung kommt, entstehen die verschiedenartigsten, pathologischen, multipolaren Kernteilungsfiguren, in denen normale Chromosomen mit kleineren und größeren Körnchen des Radiumchromatins vermischt sind. Auch scheint bei der Aneinanderlagerung beider Komponenten und noch mehr bei ihrer Vermischung das unbestrahlte Chromatin selbst zu leiden

Fig. 317.



Fig. 318.



Fig. 319.



Fig. 320.



Fig. 317—319. Drei Seeigeleier, 1 Stunde nach der Befruchtung mit Samen, der 12 Stunden lang mit einem Mesothorium-Präparat, Stärke 55 mg reines Radiumbromid, bestrahlt wurde. Der Samenkern beteiligt sich nicht an der Mitose, sondern liegt als kompakte Masse in den Fig. 317 und 318 abseits von der Spindel im Bereich der einen Strahlung, in Fig. 319 neben den mütterlichen Chromosomen in der Mitte der Spindel. Die mütterlichen Chromosomen befinden sich in den Fig. 317 und 319 in der Äquatorialplatte, in Fig. 318 sind sie nach den beiden Spindelpolen auseinandergewichen. Nach GÜNTHER HERTWIG.

Fig. 320. Ein Ei derselben Versuchsreihe,  $1\frac{1}{4}$  Stunde nach der Befruchtung. Der radiumbestrahlte Spermakern ist bei der Furchung nur in eine der beiden Blastomeren zu liegen gekommen. Nach GÜNTHER HERTWIG.

und an der Umwandlung in normale Chromatinfäden verhindert zu werden. Gewöhnlich kommt es hierbei nicht mehr zu einer Zweiteilung des Eies, sondern es werden die schon früher (S. 227, 315) beschriebenen, abnormen und vielgestaltigen Erscheinungen der Knospenfurchung beobachtet.

Bei den Amphibien und Fischen tritt bei genügend intensiver Bestrahlung fast stets eine völlige Ausschaltung des Samenkerns ein, wie P. HERTWIG und OPPERMANN cytologisch nachgewiesen haben, so daß die Entwicklung allein vom haploiden Eikern geleitet wird und daher



als eine parthenogenetische bezeichnet werden muß. Es gelingt so leicht, 100 % der Eier zur Entwicklung anzuregen und aus ihnen haploid-kernige Larven zu züchten, die allerdings als Folge ihrer auf die Hälfte herabgesetzten Kern- und Zellgrößen typischen Zwergenwuchs zeigen und nur eine beschränkte Lebensdauer besitzen (vgl. Kap. XIII).

Zu identischen Resultaten führten die Experimente mit stamm- und artfremder Bastardierung, die von KUPELWIESER, LOEB, GODLEWSKI und G. HERTWIG vorgenommen wurden. Die drei erstgenannten Forscher benutzten zu ihren Versuchen Seeigeleier, die sie mit Sperma von Mollusken und Würmern besamten. Die genauere mikroskopische Untersuchung des konservierten und gefärbten Eimaterials durch KUPELWIESER ergab, daß sich das Spermazentrum des eingedrungenen stammfremden Samenfadens (Fig. 321 *a* und *b*) von seinem Kopfteil ablöst und durch Teilung die Zentralkörperchen der ersten Teilungsfigur liefert, daß dagegen der Kopf des Samenfadens mit seinem Chromatin an der weiteren Entwicklung gar nicht teilnimmt. Wenn die Spindelbildung

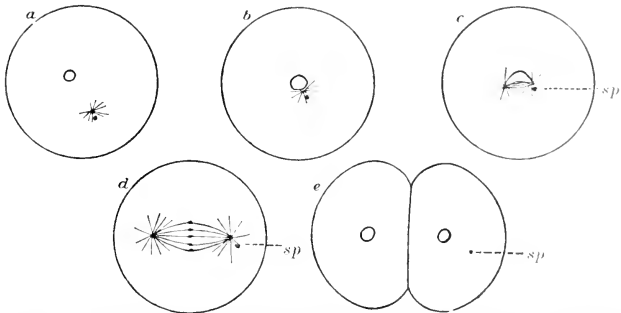


Fig. 321. Entwicklungserregung des Eies von *Echinus microtuberculatus* durch Samen von *Mytilus*. Schematische Darstellung nach KUPELWIESER. *sp* Spermakern.

eintritt, so stammen ihre Chromosomen einzig und allein vom Eikern ab; es sind Seeigelechromosomen (Fig. 321 *c* und *d*). Der Samenkern (*sp*), welcher abseits von der Spindel liegen bleibt, wie die schematischen Figuren *c* und *d* lehren, verändert sich überhaupt nicht und kommt bei der Zweitteilung in eine der beiden Teilhälften zu liegen (Fig. 321 *e*). Das eingedrungene Mytilusspermatozoon ist für das Seeigelei nicht mehr als ein Fremdkörper; es ist unfähig, sich an einer Entwicklung in artfremder Umgebung überhaupt zu beteiligen, vergleichbar einer Algenzelle, die von einem Infusor gefressen und verdaut wird. Genau genommen handelt es sich also bei der Besamung des Echinodermeneies mit Molluskensperma überhaupt nicht um eine wirkliche Bastardierung, um eine Amphimixis zweier Individuen verschiedener Art, sondern um eine eigentümliche Form von Parthenogenese. Wie das Seeigelei durch chemische, thermische, mechanische Mittel usw., so ist es in diesem Falle durch Zusatz stammfremder Samenfäden zur Entwicklung veranlaßt worden. Die Samenfäden wirken dann nur durch ihr Einbohren in das durch Hüllen ungeschützte Protoplasma und durch die Einführung eines Zentrosoms entwicklungsregend, ohne daß eine Amphimixis der

mütterlichen und väterlichen Chromatinsubstanzen wie bei einer Befruchtung erfolgt.

Neudings hat G. HERTWIG auch bei Kreuzungen verschiedener Arten von Amphibien rein mütterliche Larven mit haploidem, allein vom Eikern abstammenden Kernapparat erhalten, so bei den Kombinationen *Bufo communis* oder *Bufo viridis* ♀ × *Hyla arb.* ♂, *Bufo com.* ♀ × *Pelobates fuscus* ♂ und *Rana esculenta* ♀ × *Bufo* ♂. Wie bei stammfremden ist also auch bei gewissen artfremden Kreuzungen der Samenkern unfähig, sich in dem ihm fremden Eiplasma an der Entwicklung zu beteiligen. Doch sind dies immerhin Ausnahmen; bei den meisten Artkreuzungen nimmt der väterliche Kern an der Entwicklung teil. In diesen Fällen gelingt es aber, wie gleichfalls G. HERTWIG gezeigt hat, durch eine vorausgehende Radiumbestrahlung oder durch Behandlung mit gewissen chemischen Stoffen, wiez. B. mit Methylenblau, den Spermakern so zu schädigen, daß er vermehrungsunfähig wird. Somit werden durch Kombination von Bastardierung und Sameubestrahlung ebenfalls parthenogenetische Larven gezüchtet (G. und P. HERTWIG).

Nach einem ganz abweichenden Verfahren hat HERBST eine Trennung des mütterlichen und väterlichen Chromatins durch Kombination der künstlichen Parthenogenese mit der Kreuzbefruchtung hervorgerufen. Er hat zuerst Eier von *Sphaerechinus* nach der Methode von LOEB zur künstlichen Parthenogenese angeregt und einige Zeit später, wenn am Eikern schon deutliche Anzeichen des Beginns der Karyokinese zu bemerken waren, mit Samen von *Strongylocentrotus* befruchtet. Unter diesen Verhältnissen ließ sich oft ein deutliches Nachhinken des väterlichen Chromatins hinter den karyokinetischen Veränderungen des weiblichen Chromatins feststellen, wie aus den Figuren 322 und 323 sofort zu ersehen ist. In Fig. 322 haben sich die mütterlichen Chromosomen schon der Länge nach gespalten und sind in zwei Gruppen nach den Polen der Spindel auseinandergewichen, während die Chromosomengruppe väterlicher Herkunft noch ungeteilt auf einer Seite in der Mitte der Spindel zu sehen ist. In Fig. 323 sind der Spindel nur mütterliche Chromosomen aufgelagert, der Spermakern dagegen ist noch in der mitotischen Umbildung weit zurück und ist als Bläschen in der Nähe eines Spindelpols in der Mitte der Protoplasmastrahlung anzutreffen.

Bei den Versuchen über künstliche Parthenogenese sind noch drei Punkte zu beachten. Einmal ist das Ei in gewissen Phasen seiner Entwicklung mehr als gewöhnlich zur Parthenogenese disponiert. DELAGE bezeichnet es als das kritische Stadium und findet ein solches für die Seesterneier in der Zeit, wo das Keimbläschen sich auflöst und wo die erste Polzelle gebildet wird. Nach der Bildung der zweiten Polzelle und dem Auftauchen des Eikerns ist künstliche Parthenogenese sehr viel schwieriger hervorzurufen.

Zweitens ist im Auge zu behalten, daß zwar in einigen Fällen Seeigel- und Seesterneier sich parthenogenetisch bis zum Pluteus und zur *Byplanaria* und Chaetopteruseier bis zur Trochophora haben züchten lassen, daß aber bei den meisten Versuchen die Entwicklung schon nach den ersten Teilungen oder auf dem Keimblasenstadium zum Stillstand kommt. Das Ei stirbt dann ab oder zerfällt. Daraus geht hervor, daß die Eingriffe zwar einen Entwicklungsreiz abgegeben, dabei aber doch die Konstitution des Eies mehr oder minder geschädigt und zerstört

haben. Auch sonst erweist sich die experimentelle Parthenogenese in ihrem ganzen Verlauf häufig als eine pathologische. Nicht nur entstehen, wie schon erwähnt, in manchen Fällen aus einem Echinodermen- und Chaetopterus-Ei 2—6 flimmernde Blastulae, die später zerfallen, sondern der Teilungsprozeß ist schon von Anfang an nicht der normale. So tauchen im Protoplasma, wie R. HERTWIG, MORGAN und WILSON eingehend untersucht haben, viele Strahlensysteme unter Neubildung von Zentrosomen (WILSON) auf. Die karyokinetischen Figuren fallen vielfach abnorm aus (R. HERTWIG, WASSILIEFF, KOSTANECKI). Fächerkerne, unipolare Mitosen, unregelmäßige Verteilungen der Chromosomen werden beobachtet. Bei Asterias treten in manchen Fällen viele Kerne im Ei auf,

Fig. 322.

Fig. 323.



Fig. 322. **Kombination der künstlichen Parthenogenese mit Bastardierung.** Nach HERBST. Sphaerechinus ♀. Strongylocentrotus ♂.

Fig. 323. **Kombination der künstlichen Parthenogenese mit Bastardierung.** Nach HERBST. Nur der Eikern von Sphaerechinus ♀ hat sich zur Spindel umgewandelt, während der Samenkern von Strongylocentrotus ♂ noch als bläschenförmiger Kern am Ende der Spindel liegt.

ohne daß es eine Zeitlang in Zellen zerlegt wird. Erst später stellt sich Knospenfurchung oder eine Fragmentation ein, durch welche das Ei in kleinere Stücke zerfällt und schließlich noch in eine Blastula umgewandelt wird. Wie DELAGE hervorhebt, lassen sich in diesen Vorgängen unzählige Variationen beobachten. Daß man es hier zum Teil mit pathologischen Erscheinungen, die durch die angewandten Reize hervorgerufen sind, zu tun hat, kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen. Auch in dieser Beziehung ergeben sich Vergleichspunkte zu den Zellwucherungen, die sich durch Reizzustände in Geweben hervorrufen lassen, und auf welche schon oben hingewiesen wurde.

Drittens verdient ausdrücklich hervorgehoben zu werden, daß, wenn bei ganz reifen Eiern, welche die Polzellen schon abgeschnúrt haben, künstliche Parthenogenese beobachtet wird, die sich teilenden Kerne nur die halbe Chromatinmenge und die halbe Chromosomenzahl

eines Normalkerns besitzen, also haploid sind. Eine Vermehrung der Chromatinsubstanz bis zur Norm tritt spontan nicht ein, wie früher behauptet wurde. Für das parthenogenetisch sich entwickelnde Seeigellat hat WILSON diesen Punkt durch Zählungen besonders festgestellt. Er fand in den Kernspindeln sich furehender Embryonalzellen nur 18 anstatt der normalen 36 Chromosomen (siehe Tabelle auf Seite 235). Genau die selbe Sachlage werden wir auch noch bei der Merogonie kennen lernen, bei welcher die vom Samenkern abstammenden Kerngenerationen ebenfalls nur die halbe Chromosomenzahl haben.

Aus den mitgeteilten Untersuchungen geht klar hervor, daß sich bei der künstlichen Parthenogenese ebenso wie bei der natürlichen eine

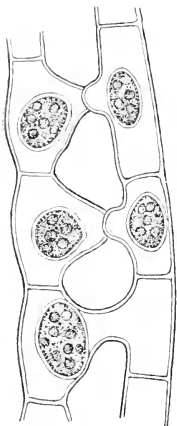


Fig. 324. *Spirogyra varians*. Parthenosporenbildung. Die Alge war nach Beginn der Kopulation in 1-proz. Nährlösung übertragen worden. Unten eine Zygote, in der Mitte und oben je zwei Parthenosporen. Nach KLEBS 1896.

kam noch vor Eintritt der Verschmelzung für sich zur Ruhe und bildete sich zu einer Parthenospore um, die in ihrer mit Stacheln versehenen Umhüllung und auch sonst in allem, abgesehen von ihrer geringeren Größe, einer Zygote gleich.

### c) Die Apogamie.

An die Parthenogenese lassen sich noch die ihr sehr nahestehenden Erscheinungen anschließen, welche DE BARY (XI 1878) unter dem Namen Apogamie zusammengefaßt hat.

Als Beispiel hierfür sei auf einige, bei Farnkräutern gemachte Be-

somatische und eine generative Form unterscheiden läßt. Jene ist leichter, diese schwerer durch experimentellen Eingriff herzustellen. Im Pflanzenreich ist Parthenogenese durch experimentelle Eingriffe bisher nur in wenigen Fällen — bei Konjugaten und Desmidiaceen — durch KLEBS hervorgerufen worden. Für den Erfolg ist die richtige Wahl des geeigneten Zeitpunktes beim Eingriff entscheidend. Bei *Spirogyra* muß man den Moment wählen, in welchem die Zellen in der Vorbereitung zur Kopulation begriffen sind und sich eben untereinander durch Querfortsätze verbunden haben (Fig. 324). Wenn jetzt die Fäden in schwach wasserentziehende und zugleich unschädliche Lösungen von Salzen oder Rohrzucker gebracht werden, so wird die Konjugation verhindert. Anstatt zu verschmelzen, runden sich die einander entgegen wandernden Zellen zur Kugel ab, umgeben sich mit einer derben Membran und werden zu Dauersporen (Parthenosporen). „die in Bau und in der Keimfähigkeit vollkommen den Zygoten entsprechen und sich von diesen nur durch geringere Größe, auch wohl durch etwas geringere Widerstandsfähigkeit und späteren Eintritt der Keimung unterscheiden“. — Entsprechende Parthenosporen erhielt KLEBS, als er am Beginn der Kopulation stehende Exemplare von der Desmidiacee *Cosmarium* in 5-proz. Rohrzuckerlösung brachte. Jeder der Paarlinge

obachtungen hingewiesen. Normalerweise findet bei den Farnen bekanntlich eine Entwicklung mit Generationswechsel statt. Aus vegetativen Fortpflanzungszellen, den Sporen, keimen kleinste Pflänzchen, die Prothallien hervor, die bestimmt sind, männliche und weibliche Geschlechtsorgane und aus diesen Spermatozoen und Eier zu bilden. Wenn die Eier befruchtet werden, liefern sie wieder ein auf vegetativem Wege sich fortplanzendes Farnkraut. Bei einigen Arten aber, wie bei *Pteris cretica* und *Aspidium filix mas cristatum* und *falcatum* ist der sonst so konstante Generationswechsel durchbrochen. Entweder erzeugen die Prothallien dieser drei Arten überhaupt keine Geschlechtsorgane oder nur solche, die nicht mehr in Funktion treten, also rudimentär geworden sind; dagegen entsteht aus jedem Prothallium durch vegetative Sprossung ein neues Farnkraut.

Da es sich bei den drei Farnarten um Kulturpflanzen handelt, so liegt die Vermutung nahe, daß die Entwicklung befruchtungsbedürftiger Zellen durch die überreiche Ernährung unterdrückt und die vegetative Vermehrung begünstigt worden ist.

## B. Die Merogonie.

Die künstliche Parthenogenese der Eizelle findet eine interessante Ergänzung durch Experimente, die mit Samenzellen angestellt worden sind. Wie die Eier mancher Tier- und Pflanzenarten sich ohne Befruchtung, entweder auf natürlichem Wege oder durch bestimmte Eingriffe veranlaßt, entwickeln können (natürliche und künstliche Parthenogenese), so kann auch ein Samenfad, der als Träger der Anlagsubstanz (Idioplasm) dem Ei gleichwertig oder äquivalent ist, für sich allein, ohne sich mit dem Eiern verbunden zu haben, künstlich zur Entwicklung gebracht werden und einem Organismus seiner Art den Ursprung geben. Experimente von O. und R. HERTWIG (VIII 1887) haben hierfür zum ersten Male den Nachweis erbracht. Nur eine Bedingung muß auf experimentellem Weg erfüllt werden. Da der Samenfad eine Zelle von größter Kleinheit ist und nur einen minimalen Gehalt von Protoplasma besitzt, so muß ihm das, was ihm für den Entwicklungsprozeß fehlt, eine genügende Menge von entsprechendem, artgleichem Protoplasma, zugeführt werden. Dies geschieht bei der sogenannten Merogonie.

Unter Merogonie (DELAGE) versteht man die Entwicklung kernlos gemachter Eifragmente, die durch das Eindringen eines Samenfadens einen neuen Kern, allerdings jetzt einen Samenkern, erhalten haben. Bei Seeegelleiern haben O. und R. HERTWIG (VIII 1887) die Merogonie in folgender Weise festgestellt. Durch kräftiges Schütteln in einem Reagenzröhrchen mit Seewasser zerlegten sie reife Seeegelleier, die nur von einer dünnen Gallerthülle umgeben sind, in mehrere kleinere und größere Stücke, von denen die meisten kernlos geworden sind. Wenn man feinste Glassplittchen vor dem Schütteln dem Meerwasser zusetzt, kann man die Zerlegung der Eier noch beschleunigen und durch minder kräftiges Schütteln erreichen. Die Fragmente beginnen sich, auch wenn sie keinen Kern mehr enthalten, abzurunden und während längerer Zeit ihre Lebensfähigkeit zu bewahren. Sie lassen sich daher bei Zusatz von Samen befruchten. Hierbei kann regelmäßig festgestellt werden, daß der Samenkern oder, was noch häufiger der Fall war, die in Mehrzahl eingedrungenen Samenkerne (Polyspermie) sich zu kleinen, typisch ge-

baute Kernspindeln mit zwei Strahlungen an ihren Polen umwandeln. Die Anzahl ihrer Chromosomen, welche MORGAN durch Zählen festgestellt hat, beträgt nur die Hälfte der Zahl eines Normalkerns, ist also, wie ja auch kaum anders zu erwarten ist, reduziert. Indem hierauf der Samenkern sich in Tochterkerne teilt, die sich ihrerseits wieder durch indirekte Teilung vermehren, zerfällt das Eifragment, das man in einem Unschälchen isolieren und getrennt weiterzüchten kann, in einen Haufen von vielen kleinen Embryonalzellen.

BOVERI (XI 1889) hat diese Entdeckung noch weiter verfolgt und ist, indem er Teilstücke isoliert kultivierte, zu dem wichtigen Ergebnis gelangt, daß sich aus einem größeren, kernlosen, einfach befruchteten Eifragment sogar eine normale, nur entsprechend kleinere Larve züchten läßt.

Daß Samenkern auch ohne Verschmelzung mit dem Eikern Teilfähigkeit besitzen, geht übrigens auch schon aus dem Studium der Polyspermie hervor. Dem wenn viele Samenfäden in ein pathologisch verändertes Ei eindringen, so sind es gewöhnlich nur ein oder zwei, welche sich mit dem Eikern verbinden, die anderen bleiben isoliert im Dotter und beginnen nach einiger Zeit, wie O. und R. HERTWIG gezeigt haben, sich in Spermaspindeln umzuwandeln; diese wieder können sich in Tochterkerne teilen, was schließlich zur Folge hat, daß das von vielen Kernen durchsetzte Ei unter dem Bilde der Knospenfurchung gleichzeitig in viele ungleich große Stücke in unregelmäßiger Weise zerschnürt wird.

Die Erscheinungen der Merogonie sind auch von anderen Forschern bestätigt und weiter untersucht worden, von MORGAN, ZIEGLER und DELAGE, von welchem der Name Merogonie herrührt. Die am meisten für solche Experimente geeigneten und benutzten Objekte sind Echinodermeneier; doch wurde das Studium der Merogonie auch auf andere Tierarten ausgedehnt, so von DELAGE auf je einen Repräsentanten der Ameliden und Mollusken.

Mit einer ganz anders gearteten Methode sind neuerdings auch bei Eiern von Wirbeltieren die gleichen Endresultate erzielt worden. Durch Radiumbestrahlung unbefruchteter Eier gelingt es, den Eikern so schwer zu schädigen, daß er völlig vermehrungsunfähig wird (vgl. Kap. XII). Trotzdem lassen sich die auf diese Weise entkernten Eier oft noch monosperm besamen. Mittels der Radiumbestrahlung hat G. HERTWIG merogone Froschlarynxen, P. HERTWIG merogone Tritonlarven züchten können, deren Kernapparat allein vom Samenkern abstammte, und die ein Alter von mehreren Wochen erreichten.

WINKLER hat auch die Frage geprüft, ob Bruchstücke, die von schon befruchteten Eiern abgesprengt werden, sich noch einmal befruchten lassen, und ist zu dem Resultat gekommen, daß dies nur bis zum Beginn der ersten Teilung möglich ist. „Sowie dagegen die erste Furchung vollzogen wird, wird das anders. Von den ersten (oder späteren) Blastomeren abgetrennte Plasmastücke ohne Kern ergaben bei erneutem Spermienzusatz, so oft der Versuch wiederholt wurde, niemals irgendeiner Eitwicklung, obwohl in einigen Fällen mit Sicherheit konstatiert werden konnte, daß ein Spermatozoon eingedrungen war.“ Hieraus folgert WINKLER, daß zwischen dem Protoplasma des Eies vor der ersten Teilung und dem der Furchungszellen tiefgreifende Verschiedenheiten existieren. Schon früher hatte DELAGE gefunden, was

auch von WINKLER bestätigt wird, daß kernlose Fragmente von unreifen Seeigeln, die noch das Keimbläschen besitzen, sich nicht befruchten lassen.

Auch an geeigneten pflanzlichen Objekten läßt sich Merogonie hervorrufen. Als ein solches hat WINKLER (XI 1901) eine *Fucaeae*, *Cystosira barbata*, empfohlen. Er zerlegte nach einer besonders von ihm angegebenen Methode das Ei beim Entleeren aus der Hülle des Oogoniums in einen kernhaltigen und einen kernlosen Teil und setzte sofort Wasser mit Spermatozoen hinzu. In mehreren Versuchen ließen sich aus beiden Stücken Keimlinge züchten; konstant entwickelte sich von diesen das Stück mit dem befruchteten Eikern rascher, als das andere, das nur den eingedringenen Samenkern enthielt.

## 2. Die sexuelle Affinität.

Unter sexueller Affinität verstehen wir Wechselwirkungen, welche befruchtungsbedürftige Zellen verwandter Art aufeinander ausüben in der Weise, daß sie, in bestimmte Nähe zueinander gebracht, sich verbinden und in eins verschmelzen, gleichsam wie zwei chemische Körper, zwischen denen nicht gesättigte, chemische Affinitäten bestehen. Wenn beide Geschlechtszellen beweglich sind, so stürzen beide aufeinander zu; wenn die eine Zelle als Ei unbeweglich geworden ist, so wird die wechselseitige Anziehung sich in der Bewegungsrichtung des Samenfadens besonders bemerkbar machen. Aber auch nach der Verschmelzung der beiden Zellen wirkt die sexuelle Affinität noch weiter und äußert sich sowohl in der Anziehung, welche Ei- und Samenkern aufeinander ausüben und zu den früher beschriebenen Aneinanderlagerungen und Verschmelzungen führen, als auch später in der mehr oder minder gedeihlichen Entwicklung des Zeugungsprodukts.

Es bleibt nun zweierlei in diesem Abschnitt an Beispielen zu beweisen, erstens, daß zwischen befruchtungsbedürftigen Zellen überhaupt Wechselwirkungen stattfinden, welche mit dem Namen „sexuelle Affinität“ bezeichnet werden können, und zweitens, daß diese Affinität nur zwischen Zellen bestimmter Art in Wirksamkeit tritt, woran sich die Frage schließt, welcher Art die befruchtungsbedürftigen Zellen sein müssen.

### a) Die sexuelle Affinität im allgemeinen.

Daß Geschlechtszellen auf eine gewisse Entfernung hin eine deutlich nachweisbare, eigenartige Einwirkung aufeinander ausüben, geht aus einigen Mitteilungen zuverlässiger Beobachter hervor. Ich beschränke mich auf einige besonders lehrreiche Fälle, welche von FALKENBERG, DE BARY, ENGELMANN, JURANYI, FÖL beschrieben worden sind.

FALKENBERG (X 1879) hat den Befruchtungsvorgang an einer niedrigen Algengattung, *Cutleria*, verfolgt. Zu empfängnisfähigen, zur Ruhe gekommenen Eiern von *Cutleria adspersa* setzte er lebhaft schwärmende Samenfäden von der nahe verwandten und äußerlich nur durch geringe Differenzen unterscheidbaren *Cutleria multifida* hinzu. „In solchen Fällen sah man die Spermatozoiden unter dem Mikroskop ziellos umherirren und endlich absterben, ohne an den Eiern der verwandten Algenspecies den Befruchtungakt vollzogen zu haben. Freilich blieben einzelne Spermatozoiden, welche zufällig auf die ruhenden Eier

stießen, momentan an diesen hängen, aber nur, um sich eben so schnell wieder von ihnen loszureißen. Ganz anders aber wurde das Bild unter dem Mikroskop, sobald man in derartigen Präparaten den Spermatozoiden auch nur ein einziges befruchtungsfähiges Ei der gleichen Species hinzusetzte. Wenige Augenblicke genügten, um sämtliche Spermatozoiden von allen Seiten her um das eine Ei zu versammeln, selbst wenn dasselbe mehrere Zentimeter von der Hauptmasse der Spermatozoiden entfernt lag.“ Dabei überwandern sie selbst die Kraft, welche sie sonst dem einfallenden Licht entgegenführt, und wurden befähigt, die dem Lichteinfall entgegengesetzte Richtung einzuschlagen.

FALKENBERG zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß die Anziehungskraft zwischen den Eiern und Spermatozoiden von *Cutleria* sich auf verhältnismäßig bedeutende Distanzen geltend macht und in ihnen selbst ihren Sitz haben muß, daß auf der anderen Seite aber diese Anziehungskraft nur zwischen den Geschlechtszellen derselben Species existiert.

Bei Untersuchung der geschlechtlichen Fortpflanzung von *Peronospora* hat DE BARY (XI 1881) beobachtet, daß in durcheinander gewachsenen Thallusfäden sich zunächst die Oogonien anlegen. Etwas später entstehen die Antheridien, aber stets nur in unmittelbarer Nachbarschaft der Eizellen, und zwar sehr häufig aus Thallusfäden, die mit dem Faden, aus dem das Oogonium abstammt, selbst keinen Zusammenhang haben. DE BARY schließt hieraus, daß vom Oogonium auf eine geringe Distanz eine Wirkung ausgehen müsse, durch welche der Thallusfaden zur Bildung eines Antheridiums veranlaßt werde. Besonders aber erblickt er eine Fernwirkung darin, daß der das Antheridium liefernde Schlauch bei seiner Annäherung an das Oogonium von seiner Wachstumsrichtung abgelenkt wird, sich mit seinem Ende ihm zuneigt und sich ihm dicht anlegt. DE BARY schätzt die Distanz, in welcher das Oogonium ablenkend wirkt, auf ungefähr die Größe des Oogoniumdurchmessers und bemerkt dazu: „Die beschriebene Ablenkung der Nebenäste läßt sich auf keine andere als auf eine in den besonderen Eigenschaften des Organismus selbst gelegene Ursache zurückführen.“

Nicht minder interessant und bemerkenswert sind die Angaben, die ENGELMANN (X 1875) über die Konjugation von *Vorticella microstoma* gemacht hat. Bei manchen Arten bilden sich durch Knospung (siehe S. 329) kleine, männliche Schwärmzellen, die dann wie Samenfäden die großen weiblichen Individuen befruchten (Fig. 295). In vier Versuchen glückte es ENGELMANN, die Knospe nach ihrer Abtremmung von der Mutterzelle zu verfolgen, bis sie sich mit einem anderen Individuum verbunden hatte.

„Anfangs schwärmte die Knospe“, so lautet die Darstellung von ENGELMANN, „mit ziemlich konstanter Geschwindigkeit (etwa 0,6—1 mm in der Sekunde) und immer um ihre Längsachse rotierend, meist in ziemlich gerader Richtung durch den Tropfen. Dies dauerte 5—10 Minuten oder noch länger, ohne daß etwas besonderes geschehen wäre. Dann änderte sich plötzlich die Szene. Zufällig in die Nähe einer festsitzenden *Vorticella* geraten, änderte die Knospe, zuweilen wie mit einem Ruck, ihre Richtung und machte nun, tanzend wie ein Schmetterling, der um eine Blume spielt, der *Vorticella*, glitt wie tastend und dabei immer um die eigene Längsachse rotierend auf ihr hin und her. Nachdem dies Spiel minutenlang gedauert hatte, auch wohl nacheinander bei verschiedenen festsitzenden Individuen wiederholt worden war, setzte sich



die Knospe endlich fest, und zwar meist am aboralen Ende, nahe dem Stiel. Nach wenigen Minuten war die Verschmelzung schon merkbar im Gange.“

„Ein in physiologischer und speziell psychophysiologischer Beziehung noch merkwürdigeres Schauspiel“, bemerkt ENGELMANN im Anschluß an die oben gegebene Schilderung. „beobachtete ich ein anderes Mal. Eine freischwärmende Knospe kreuzte die Bahn einer mit großer Geschwindigkeit durch den Tropfen jagenden, großen Vorticelle, die auf die gewöhnliche Weise ihren Stiel verlassen hatte. Im Augenblick der Begegnung — Berührung fand inzwischen durchaus nicht statt — änderte die Knospe plötzlich ihre Richtung und folgte der Vorticelle mit sehr großer Geschwindigkeit. Es entwickelte sich eine förmliche Jagd, die etwa 5 Sekunden dauerte. Die Knospe blieb während dieser Zeit nur etwa  $\frac{1}{15}$  mm hinter der Vorticelle, holte sie jedoch nicht ein, sondern verlor sie, als dieselbe eine plötzliche Seitenschwenkung machte. Hierauf setzte die Knospe mit der anfänglichen, geringeren Geschwindigkeit ihren eigenen Weg fort.“ Überhaupt stellt das Studium der Lebenserscheinungen der Infusorien und vieler einzelliger Organismen über allen Zweifel sicher, daß zwischen zwei Zellen Einwirkungen, die zu ihrer Vereinigung führen, stattfinden müssen. Denn wie sollte man sonst die periodisch eintretenden, schon früher besprochenen paarweisen Vereinigungen von Infusorien erklären, die zu den merkwürdigen Konjugationsepidemien führen, oder das Verhalten der Acetabulariaschwärmer, das auf S. 374 beschrieben werden wird?

Eine Einwirkung auf Distanz ist auch bei den Tieren durch FOL (VIII 1877), und zwar an Seesterneiern beobachtet worden. Dieselben sind von einer dünnen Gallerthülle umgeben. Soweit nun Samenfäden derselben Art sich der Oberfläche der Gallerte nähern, übt der am weitesten vorgedrungene eine deutlich wahrnehmbare Einwirkung auf das Protoplasma aus (Fig. 249 A). Seine hyaline Rindenschicht erhebt sich als ein kleiner Fortsatz und streckt sich als Empfängnishügel (cône d'attraction) dem Samenfaden entgegen. Bald ist er zart und in Form einer Nadel oder einer Zunge ausgezogen, bald ist er breit und kurz. Wenn die Berührung mit dem Samenfaden hergestellt ist, wird der Empfängnishügel eingezogen. FOL hält die Beobachtung für ganz sicher und bemerkt zu ihr: „Wenn die Tatsache selbst, daß der Samenfaden auf den Dotter, von welchem er noch durch einen relativ beträchtlichen Zwischenraum getrennt ist, eine Wirkung ausübt, unbestritten ist, so ist doch der Mechanismus dieser Fernwirkung (Action à distance) nichts weniger als klar.“

Ich beschränke mich auf die gemachten Beobachtungen, deren Zahl sich leicht vermehren ließe, und füge noch folgende Worte des Botanikers SACUS (I 1882) hinzu: „Zu den überraschendsten Tatsachen im Bereiche der Befruchtungsvorgänge gehört die Fernwirkung oder gegenseitige Anziehung der beiden Sexualzellen aufeinander. Ich wähle diesen Ausdruck für die näher zu beschreibenden Tatsachen, weil er kurz ist und den Sachverhalt wenigstens bildlich klar bezeichnet; mit den Worten der Fernwirkung und Anziehung soll aber zunächst nicht gerade der in der Physik damit verbundene Sinn verstanden sein.“ „In den zahlreichen Beschreibungen, welche die Beobachter von dem Verhalten der Samenfäden in der Nähe der Eizelle, der schwärmenden Gameten und der Antheridien in der Nachbarschaft der Oogonien geben, begegnet man

ausnahmslos den bestimmtesten Ausdrücken dafür, daß irgendeine gewisse Einwirkung der Sexualzellen auf eine gewisse Entfernung hin sich geltend macht, und zwar immer in dem Sinne, daß dadurch die Vereinigung beider herbeigeführt oder begünstigt wird. Dieser Vorgang ist um so merkwürdiger, als unmittelbar nach stattgehabter Befruchtung diese gegenseitige Anziehung verschwunden ist.<sup>64</sup>

Man wird sich naturgemäß die Frage vorlegen, welche Art von Kräften denn bei den geschilderten Erscheinungen zur Erklärung dienen kann. PFEFFER hat auf Grund der früher beschriebenen Experimente (S. 190) die Ansicht ausgesprochen, daß bei den von ihm geprüften Objekten die Samenfäden durch chemische Substanzen, welche die Eizelle ausscheidet, zu dieser hingelockt werden. Man muß sich hüten, diesen Beobachtungen eine zu weittragende Bedeutung beizulegen, was der Fall sein würde, wenn man mit ihnen die Vereinigung zweier Geschlechtszellen glauben zu können. Nach meiner Ansicht können die chemischen Substanzen, welche von den Eizellen ausgeschieden werden, nur untergeordnete Hilfsmittel bei der Befruchtung sein, welche etwa eine ähnliche Rolle spielen, wie die Schleim- und Gallertthüllen mancher Eier, durch welche die Samenfäden festgehalten werden. Dagegen können sie zur Erklärung der unmittelbaren Vereinigung der Geschlechtszellen selbst, also zur Erklärung des eigentlichen Befruchtungsvorgangs, nichts beitragen. Es geht dies schon aus einer einfachen Erwägung hervor. Nach den Untersuchungen von PFEFFER wird Äpfelsäure von den Archegonien der verschiedensten Farne ausgeschieden. Trotzdem verschmelzen nur die Samenfäden derselben Art mit der Eizelle, während Samenfäden einer anderen Art gewöhnlich die Befruchtung nicht ausführen können. Hier liegen demnach Beziehungen der Geschlechtsprodukte zueinander vor, welche sich nicht durch Reizwirkung ausgeschiedener chemischer Stoffe erklären lassen. Dasselbe gilt von der Vereinigung schwärmender Gameten, von der Bildung des Empfängnistüfels tierischer Eier, von dem Entgegenwandern des Ei- und Samenkerne.

NÄGELI (I 1884) spricht die Vermutung aus, daß der geschlechtlichen Anziehung elektrische Kräfte zugrunde liegen möchten, was mir schon eine weiterreichende Erklärung zu sein scheint. Solange aber ein Beweis dafür nicht erbracht ist, wird es richtiger sein, die geschlechtlichen Erscheinungen allgemein auf die Wechselwirkungen zweier etwas verschiedenartig organisierter Protoplasmakörper zurückzuführen und diese Wechselwirkungen als sexuelle Affinität zu bezeichnen. Wir müssen uns noch mit einem solchen allgemeinen Ausdruck bescheiden, da wir die in Wirkung tretenden Kräfte nicht genauer analysieren können. Vermutlich handelt es sich hier nicht um eine einfache, sondern um eine sehr zusammengesetzte Erscheinung.

Unsere eben begründete Annahme steht in keinem Widerspruch zu der im X. Kapitel festgestellten morphologischen Gleichartigkeit oder Isogamie der miteinander kopulierenden Geschlechtszellen bei vielen niederen Organismen, aber auch ebensowenig mit unserer Hypothese, die durch den Vergleich der geschlechtlichen Fortpflanzungsverhältnisse im ganzen Organismenreich gewonnen wurde, daß die oft hochgradig verschiedenen Ei- und Samenzellen bei Pflanzen und Tieren aus ursprüngliche morphologisch nicht unterscheidbaren Fortpflanzungszellen durch Differenzierung nach entgegengesetzten Richtungen entstanden

sind. Vielmehr schließt in unseren Augen eine morphologische Gleichartigkeit eine physiologische sexuelle Verschiedenheit zwischen ihnen nicht aus, mag diese nun entweder auf einer ultramikroskopischen, für uns nicht wahrnehmbaren Elementarstruktur beruhen oder sonstwie chemisch-physikalisch zu erklären sein. In ähnlichem Sinne haben sich auch andere Forscher [BLAKESLEE (XI 1904, 1906), (BURGEFF (XI 1915), HARTMANN (X 1918), KNIEP (XI 1919) u. a.] ausgesprochen und ihrer Ansicht auf experimentellem Wege eine sicherere Grundlage zu geben versucht. KNIEP faßt seine Experimente über die Brandsporen von *Ustilago violacea* in die Worte zusammen: „Bei der Keimung der Brandsporen entstehen aus dem Promycel zwei äußerlich gleiche, innerlich (physiologisch) aber verschiedene Sorten von Sporidien. Kopulation tritt nur ein, wenn diese beiden Sorten zusammenkommen. Die Nachkommen eines Einzelsporidiums kopulieren nicht miteinander. Der Pilz ist in morphologischem Sinne isogam, in physiologischem heterogam. Da die physiologische Geschlechtsspezifisierung schon gleich nach der Keimung nachweisbar ist, so folgt mit größter Wahrscheinlichkeit, daß sie bei der Reduktionsteilung zustande kommt. Wir dürfen annehmen, daß die beiden Sporidiensorten zwei verschiedene Gene enthalten, die bei der Reduktionsteilung voneinander getrennt werden.“

Noch bestimmter erklärt HARTMANN (X 1918): „Die gesamten vorliegenden Erfahrungen zwingen heute schon bei morphologischer Isogamie zur Annahme einer physiologischen sexuellen Verschiedenheit der Gameten, bzw. der Gametenkerne, die mitlin einen wesentlichen Zug der Befruchtungsvorgänge ausmacht.“ Er stützt sich hierbei außer auf eigene auch noch auf die wichtigen experimentellen Untersuchungen von BLAKESLEE und BURGEFF an Mucorineen, deren äußerlich isogame Sporen nur bei innerlich verschiedener Konstitution miteinander kopulieren, und er läßt ebenfalls die Geschlechtstrennung durch Reduktionsteilung der diploiden, geschlechtlich indifferenten Kerne des Ursporangiums zustande kommen, so daß die aus ihm entstehenden haploiden Mycelien und Sporangien entweder männlich oder weiblich sind.

Es wird uns dies noch klarer werden, wenn wir jetzt den zweiten Punkt untersuchen: Welcher Art die befruchtungsbedürftigen Zellen sind, zwischen denen eine sexuelle Affinität besteht.

### b) Die sexuelle Affinität im einzelnen und ihre verschiedenen Abstufungen.

Die Möglichkeit und der Erfolg einer Befruchtung wird wesentlich mitbestimmt von dem Verwandtschaftsgrad, in welchem die Geschlechtszellen zueinander stehen. Da aber der Verwandtschaftsgrad auch der Ausdruck für eine größere oder geringere Ähnlichkeit in ihrer Organisation ist, so würden damit Unterschiede in der Organisation das Ausschlaggebende sein.

Die Verwandtschaftsgrade zwischen zwei Zellen können außerordentlich abgestuft sein. Die Verwandtschaft ist am engsten, wenn die beiden für Befruchtung bestimmten Zellen unmittelbar von ein und derselben Mutterzelle abstammen; sie wird eine entferntere, wenn aus der Mutterzelle viele Zellgenerationen hervorgegangen sind, von deren Endprodukten erst Geschlechtszellen erzeugt werden. Auch hier sind wieder Unterschiede näherer und entfernterer Verwandtschaft möglich. Wenn

wir als Beispiel eine höhere Blütenpflanze wählen, so können die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen von ein und demselben Geschlechtsapparat, also von einer Blüte, oder von verschiedenen Blüten desselben Sprosses oder endlich verschiedener Sprosse abstammen, womit drei verschiedene Verwandtschaftsgrade gegeben sind. Bei zwitterigen Tieren können sie ein und demselben Individuum angehören, bei Tierstücken entweder demselben Individuum oder verschiedenen Individuen desselben Stockes.

Noch mehr erweitert sich der Grad der Verwandtschaft, wenn die Geschlechtsprodukte von zwei verschiedenen Individuen ein und derselben Art abstammen. Auch in diesem Falle ergeben sich wieder viele Verwandtschaftsgrade, je nachdem die beiden erzeugenden Individuen Abkömmlinge eines gemeinsamen Elternpaares sind oder in entfernterer, noch nachweisbarer oder überhaupt in keiner mehr erkennbaren Blutsverwandtschaft zueinander stehen. Daran schließen sich die Verbindungen der Geschlechtsprodukte zweier Eltern, die sich in ihrer Organisation so weit voneinander unterscheiden, daß sie entweder als Varietäten und Rassen einer Art oder als Angehörige verschiedener Arten oder gar verschiedener Gattungen vom Systematiker bezeichnet werden.

Die zahllosen Möglichkeiten, welche uns die sexuelle Affinität in den eben aufgestellten Reinen darbietet, ordnet man gewöhnlich in drei Gruppen zusammen, indem man 1. von Selbstbefruchtung und Inzucht, 2. von Normalbefruchtung und 3. von Bastardbefruchtung redet. Meist ist aber viel Willkür mit der Art und Weise verbunden, wie man die einzelnen Fälle unter die drei Gruppen unterordnet. Denn es fehlt an einem Maße, nach welchem man in einer für das ganze Organismenreich gültigen Weise das Verwandtschaftsverhältnis der Geschlechtszellen bestimmen könnte.

Ein Überblick über das Tatsachenmaterial wird uns lehren, daß sowohl zu nahe als auch zu ferne Verwandtschaft der Fortpflanzungszellen — wobei ich den Ausdruck Verwandtschaft im weitesten Sinne fasse — die geschlechtliche Affinität entweder beeinträchtigt oder ganz aufhebt. Daher bewegt sich im allgemeinen die Möglichkeit der Befruchtung auf einem mittleren Gebiet, das für einzelne Arten bald weiter, bald enger ist.

Auch hier wird sich zeigen, daß äußere Einwirkungen die geschlechtliche Affinität umzustimmen imstande sind. Wir besprechen zuerst die Selbstbefruchtung, dann die Bastardbefruchtung, zuletzt die Beeinflussung beider durch äußere Eingriffe.

### α) Die Selbstbefruchtung.

Die Selbstbefruchtung liefert uns sehr verschiedenartige Ergebnisse.

In manchen Fällen besteht keine geschlechtliche Affinität zwischen befruchtungsbefürftigen Zellen, die in einem nahen Verwandtschaftsverhältnis zueinander stehen, sei es daß sie in direkter oder entfernterer Weise von einer gemeinsamen Mutterzelle oder von einem und demselben höher differenzierten, vielzelligen Mutterorganismus erzeugt worden sind. Niedere Algen, Infusorien, phanerogame Pflanzen, zwitterige Tiere liefern uns hierfür eine Anzahl Belege.

Bei *Aetabularia* findet die geschlechtliche Fortpflanzung in der Weise statt, daß Schwärmsporen in größerer Anzahl aus dem Inhalt von Dauersporen erzeugt werden. Eine Kopulation zwischen zwei

Schwärmern tritt aber nur dann ein, wenn sie, wie STRASBURGER und DE BARY berichtet haben, von zwei verschiedenen Dauersporen abstammen, während die aus einer und derselben Dauerspore erzeugten einander ausweichen.

„Ich sah um die Mittagsstunde“, berichtet STRASBURGER (X 1884), „zwei benachbarte, durchaus nicht voneinander unterscheidbare Sporen sich unter meinen Augen öffnen und die Schwärmer beider in gerader Richtung dem Fensterande des Tropfens zufließen. Hier bot sich alsbald ein von dem gewöhnlichen durchaus verschiedener Anblick dar. Während ich nämlich sonst die Schwärmer einer und derselben Spore in gleichmäßiger Verteilung sich sichtlich ausweichen sah, bildeten sich jetzt alsbald Kopulationsknoten, wenn ich so sagen darf, nämlich haufenweise Ansammlungen, in welche sich die einzelnen Schwärmer gleichsam hineinstürzten. Solchen Kopulationszentren sieht man nun immer neue Paare vereinter Schwärmer entleeren.“ In gleicher Weise ist für verschiedene andere Abteilungen der Protisten (Algen, Volvocineen, Foraminiferen) von mehreren Forschern nachgewiesen worden, daß immer nur Gameten von ungleicher elterlicher Abstammung sich paaren (HARTMANN).

Bei seinen Infusorienstudien hat MAUPAS (X 1889) durch mehrere hundert Experimente für vier verschiedene Arten (*Leucophrys*, *Onychodromus*, *Stylonichia*, *Loxophyllum*) festgestellt, daß auch in der Zeit der Befruchtungsbedürftigkeit Kopulationen nur stattfinden, wenn Individuen verschiedener Generationszyklen zusammengebracht werden. „In zahlreichen Präparaten nahe verwandter und nicht gemischter Individuen“, bemerkt MAUPAS, „endete das Fasten, welchem ich sie unterwarf, entweder mit Enzystierung oder mit dem Tod durch Hunger. Nur zu einer Zeit, wo schon senile Degeneration in den Kulturen um sich zu greifen begonnen hatte, sah ich in den Versuchspräparaten Konjugationen nahe verwandter Individuen eintreten. Aber alle Konjugationen der Art endeten mit dem Untergang der gepaarten Infusorien, welche nach ihrer Vereinigung nicht instande waren, ihre Entwicklung fortzusetzen und sich zu reorganisieren. Derartige Paarungen sind daher pathologische Phänomene, hervorgerufen durch senile Degeneration.“ MAUPAS glaubt daher auch für die Infusorien eine gekreuzte Befruchtung zwischen Individuen verschiedenen Ursprungs annehmen zu müssen. Seine Ergebnisse sind indessen nicht ganz einwandfrei. Schon früher (S. 347) ist in anderem Zusammenhang auf die in mancher Hinsicht abweichenden Ergebnisse von WOODRUFF (XII 1911) die Aufmerksamkeit gelenkt worden.

Auch bei phanerogamen Pflanzen ist für einzelne Fälle die Wirkungslosigkeit der Selbstbefruchtung beobachtet worden. So berichtet HILDEBRAND (XI 1867, S. 66) von *Corydalis cava*: „Wenn die Blüten dieser Pflanze, bei welchen die geöffneten Antheren der Narbe eng anliegen, vor Insektenbefruchtung ganz geschützt werden, bildet sich aus ihnen niemals eine Frucht; daß hier nicht etwa der Umstand an der Fruchtlosigkeit schuld ist, daß vielleicht doch der Pollen nicht an die empfängliche Stelle der Narbe komme, geht daraus hervor, daß auch solche Blüten, deren Narben rings mit dem Pollen der umgebenden Antheren bewischt wurden, dennoch keine Frucht ansetzten. Zu einer vollständigen Fruchtbildung kommen die Blüten nur dann, wenn man den Pollen von den Blüten der einen Pflanze auf die Narbe der Blüten einer anderen bringt: zwar entstehen auch Früchte, wenn die Blüten

einer Art mit derselben Traube miteinander gekreuzt werden, aber diese enthalten bedeutend weniger Samen und kommen nicht immer zur vollständigen Ausbildung.“

*Regelia* ist selbststeril, d. h. der Pollen wirkt in der eigenen Blüte nicht befruchtend. Die großblütige *Viola tricolor* bringt nur durch Kreuzbefruchtung, bei welcher Insekten behilflich sind, keimfähigen Samen hervor. Ebenso hat man die Erfolglosigkeit der Selbstbefruchtung noch für einige andere Pflanzen, einzelne Arten von Orchideen, Malvaceen, *Roseda*, *Lobelia*, *Verbascum* beobachtet. JOST konnte nachweisen, daß bei solchen selbststerilen Gewächsen der eigene Blütenstaub schon auf der Narbe und dann weiterhin im Griffel in der Bildung der Pollenschläuche gehemmt ist, so daß die Befruchtung der Eizelle unterbleibt, während der fremde Blütenstaub die zur Befruchtung nötigen Schläuche ungehindert entwickeln kann.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit über Selbststerilität und Individualstoffe hat CORRENS für das selbststerile Wiesenschaumkraut, *Cardamine pratensis*, folgende interessante Verhältnisse festgestellt: Wenn er zwei Pflanzen A und B miteinander befruchtete, so waren die Nachkommen mit je einem der beiden Eltern zu 50 Proz. fertil, zu 50 Proz. steril. Da nun ein bestimmtes Kind in seinem Verhalten gegenüber dem einen Elter völlig unabhängig von seinem Verhalten gegenüber dem anderen Elter ist, das heißt mit Pollen von B fertil, aber mit Pollen von A entweder auch fertil oder steril sein kann, so lassen sich die Kinder nach dem Verhalten ihren beiden Eltern gegenüber in vier Klassen bringen, 1. in solche, die mit A und B fertil, 2. die mit A fertil, mit B steril, 3. die mit B fertil, mit A steril, und 4. die mit A und B steril sind. Jede dieser vier Klassen ist in gleicher Anzahl vertreten. Aus diesen Ergebnissen zieht CORRENS den Schluß, daß „Anlagen“ für die Ausbildung gewisser Hemmungsstoffe, welche die Selbstbefruchtung verhindern, in dem elterlichen Keimern vorhanden sind, und daß diese Anlagen von beiden Eltern auf die Hälfte ihrer Nachkommen vererbt werden, wobei der von A vererbte Hemmungsstoff ein anderer ist, als der von B vererbte.

Über das Verhalten bei zwittrigen Tieren liegen leider noch sehr wenige Versuche vor. Sie sind in der Regel auch mit bedeutenden Schwierigkeiten verbunden. Bei einer Reihe von Experimenten fand GÜTHERZ (XI 1904) bei der hermaphroditen Aseidie, *Ciona intestinalis*, daß die mit eigenem Samen künstlich befruchteten Eier sich nicht oder nur zuweilen in einem geringen Prozentsatz entwickeln. Zu demselben Ergebnis war schon vor ihm CASTLE (XI 1895/96) an dem gleichen Versuchsubjekt gekommen. In ausgedehnten Untersuchungen hat ferner T. H. MORGAN ebenfalls bei *Ciona* die Frage studiert, ob das Sperma eines Individuums die Eier verschiedener anderer Individuen mit gleicher Leichtigkeit befruchtet. Das Ergebnis war, daß durchaus nicht jede Kombination den gleichen guten Befruchtungserfolg hatte, ja daß in vielen Fällen ebenso wie bei Selbstbefruchtung auch bei Fremdbefruchtung überhaupt keine Entwicklung der Eier eintrat. Bemerkenswert ist ferner, daß selbst reziproke Kreuzungen, bei denen von zwei zwittrigen Tieren das eine einmal als Mutter, das andere Mal als Vater benutzt wurde, nicht identische Resultate ergaben. Es entwickelten sich z. B. bei Kreuzung in der einen Richtung fast alle Eier, während in

der reziproken Kreuzung oft 90 % und mehr Eier unbefruchtet blieben.

Den angeführten Beispielen stehen andere gegenüber, die zeigen, daß zwischen sehr nahe verwandten Geschlechtszellen sowohl volle sexuelle Affinität besteht, als auch normale Entwicklung bei Selbstbefruchtung eintritt. So können bei einzelnen Konjugaten (*Rhynchonema*) oder bei *Actinophrys* Schwesterzellen miteinander kopulieren, ferner bei *Spirogyra* Zellen, die ein und denselben Faden angehören. Desgleichen lassen sich bei manchen Phanerogamen die Eizellen mit dem Pollen derselben Blüte nicht nur befruchten, sondern liefern auch kräftige Pflanzen, und zwar läßt sich diese Inzucht viele Generationen hindurch mit gleich günstigem Erfolg fortsetzen. So ist bei der Gerste im Gegensatz zum Roggen Selbstbefruchtung möglich; auch *Viola arvensis* liefert mit eigenem Pollen entwicklungsfähige Samenkörner usw. Bei allen kleistogamen Pflanzen ist Selbstbefruchtung überhaupt allein möglich. — Von *Cione* verhält sich eine andere *Ascidie*, *Phallusia mamillata*, verschieden, da bei ihr sich alle oder fast alle mit eigenem Samen befruchteten Eier entwickeln (GÜTHERZ).

Zwischen beiden Extremen, dem Mangel jeder sexuellen Affinität und dem vollen Bestand einer solchen bei nahe verwandten Geschlechtszellen kommen Abstufungen vor. Von den zahlreichen, in einem Fruchtknoten eingeschlossenen Eizellen entwickeln sich bei künstlich vorgenommener Selbstbefruchtung mit dem Pollen derselben Blüte nur einzelne und werden zu reifen Samenkörnern. Es läßt sich hieraus schließen, daß sich die einzelnen Eizellen in ihren Affinitäten etwas verschieden verhalten, daß einige sich befruchten lassen mit dem eigenen Pollen, andere nicht, Differenzen, die uns in ähnlicher Weise auch bei der Bastardbefruchtung wieder begegnen werden.

Endlich scheint auch der Fall eintreten zu können, daß zunächst zwar die Eizellen befruchtet werden, auch sich zu entwickeln beginnen, dann aber frühzeitig absterben. Hierauf ist wohl die Erscheinung zurückzuführen, daß manche Blüten, bei denen man die Selbstbefruchtung künstlich vornimmt, rascher verwelken, als wenn der Versuch nicht gemacht wird, und daß dabei die Blüten gewisser Orchideen schwarz und nekrotisch werden. Wahrscheinlich ist dies eine Folge vom frühzeitigen Absterben und Zerfall der in Entwicklung begriffenen Embryonen (DARWIN XII).

Die aus Selbstbefruchtung erzielten Samen liefern häufig nur schwächliche Pflanzen, die in ihrer Konstitution irgendeinen Nachteil zeigen; auch sind die Samenkörner selbst häufig unvollkommen entwickelt.

Aus den Tatsachen, daß bei vielen Organismen sich nahe verwandte Geschlechtszellen überhaupt nicht verbinden, daß bei anderen, wenn Befruchtung zustande kommt, der Embryo bald in seiner Entwicklung gehemmt wird und abstirbt, daß endlich häufig, auch wenn die Entwicklung ungestört verläuft, doch die so erzeugten Nachkommen schwächlich ausfallen, läßt sich der allgemeine Schluß ziehen, daß Selbstbefruchtung im großen und ganzen ungünstig wirkt. Wenn in einzelnen Fällen eine schädliche Wirkung nicht zu verspüren ist, so wird durch solche Ausnahmen die Richtigkeit des Satzes ebensowenig aufgehoben, als aus dem Vorkommen von Parthenogenese sich ein Einwand gegen die An-

sicht, daß die so großer Vorteil mit der Befruchtung verbunden sein muß, erhoben haben.

Und der Selbstbefruchtung irgend etwas Schädliches anhaften muß, läßt sich indirekt auch aus einem Überblick über das Organismenreich geschlossen, welches uns, um mit DARWIN zu reden, in eindringlicher Weise lehrt, daß die Natur beständige Selbstbefruchtung verabscheut. Denn überall sehen wir oft außerordentlich komplizierte Einrichtungen getroffen, um Selbstbefruchtung in dieser oder jener Weise zu verhüten.

Solche Einrichtungen sind: 1. die Verteilung der Geschlechter auf zwei verschiedene Individuen, so daß das eine nur weibliche, das andere nur männliche Geschlechtszellen zu erzeugen imstande ist; 2. die wechselseitige Befruchtung zwittriger Tiere; 3. die ungleiche Reifezeit von Eiern und Samenfäden bei Pyrosomen, manchen Mollusken usw.; 4. die von KOELREUTER, SPRENGEL, DARWIN, HILDEBRAND (XI 1867), H. MÜLLER (XI 1873) u. a. entdeckten Eigentümlichkeiten in der Organisation der Zwitterblüten der Phanerogamen, die Dichogamie, Heterostylie, die vermittelnde Rolle der Insekten, welche den Pollen von einer Blüte auf die andere übertragen und dadurch Kreuzung hervorrufen. Namentlich bei den Blütenpflanzen sind zur Verhütung von Selbstbefruchtung die Vorkehrungen so vielseitige und springen oft so deutlich in die Augen, daß schon SPRENGEL (XI 1793) in seinem grundlegenden Buch: „Das entdeckte Geheimnis der Natur, die Befruchtung der Blumen durch Insekten“ sagen konnte: „Die Natur scheint es nicht haben zu wollen, daß irgendeine Zwitterblume durch ihren eigenen Staub befruchtet werde.“

### β) Die Bastardbefruchtung.

Das Gegenstück zur Selbstbefruchtung und zur Inzucht bildet die Bastardzeugung. Darunter versteht man die Verbindung der Geschlechtsprodukte von Individuen, die in ihrer Organisation solche Unterschiede zeigen, daß sie vom Systematiker zu verschiedenen Varietäten und Rassen einer Art oder zu verschiedenen Arten und Gattungen gerechnet werden.

Im allgemeinen ist der Grundsatz festzuhalten, daß die Geschlechtsprodukte von Individuen, die im System sehr weit auseinanderstehen, sich nicht miteinander verbinden lassen. Jeder wird es von vornherein für unmöglich halten, daß sich das Ei eines Säugetiers mit dem Samen eines Fisches oder das Ei eines Kirschbaums durch den Pollen einer Conifere befruchten lasse. Je näher sich aber die verschiedenen Individuen im System stehen, sei es, daß sie nur verschiedenen Familien oder Arten angehören oder selbst nur Varietäten einer Art sind, um so unmöglicher wird es, a priori das Ergebnis der Befruchtung vorauszusagen; nur das Experiment kann uns darüber Gewißheit verschaffen, und dieses lehrt uns, daß die einzelnen Arten im Tier- und Pflanzenreich sich gegen Bastardbefruchtung nicht immer gleich verhalten, daß manchmal Individuen, die sich in ihrer Form bis auf geringfügige Merkmale gleichen, sich nicht kreuzen lassen, während wieder zwischen anderen, mehr ungleichartigen Individuen ab und zu Kreuzung möglich ist. Mit einem Wort: die geschlechtliche Affinität stimmt nicht immer



überein mit dem Grad der äußeren Ähnlichkeit, welche zwischen einzelnen Pflanzen und einzelnen Tieren wahrgenommen wird. Als Beleg hierfür seien einzelne Beispiele aus dem Pflanzen- und aus dem Tierreich angeführt.

Zwischen Apfel- und Birnbaum, *Primula officinalis* und *Pr. elatior* hat man noch keine Bastarde erhalten, dagegen sind Kreuzungen zwischen Pfirsich und Mandel und zwischen einigen Arten, die verschiedenen Gattungen angehören, wie zwischen *Lychnis* und *Silene*, *Rhododendron* und *Azaleen*, *Aegilops* und *Triticum*, *Secale* und *Triticum* usw. mit Erfolg ausgeführt worden (NOLL 1908).

„In noch auffallenderer Weise“, bemerkt SACHS, „wird die Verschiedenheit der sexuellen Affinität und der systematischen Verwandtschaft dadurch bewiesen, daß zuweilen die Varietäten derselben Species unter sich ganz oder teilweise unfruchtbar sind, z. B. *Silene inflata* var. *alpina* mit var. *angustifolia*, var. *latifolia* mit var. *litoralis* u. a.“

Im Tier- und Pflanzenreich gibt es einzelne Gattungen, deren Arten sich leichter kreuzen lassen, während Arten anderer Gattungen allen Versuchen hartnäckigen Widerstand entgegensetzen. Im Pflanzenreich geben Liliaceen, Rosaceen, Saliceen, im Tierreich die Forellen und Karpfenarten, die Finkenarten usw. leicht Bastarde. Die Rassen von Hunden, die sich im Körperbau so außerordentlich unterscheiden, wie Dachs und Jagdhund, Seidenpinscher und Bernhardshund, erzeugen miteinander Mischformen. Dagegen liefern verschiedene Arten von Papilionaceen, Koniferen, Convolvulaceen usw. bei wechselseitiger Kreuzung nur schwierig oder überhaupt keine Bastarde (NOLL).

Wie unberechenbar für uns die Faktoren sind, um welche es sich bei der Bastardbefruchtung handelt, geht nicht minder klar aus der sehr häufig zu beobachtenden Erscheinung hervor, daß die Eier einer Art A sich zwar mit dem Samen einer Art B befruchten lassen, nicht aber umgekehrt die Eier von B mit dem Samen von A. In der einen Richtung besteht also geschlechtliche Affinität zwischen den Geschlechtszellen zweier Arten, in der anderen Richtung aber fehlt sie.

Einige Beispiele für solche einseitige Kreuzung seien hier angeführt:

Eier von *Fucus vesiculosus* lassen sich mit Samen von *Fucus serratus* befruchten, aber nicht umgekehrt. *Mirabilis Jalapa* gibt mit dem Pollen von *Mirabilis longiflora* befruchtete Samen, während die letztere Art bei entgegengesetzter Kreuzung unfruchtbar bleibt.

Ähnliches findet sich häufig im Tierreich, wo namentlich solche Arten von Interesse sind, bei denen man künstliche Befruchtung durch Vermischung der Geschlechtsprodukte ausführen kann. So nahmen O. und R. HERTWIG (XI 1885) Kreuzungen zwischen verschiedenen Echinodermenarten vor und fanden, daß, wenn Eier von *Echinus microtuberculatus* mit Samen von *Strongylocentrotus lividus* vermischt wurden, nach wenigen Minuten überall Befruchtung eingetreten war, indem sich die Eihaut vom Dotter abhob. Nach  $1\frac{1}{2}$  Stunden waren alle Eier in regelmäßiger Weise zweigeteilt. Am folgenden Tage hatten sich flimmernde Keimblasen, am dritten Gastrulae entwickelt, am vierten Tage hatte sich das Kalkskelett angelegt. Kreuzungen in entgegengesetzter Richtung ergaben abweichende Resultate. Als in einem Uruschälchen Eier von *Strongylocentrotus lividus* mit Samen von *Echinus microtuberculatus* versetzt wurden, blieben fast alle unverändert. Nach zwei Stunden war nur hier und da ein Ei zweigeteilt. Bei den außerordent-

lich weissen, nicht fließenden Eiern war die Eihaut entweder nur ein wenig abgehoben oder sie lag dem Dotter noch ziemlich dicht auf. Am anderen Tage sahen im Umriss einige wenige flimmernde Keimblasen zu entstehen, während die Hauptmasse der Eier noch ganz unverändert war. — Aus dem besonderen Bau der Samenfäden und Eier suchen PFLÜGER und G. HERTWIG den verschiedenen Ausfall reziproker Kreuzungen bei den Amphibien zu erklären. Die zahlreichen von PFLÜGER, BORN und G. HERTWIG angestellten Kreuzungsversuche haben übereinstimmend ergeben, daß „in der Tauglichkeit der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte ein und derselben Species zur artfremden Befruchtung ein umgekehrtes Verhältnis besteht. So lassen sich die Eier von *Rana fusca* und *Pelobates fuscus* nur mit sehr geringem Erfolge bastardieren, dagegen ist ihr Samen zu Kreuzungsversuchen sehr brauchbar. Andererseits eignen sich die Eier von *Bufo communis* und *Bufo viridis* trefflich zu Bastardierungsexperimenten, ihre Samenfäden hingegen vermögen nur wenig artfremde Eier mit Erfolg zu befruchten.“ Diese Erscheinung wird von G. HERTWIG im Anschluß an PFLÜGER in der Weise erklärt, „daß diejenigen Eier, die durch die Beschaffenheit ihrer Hüllen oder der Eioberfläche gegen das Eindringen artfremder Samenfäden gut geschützt sind, auch sehr kräftige, mit spitzem Kopfstück (*Rana fusca*, *Pelobates*) versehene, art eigene Samenfäden zur Sicherung ihrer Befruchtung besitzen, daß dagegen zu Eiern mit schwach entwickeltem Schutz gegen das Eindringen artfremder Samenfäden auch artgleiche Spermien mit nur schwachem Durchdringungsvermögen gehören.“ Es kann uns daher nicht wundernehmen, daß bisher nur zwei Bufoarten mit sehr ähnlichen Spermien erfolgreich reziprok gekreuzt worden sind. In diesem Fall würde also der Erfolg der Befruchtung nicht von der Affinität der Geschlechtszellen, sondern einem rein äußerlichen Moment, der Fähigkeit der Samenfäden, durch verschieden konsistente Gallerthüllen durchzudringen, bestimmt werden.

Die weiteren Folgen der Bastardbefruchtung, wie sie sich später in der Entwicklung des Kreuzungsproduktes zu erkennen geben, bieten vielfach Vergleichspunkte zur Selbstbefruchtung, nur daß im allgemeinen die ungünstigen Folgen viel stärker ausgeprägt sind. Wenn auch Befruchtung eintritt, sterben in vielen Fällen die Embryonen frühzeitig ab oder erhalten eine schwächliche Konstitution. So kommen bei Kreuzung einzelner Echinodermen die Larven nicht über das Gastrulastadium hinaus, und ebenso sterben bastardierte Amphibieneier schon als Keimblasen ab.

Sehr anschaulich lassen sich, wie G. HERTWIG gezeigt hat, die Resultate der Bastardierungsversuche in Form einer Kurve darstellen, wenn man die Lebensdauer des Bastardproduktes als Ordinate, den Grad der Artfremdheit der beiden Eltern als Abszisse benutzt. Es nimmt nämlich die Lebensfähigkeit der Bastarde zuerst mit steigender Artfremdheit stetig ab und die Kurve erreicht ihren Tiefpunkt in den Fällen, wo der Tod des Bastardproduktes bereits vor der Gastrulation erfolgt. Neben diesem absteigenden Schenkel der Kurve erhebt man aber noch einen aufsteigenden, wenn man die Versuche mit stamm- und artfremder Bastardierung berücksichtigt, bei denen KUPELWIESER, GODLEWSKI und G. HERTWIG wieder lebensfähige, über das Gastrulastadium hinaus sich entwickelnde Larven züchten konnten. Eine befriedigende Erklärung für diese, auf den ersten Blick recht sonderbare Erscheinung

hat die genaue zytologische Untersuchung ergeben. So wird der wieder aufsteigende Schenkel der Kurve durch den schon auf S. 361—364 besprochenen Nachweis verständlich, daß der Samenkern infolge zu großer Artfremdheit sich in dem Eiplasma nicht mehr zu vermehren vermag. Es handelt sich in diesen Fällen also gar nicht um eine wirkliche Bastardierung; vielmehr müssen wir die auf diesem Wege entstandenen parthenogenetischen Larven als falsche Bastarde oder Pseudobastarde bezeichnen.

Ähnliche Resultate erhielt BALTZER bei Kreuzung der Eier der Seeigelart *Strongylocentrotus* mit dem Samen einer anderen Art, dem *Sphaerechinus*, nur daß hier nicht der gesamte Samenkern, sondern von seinen 16 Chromosomen 12 Stück eliminiert werden, während die übrigen 4 sich an dem Aufbau der Furchungskerne in normaler Weise beteiligen. Während der Trennung der Äquatorialplatte in die beiden Tochterplatten der ersten Furchungsteilung werden 12 Chromosomen zwischen ihnen in der Mitte der Spindel vorgefunden. Bei der Bildung der bläschenförmigen Tochterkerne werden sie in diese nicht mit aufgenommen, sondern werden neben ihnen, nahe der Teilungsebene in verzernte, in die Länge gezogene Chromatinklumpen umgewandelt, die nachträglich ebenfalls noch bläschenförmig werden können. Sie setzen ihre Entwicklung noch eine Zeitlang selbständig fort. BALTZER nennt den merkwürdigen Vorgang die Elimination von Chromatin und vertritt mit guten Gründen die Ansicht, daß die während der zwei ersten Kernteilungen eliminierten Chromosomen, deren Zahl er durch mühsame Zählungen auf dem Spindelstadium auf 16 bis 17 bestimmt, väterliche Elemente sind. Das eliminierte Chromatin ist später dem völligen Untergang verfallen. Denn sobald sich eine Blastulahöhle entwickelt, werden die Massen eliminierten Chromatins mit dem sie umgebenden Protoplasma ins Innere der Blastula abgestoßen. Man findet hier Plasmakörper mit großen, oft riesigen Kernblasen oder auch mehrpolige Mitosen, auch kompakte, homogene, stark färbbare Chromatinkugeln. Derartige abnorme Kernblasen, die schon von O. und R. HERTWIG bei ihren Bastardierungsversuchen mit Echinodermen beobachtet und als *Stereoblastulae* bezeichnet worden sind, entwickeln sich nicht weiter und beginnen bald zu zerfallen.

Wie in den Versuchen stammfremder Bastardierung, tritt auch in diesem Beispiel klar zutage, daß die Disharmonie, die zwischen dem Samenkern und dem ihm fremden Eiplasma besteht, das Entwicklungsergebnis in maßgebender Weise beeinflußt. Besonders deutlich wird das noch durch die interessante Tatsache, daß der Samenkern bei der reziproken Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ sich ganz an der Entwicklung beteiligt und daß daher auch typische Bastardlarven mit Mischcharakteren entstehen. Offenbar ist also die Größe der Disharmonie zwischen Samenkern und Eiplasma nicht streng an die mehr oder minder große Ähnlichkeit der Eltern gebunden. Dagegen ist dies sicherlich der Fall bei der Verschiedenheit der Kerne des Eies und des Samenfadens zueinander, deren Disharmonie, wie O. und G. HERTWIG wohl mit Recht annehmen, für die Mehrzahl der Entwicklungsstörungen der Bastarde verantwortlich gemacht werden muß.

Zugunsten dieser Ansicht lassen sich die zahlreichen Fälle anführen, wo die Erkrankung des Bastardkeimes auf dem Blastulastadium einsetzt. So ist nach BALTZER in den Kernen des Bastardkeimes

Strong, E. = *Milvina* ♂ bis zum Blastulastadium der ganze Chromosomenbestand des Eakerns und des Samenkerns enthalten.“ Hier setzt dann plötzlich eine starke Elimination von Chromosomen ein. „Es ist äußerst überraschend zu sehen“, schreibt BALTZER, „wie innerhalb weniger Stunden die Keime, die vordem ganz durchsichtig waren und rotierend umherschwammen, undurchsichtig werden, sich mit Haufen degenerierenden Zellenmaterials füllen und massenhaft auf dem Boden der Zuchtschalen herumliegen.“ Noch schlagender sprechen die schönen Untersuchungen von FEDERLEY an Schmetterlingen für eine Disharmonie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen und für die dadurch herbeigeführten Entwicklungsanomalien bei Bastarden. So verläuft bei der Kreuzung mehrerer *Pygaera*-arten untereinander die Entwicklung der Bastarde völlig normal bis zu dem Augenblick, wo sie reife Geschlechtszellen bilden. Erst dann zeigen sich die schädlichen Folgen der Bastardierung in einer gestörten Entwicklung ihrer Geschlechtsprodukte, und zwar unterbleibt nach den Angaben FEDERLEYS bei den Bastarden die Konjugation der mütterlichen und väterlichen Chromosomen; es fehlt das Synapsisstadium und späterhin die Reduktionsteilung. Es werden daher Geschlechtszellen mit der unreduzierten, diploiden Chromosomenzahl gebildet, die sowohl ein ganzes väterliches wie ein ganzes mütterliches Chromosomensortiment besitzen. Die Folge derartiger Anomalien ist, daß ein großer Teil der Eier und Samenfäden bei den Mischlingen nicht befruchtungsfähig ist. Allerdings hat FEDERLEY doch noch vereinzelte Nachkommen von seinen Bastarden züchten können.

Häufig ist die Störung der Geschlechtszellenbildung bei Mischlingen noch eine viel erheblichere und führt zu völliger Sterilität. Auch bei ihnen ist natürlich in der Neuzeit das Bestreben darauf gerichtet, genauer festzustellen, in welchem Stadium der Ovo- und Spermio-genese und in welcher Weise sich die schädlichen Folgen der Kreuzung an den Geschlechtszellen bemerkbar machen. GUYER (XI 1900) beschreibt mehrpolige Mitosen und doppelte Spindeln in den Hoden von Taubenbastarden. POLL (XI 1906) konnte bei Entenmischlingen tiefgreifende Veränderungen feststellen, die bei den verschiedenen Kreuzungen (*Cairina* × *Anas* oder *Anas* × *Cairina* usw.) Besonderheiten darbieten. Die Hoden sind zur Brunstzeit häufig sehr viel stärker vergrößert als bei ungekreuzten Tieren, trotzdem es zu keiner ordentlichen Samenbildung kommt. In den Samenröhrchen ist das vielschichtige Keimepithel „unregelmäßig gelagert, an verschiedenen Stellen des Umfanges verschieden hoch und sieht oft wie zerfetzt oder zerrissen aus, eine Veränderung, an der die Behandlung der Präparate keine Schuld trägt. Die Lichtung der Kanälchen ist verschieden weit, sie ist erfüllt von mehr oder weniger anormalen, zum Teil riesenhaften Zellen, die oft 20 und noch mehr Kerne enthalten, die zum Teil mit verdichteten Chromatinklumpen erfüllt und pyknotisch sind.“ Immerhin ist anfangs der Weg der Spermio-genese auch in den am meisten gestörten Bastardhoden eine Strecke meist normal verlaufen, von der Teilung der Spermatogonien über die Phase der Synapsis bis zur Teilung der Spermio-cyten; aber „über diesen Punkt, über die Spermio-cytenmitose hinaus, geht die Spermio-genese bei keinem der untersuchten *Cairina* × *Anas*- und *Anas* × *Cairina*-Mischlingen hinaus“.

Bei Finkenbastarden ist die Spermio-genese weniger gestört. Wenn

auch hier in weiten Strecken der Samenröhrchen ihre Lumina mit den eigentümlichen vielkernigen Riesenzellen erfüllt sind, so werden auch wieder an anderen Stellen Spermien teils von normaler, teils abweichender pathologischer Form gebildet (TIEFENSEE). Daher ist bei manchen Finkenbastarden ja auch ein geringer Grad von Fruchtbarkeit beobachtet worden, während Entenbastarde obligatorisch unfruchtbar sind.

Noch mehr als die Hoden sind die Eierstöcke gewöhnlich rückgebildet. Sie bleiben bei Entenmischlingen auffallend klein und schließen wenig entwickelte, oft nur mikroskopisch nachweisbare Eier ein. „Die Entartung des Eierstocks geht unter dem Bild einer Wucherung der Theca und des Epithels des Eifollikels, sowie des Zu- und Einwanderns farbloser Blutzellen (Wanderzellen) vor sich; es entsteht schließlich ein histologisches Bild, das eher an eine Lymphdrüse, denn an ein Ovarium gemahnt“ (POLL XI 1906 und 1911).

Ähnliches lehrt das Pflanzenreich durch noch zahlreichere Beispiele. Zuweilen bildet sich infolge der Bastardbefruchtung zwar Samen aus, derselbe ist aber mangelhaft entwickelt und hier und da nicht keimungsfähig. Wenn Keimung eintritt, entwickeln sich die Pflänzchen bald schwächlich, bald kräftig. „Bastarde zwischen beträchtlich verschiedenen Arten sind häufig sehr zart, besonders in der Jugend, so daß die Aufzucht der Sämlinge schwer gelingt. Bastarde zwischen näher verwandten Arten und Rassen sind dagegen in der Regel ungemein üppig und kräftig; sie zeichnen sich meistens durch Größe, Schnellwüchsigkeit, frühe Blütenreife, Blütenreichtum, längere Lebensdauer, starke Vermehrungsfähigkeit, ungewöhnliche Größe einzelner Organe und ähnliche Eigenschaften aus.“

Auch das Reproduktionsvermögen der Pflanzenbastarde ist sehr häufig bis zu vollständiger Unfruchtbarkeit geschwächt. In den Pollenbeuteln kommt es nach den neuesten Untersuchungen, die von TISCHLER (XI 1907, 1908) an Bastarden von *Mirabilis Jalapa* × *tubiflora*, *Potentilla Tabernaemontani* × *rubens*, *Syringa vulgaris* × *persica* angestellt worden sind, nicht zur Entwicklung reifer, befruchtungsfähiger Pollenkörner.

Die Tapetenzellen wachsen stärker und schneller als die von ihnen eingeschlossenen Keinzellen, so daß zwischen diesen größere, leere Intercellularräume auftreten. Doch wird die Tetradenteilung noch anscheinend normal ausgeführt, und auch die Zahl der Chromosomen nach der Reduktion (annähernd 16) ist die normale. Dann aber beginnt sich ein Plasmamangel in den meisten der Zellen kurz nach der Lösung der Tetraden aus dem gemeinsamen Verband einzustellen. Schließlich vertrocknen Plasma und Kern total; da aber die Zellulosehülle (Exine) wahrscheinlich unter Mitwirkung der Tapetenzellen zu wachsen und sich zu verdichten fortfährt, entstehen große Pollenkörner von mehr als 100  $\mu$  Durchmesser, die aber ohne Plasma und Kern, also taub sind.

Während der oben erwähnte Bastard von *Mirabilis Jalapa* total steril ist, bleibt *Potentilla Tabernaemontani* × *rubens* teilweise fruchtbar; nur zwei Drittel der Pollenkörner sind verschrumpft und taub, ein Drittel ist mit Kern und Protoplasma versehen und zur Befruchtung geeignet. Durch veränderte Kulturbedingungen ließ sich indessen hier die teilweise Sterilität in eine totale umwandeln. Dabei wurden vereinzelte monströse

Pollenkörner (Zellen), die reich mit Plasma angefüllt und selbst bis zu doppelter Größe der Norm herangewachsen waren.

Außerordentliche Mißbildungen des Pollens werden bei Pflanzen, wie schon früher besprochen wurde, auch infolge anderer Ursachen beobachtet: bei Arten, die zur Parthenogenese neigen (vgl. S. 353) und bei Pflanzen, die sich unter stark veränderten äußeren Lebensbedingungen befinden.

Ein Hauptergebnis aus den mitgeteilten Ermittlungen über Bastardbefruchtungen fassen wir in den Satz zusammen: Im allgemeinen gedeiht das Bastardprodukt um so besser, je näher die systematische Verwandtschaft und je größer die geschlechtliche Affinität der Eltern ist. In einzelnen Fällen kann es dann sogar besser gedeihen als ein normal befruchtetes Ei. So liefert *Nicotiana rustica* mit Pollen von *N. Californica* gekreuzt eine Pflanze, die sich zur Höhe der Eltern wie 228:100 verhält (HENSEN XI 1881).

### γ) Beeinflussung der geschlechtlichen Affinität durch äußere Eingriffe.

Wir haben bisher in den Experimenten über Selbstbefruchtung und Bastardbefruchtung die geschlechtliche Affinität der Ei- und Samenzellen schon als einen außerordentlich unberechenbaren Faktor kennen gelernt, mit welchem eine Reihe der verschiedenartigsten Folgeerscheinungen — Eintritt oder Nichteintritt der Befruchtung, frühzeitig gehemmte oder geschwächte oder kräftige Entwicklung usw. — zusammenhängt. Die geschlechtliche Affinität erweist sich aber als ein noch komplizierteres Phänomen, da sich zeigen läßt, daß sie durch äußere Eingriffe in vielen Fällen beeinflußt werden kann.

Höchst eigentümliche Verhältnisse ließen sich durch experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung bei einzelnen Echinodermen feststellen (OSCAR und RICHARD HERTWIG XI 1885). Die unbefruchteten Eier sind hüllenlos. Trotzdem tritt in der Regel keine Befruchtung ein, wenn Samenfäden nahe verwandter Arten, die in ihrer Form nicht zu unterscheiden sind, hinzugefügt werden, obschon sie sich an die Oberfläche der Eier ansetzen und bohrende Bewegungen ausführen. Der Nichteintritt der Befruchtung kann hier nur dadurch erklärt werden, daß das Ei, wie man wohl sagen darf, die ihm nicht adäquaten Samenfäden zurückweist.

Das ist nun aber nicht ausnahmslos der Fall. Bei Kreuzungen, die zwischen *Strongylocentrotus lividus* und *Sphaerechinus granularis* vorgenommen wurden, kam unter Hunderten immer eine bald kleinere, bald größere Anzahl von Eiern vor, die durch den fremden Samen befruchtet wurden, während die große Mehrheit der Eier nicht reagierte. Die Eier ein und desselben Tieres waren also verschieden voneinander, in ähnlicher Weise wie zuweilen die Schwärmosporen ein und derselben Art auf Licht verschieden reagieren können, indem einige den positiven Rand, andere den negativen Rand aufsuchen und wieder andere zwischen beiden hin und herschwanken (siehe S. 175). Wie die Schwärmosporen eine verschiedene Lichtstimmung, so zeigen hier die Eier eines und desselben Tieres eine verschiedene Geschlechtsstimmung und, was noch wunderbarer ist, diese Geschlechtsstimmung kann durch äußere Einflüsse in hohem Grade beeinflußt und abgeändert werden.

Das Verfahren ist ein sehr einfaches. Es lassen sich nämlich die

reifen Echinodermeneier nach ihrer Entleerung aus den Eierstöcken 24—48 Stunden unbefruchtet im Meerwasser aufheben, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit zu verlieren. In dieser Zeit aber gehen Veränderungen in ihnen vor, die sich in ihrem Verhalten gegen fremden Samen kundgeben.

Bei den Experimenten wurden zwei verschiedene Methoden eingeschlagen, von denen die eine als die Methode der sukzessiven Nachbefruchtung bezeichnet werden kann. Sie besteht darin, daß der Experimentator ein und dasselbe Eiquantum zu wiederholten Malen und zu verschiedenen Zeiten mit fremdem Samen kreuzt. Dabei wurde das wichtige Ergebnis gewonnen: Eier, welche gleich nach ihrer Entleerung aus dem strotzend gefüllten Eierstock bastardiert wurden, wiesen mit Ausnahme eines verschwindend kleinen Bruchteils den fremden Samen zurück, aber nach 10, 20 oder 30 Stunden, bei der zweiten, dritten oder vierten Nachbefruchtung hatte eine immer größere Anzahl von Eiern ein dem früheren entgegengesetztes Verhalten angenommen, indem sie sich bastardieren ließen und eine Zeitlang auch völlig normal weiter entwickelten. Das Resultat fiel immer in derselben Weise aus, mochten die Eier von *Strongylocentrotus lividus* mit Samen von *Sphaerechinus granularis* oder von *Echinus microtuberculatus*, oder mochten die Eier von *Sphaerechinus granularis* mit Samen von *Strongylocentrotus lividus* gekreuzt werden.

Das Gelingen oder Nichtgelingen der Bastardierung läßt sich in diesen Fällen nicht auf eine Verschiedenheit des Samens zurückführen, da derselbe jedesmal neu aus dem strotzend gefüllten Hoden entnommen wurde und daher bei den Versuchen als ein relativ konstant bleibender Faktor angesehen werden kann. Hier ist es über jeden Zweifel erhaben, daß sich allein die Eizelle in ihrem Verhalten gegen die Einwirkung des fremden Samens verändert hat.

Wenn aber überhaupt in der Eizelle Veränderungen eintreten oder künstlich hervorgerufen werden können, durch welche die Bastardierung gelingt, dann muß es vom theoretischen Standpunkt aus auch möglich sein, die Geschlechtsprodukte zweier Arten, zwischen denen ein gewisser Grad sexueller Affinität besteht, fast ohne Zurückbleiben eines unbefruchteten Restes zu bastardieren. Man wird dann je nach den Bedingungen, unter denen man die Geschlechtsprodukte zusammenbringt, ein Minimum und ein Optimum der Bastardierung gewinnen können.

Um diese Verhältnisse festzustellen, nimmt man die Experimente am besten in der Weise vor, daß man das Eimaterial eines Weibchens in mehrere Portionen teilt und zu verschiedenen Zeiten befruchtet. Stets erhält man hier den geringsten Prozentsatz von Bastarden, wenn den Eiern gleich nach der Entleerung aus den Ovarien der fremde Samen zugesetzt wird. Je später die Befruchtung geschieht, sei es nach 5 oder 10 oder 20 oder 30 Stunden, um so mehr wächst der Prozentsatz der bastardierten Eier, bis schließlich ein Bastardierungsoptimum erreicht wird. Als solches ist das Stadium zu bezeichnen, in welchem sich bei Zusatz fremden Samens das möglichst größte Eiquantum in normaler Weise teilt. Das Stadium ist von kurzer Dauer, da sich in den Eiern für uns unsichtbare Veränderungen ohne Unterbrechung weiter abspielen. Dann beginnt der Prozentsatz der infolge der Bastardbefruchtung sich normal entwickelnden Eier wieder abzunehmen, und zwar hauptsächlich

lich deshalb, weil ein immer größer werdender Teil infolge des Eindringens mehrerer Samenfäden überfruchtet und mißgebildet wird.

Die Erfolge, die man erhält, wenn das Eimaterial zu verschiedenen Zeiten gekreuzt wird, kann man sich unter dem Bilde einer auf- und absteigenden Kurve darstellen, deren Höhepunkt durch das Bastardierungsoptimum bezeichnet wird. Zur Veranschaulichung können die Ergebnisse von Kreuzungen der Eier von *Sphaerechinus granularis* mit Samen von *Strongylocentrotus lividus* dienen.  $\frac{1}{4}$  Stunde nach Entleerung aus dem Ovarium befruchtet, entwickeln sich nur äußerst vereinzelte Eier (Bastardierungsminimum). Nach  $2\frac{1}{4}$  Stunden lassen sich 10 Proz., nach  $6\frac{1}{4}$  Stunden schon etwa 60 Proz. und nach  $10\frac{1}{4}$  Stunden fast alle Eier mit Ausnahme von etwa 5 Proz. befruchten, wobei sie sich meist in normaler Weise weiter entwickeln (das Bastardierungsoptimum ist erreicht). Bei Befruchtung nach 25 Stunden entwickelt sich ein Teil normal, ein nicht unbedeutender Teil in unregelmäßiger Weise infolge von Mehrbefruchtung; ein kleiner Rest bleibt unbefruchtet.

Noch merkwürdigere Ergebnisse haben bei den Bastardierungsversuchen J. LOEB und seinem Beispiel folgend GODLEWSKI dadurch erreicht, daß sie durch Zusatz von etwas Natronlauge das zur Aufzucht der Eier benutzte Seewasser, welches normalerweise eine neutrale Reaktion hat,

leicht alkalisch machten (1—2 cem einer  $\frac{n}{10}$  NaHO-Lösung zu 100 cem

Seewasser). Unter diesen Bedingungen konnte LOEB Eier vom Seeigel *Strongylocentrotus* mit dem Samen von See- und Schlangensterne (*Asterias oeracea*, *Ast. capitata*, *Asterina*, *Pycnopodia spuria*) bis zu einem bestimmten Prozentsatz befruchten. Der Prozentsatz fiel nach der benutzten Samenart verschieden aus und betrug 50 Proz. bei Verwendung von *Asteriassamen*, aber nur 1 Proz., als Samen von *Asterina* oder 5 Proz., als Samen von *Pycnopodia* benutzt wurde. Die mit so fremdartigem Samen befruchteten Eier teilten sich und entwickelten sich bis zur Keimblase, einige auch bis zum Gastrulastadium. Ein Teil von ihnen begann schon frühzeitig abzusterben; zumal vom zweiten Tage an wurde die Sterblichkeit so groß, daß man den Eindruck gewann, als ob „die Kulturen plötzlich vergiftet seien“. Larven, die das Pluteusstadium erreichten, waren sehr selten. LOEB schließt hieraus, daß der Seesternsamen in das Seeigelei einen für ihre Entwicklung schädlichen Stoff- oder Bedingungskomplex hineinträgt.

GODLEWSKI wollte an der zoologischen Station von Neapel die heterogene Kreuzung nach der von J. LOEB angegebenen Methode wiederholen, doch ist es ihm dort weder mit dem Samen von Seesternen, noch von Schlangenternen, noch von Holothuriern gelungen, die Eier von Seeigeln zu befruchten; wohl aber glückte ihm, was ebenso merkwürdig ist, eine Befruchtung der Eier von drei Echinodermenarten, *Sphaerechinus granularis*, *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* mit dem Samen einer Crinoide, *Antedon rosacea*. Der Prozentsatz der so befruchteten Eier war in den einzelnen Experimenten ein wechselnder; er fiel am höchsten aus (60—80 Proz.), wenn die Alkalität des Seewassers, in dem die Eier lagen, sukzessive erhöht wurde und wenn zeitweise nach unserem Prinzip der sukzedanen Befruchtung neue frische Samenportionen mit ihnen in Berührung gebracht wurden. Bemerkenswert ist schließlich noch die von GODLEWSKI entdeckte, von HERLANT bestätigte Erscheinung des Antagonismus, der zwischen den entwicklungs-



erregenden Wirkungen von stämmfremden Spermaarten besteht. GODLEWSKI mischte den Samen des Seeigels-Sphaerechinus und des Ringelwurms Chaetopterus miteinander und besamte, nachdem das Gemisch einige Zeit aufeinander eingewirkt hatte, mit ihm frische Sphaerechinus-eier. Obwohl nun sowohl der Sphaerechinus- als auch der Chaetopterus-samen jeder für sich allein die Eier zu befruchten vermag, und die Samenfäden aus dem Gemisch die lebhafteste Beweglichkeit zeigten, so blieben trotzdem die Eier ausnahmslos unbesamt; die Samenfäden vermochten nicht mehr in dieselben einzudringen. Ja nach einiger Zeit verloren auch die Eier, die mit diesem Samengemisch in Berührung gekommen waren, ihr Befruchtungsvermögen gegenüber frisch zugesetztem artgleichen Samen. Dasselbe Resultat erhielt HERLANT auch mit anderen Samengemischen, wozu er Vertreter von Mollusken und Tunicaten benutzte. Da ebenso wie der Samen auch das Blut der stammfremden Tiere ähnliche Wirkungen hervorbringt, so muß die Erklärung für diese merkwürdige Erscheinung wohl auf serologischem Gebiet gesucht werden.

### 3. Rückblick und Erklärungsversuche.

Wenn wir jetzt noch auf die im letzten Kapitel besprochenen Verhältnisse einen Rückblick werfen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß in der Befruchtungsbedürftigkeit der Geschlechtszellen, in der damit eng zusammenhängenden, geschlechtlichen Affinität und im Befruchtungsprozeß ein außerordentlich kompliziertes Phänomen des Lebens vorliegt. Die Faktoren, die hierbei maßgebend sind, entziehen sich unserer genauen Kenntnissnahme. Um so zahlreicher sind die Hypothesen, die über den Zweck und die Ursache der Befruchtung aufgestellt worden sind, und von denen einige eine kurze Besprechung verdienen. Zur Klärung vieler Fragen wird es beitragen, wenn wir mit RICHARD HERTWIG beim Befruchtungsprozeß zwei Reihen von Vorgängen unterscheiden und getrennt betrachten.

Der eine Vorgang ist die Verschmelzung zweier Zellen, die von einem weiblichen und einem männlichen Individuum abstammen; der andere die Entwicklungserregung, die oft, aber nicht immer als unmittelbare Folge der Vereinigung von Ei- und Samenzelle sich bemerkbar macht und dadurch den Beobachter zunächst fesselt. Reife Eier, die bis dahin teilungsunfähig waren und ohne Befruchtung bald abgestorben sein würden, werden durch den Zutritt des Samenfadens zu Teilungen angeregt und zum Beginn des Entwicklungsprozesses, aus dem das kindliche Geschöpf hervorgeht, direkt veranlaßt. Insofern wird der Samenfaden als ein Entwicklungserreger oder als die in vielen Fällen unentbehrliche Ursache zum Beginn der Entwicklung angesehen; er wird in dieser Rolle von manchen Forschern (BISCOFF, LOEB) den Substanzen verglichen, die als Katalysatoren den Eintritt mancher chemischen Prozesse erst möglich machen. Innerhalb der kurz angedeuteten Gedankenrichtung sind verschiedenartige Hypothesen aufgestellt worden, von denen zwei vorübergehend viel Beifall gefunden haben und daher wegen ihres historischen Wertes erwähnt zu werden verdienen. Es sind einmal die von morphologischen Gesichtspunkten ausgehende Zentrosomenhypothese von BOVERI und weiter die chemisch-physikalische Befruchtungshypothese von LOEB.

BOVERI hat in einem interessanten Vortrag über das Problem der Befruchtung das Ei einer Uhr verglichen mit vollkommenem Werk, dem nur die Yone fehlt und damit der Antrieb. Indem er nun der Ansicht ist, daß die Aufgabe der Befruchtung sei, diesem Mangel abzuhelpfen, wirft er die Frage auf, was das Spermatozoon Neues in das Ei hineinbringe, um seine Teilung und als Folge alle weiteren Teilungen zu bewirken. Das Neue sucht BOVERI in der Einpflanzung eines vom Samenfadon eingeführten Zentrosoms, durch welches dem Ei die verloren gegangene Teilungsfähigkeit und Entwicklungsmöglichkeit wiedergegeben werde. Nach seiner Darstellung hat ja das Ei sein eigenes Teilungsorgan, das Ovozentrum, bei der Bildung der Polzellen durch Rückbildung verloren. In dieser Weise versucht BOVERI die Befruchtung auf die Physiologie der Zellteilung zurückzuführen und damit im Prinzip zu erklären. Er betrachtet die Befruchtung in erster Linie als einen entwicklungs-erregenden Faktor.

Von der gleichen Vorstellung wird auch LOEB bei seinem Bemühen geleitet, eine Erklärung für die befruchtende Wirkung auf dem Gebiete der physikalischen Chemie zu suchen. Durch seine Experimente über künstliche Parthenogenese kommt er auf eine schon früher von BISCHOFF aufgestellte Erklärung zurück, welche eine Zeitlang durch die biologischen Entdeckungen beseitigt zu sein schien. Im Anschluß an die epochemachenden Arbeiten LIEBIGS hatte BISCHOFF die Theorie aufgestellt, daß „der Same beim Kontakt, bei Berührung, durch katalytische Kraft wirkt, d. h. daß er eine in einer bestimmten Form der Umsetzung und inneren Bewegung begriffene Materie konstituiert, welche Bewegung sich einer anderen Materie, dem Ei, die ihr nur einen höchst geringen Widerstand entgegensetzt, mitteilt und in ihr eine gleiche und ähnliche Lagerungsweise der Atome hervorruft“.

Aus seinen Experimenten, daß bei vielen Eiern sich künstliche Parthenogenese durch chemische Agentien bewirken läßt, zieht LOEB den Schluß: „Der Samenfadon kann nicht länger als die Ursache oder als der Anreiz für den Entwicklungsprozeß, sondern nur für eines der Agentien gehalten werden, welches einen Prozeß beschleunigt, welcher auch ohnedem, allerdings nur langsamer, ablaufen kann. Substanzen, welche chemische oder physikalische Prozesse, welche auch ohne sie eintreten würden, beschleunigen, werden katalytische genannt (OSTWALD). Gemäß dieser Definition können wir annehmen, daß das Spermatozoon eine katalytische Substanz in das Ei bringt, welche den Prozeß beschleunigt, welcher auch sonst beginnen würde, aber sehr viel langsamer.“ Die K-Ionen z. B., welche die Chaetopterus-eier zur Parthenogenese veranlassen, läßt LOEB hierbei katalytisch wirken und vermutet, daß in ähnlicher Weise die Spermatozoen Träger von Enzymen sind, welche man auf dem von WINKLER eingeschlagenen Wege zu isolieren versuchen müsse.

LOEB sucht seiner Theorie, nach welcher die Spermatozoen und die Substanzen, welche Parthenogenese hervorrufen, einzig und allein katalytisch wirken, eine größere Tragweite für die Theorie der Lebensphänomene zu geben. Die Befruchtung glaubt er schon für einen chemisch-physikalischen Prozeß erklären zu können; demgemäß spricht er auch in seinen Schriften öfters von einer osmotischen oder einer chemischen Befruchtung.

Die Experimente und Folgerungen von LOEB sind in unserer Zeit,

in welcher wieder die Neigung, komplizierte biologische Probleme gleich radikal als chemisch-physikalische Prozesse zu erklären, stark vorherrscht, nicht ohne Eindruck geblieben. So messen KORSCHULT und HEIDER in ihrem Lehrbuch den neueren Ergebnissen von LOEB eine große Bedeutung bei, „da er unter Anwendung der Ionentheorie auf die Eizellkörper zu einer förmlichen chemischen Theorie der Befruchtung geführt worden sei. Durch seine Experimente sehen sie bewiesen, daß der Stimulus des eindringenden Spermatozoons auch durch andere Reize ersetzt werden könne.“

Nach unserer Ansicht haben BOVERI und LOEB die Erklärung für das Wesen der Befruchtung von einem viel zu beschränkten Standpunkt aus und auf einem Gebiet gesucht, dem die ihm zugeschriebene Bedeutung gar nicht zukommen kann. Denn die Entwicklungserregung, welche oft mit dem Eintritt des Samenfadens in das Ei verknüpft ist, macht keineswegs das Wesentliche der Befruchtung aus, sondern ist nur eine mit ihr häufig verknüpfte Begleiterscheinung, welche unter Umständen auch ganz fehlen kann. Wie sich an vielen verschiedenartigen Beispielen zeigen läßt, kann das Ei befruchtet werden, ohne dadurch den unmittelbaren Anstoß zur Entwicklung zu empfangen; im Gegenteil tritt es in ein oft längere Zeit dauerndes Ruhestadium ein. Während bei Daphniden und Aphiden die parthenogenetischen Sommer-eier sich auch ohne Befruchtung entwickeln, machen die befruchtungsbedürftigen Winter-eier, nachdem sie befruchtet worden sind, ein Ruhestadium von vielen Monaten durch, in welchem sich der Furchungskern nicht einmal zur ersten Teilung anschickt. Ebenso ist bei Algen und vielen niederen Organismen das Resultat der Befruchtung, wie bekannt, eine Dauerspore, also ein Produkt, welches unter Umständen jahrelang ruht, ehe es zu keimen beginnt. Auch bei den Infusorien hat die Konjugation, bei welcher es zu einem Austausch von Kernsubstanzen, daher zu einer gegenseitigen Befruchtung kommt, nach der Trennung der Paarlinge keine Vermehrung zur unmittelbaren Folge; anstatt als Entwicklungserreger, wirkt sie hier umgekehrt zunächst eher als ein die Vermehrung hemmender Faktor. Während der Befruchtung und noch längere Zeit nach ihr hören die Infusorien, die sich bei genügender Nahrung vorher ohne Unterbrechung geteilt haben, überhaupt auf, sich durch Teilung zu vermehren, bis erst im Innern eine durch die Kopulation eingeleitete Reorganisation des Organismus, die Verjüngung in der Sprache von BÜTSCHLI, beendet ist.

Die Bedeutung der wichtigen, durch LOEB auf experimentellem Wege ermittelten Tatsachen liegt auf einem anderen Gebiete. Mit Recht pflegt man jetzt die durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene Entwicklung der Eizelle, wie es auch in vorliegendem Buch geschehen ist (S. 358), an die Parthenogenese, d. h. an die Zeugung ohne Befruchtung, wie sie von BONNET zuerst beobachtet worden ist, anzuschließen und sie von der natürlichen als experimentelle oder künstliche Parthenogenese zu unterscheiden. Angesichts der Verwirrung, die auf diesem Gebiete entstanden ist, sei auch an dieser Stelle noch einmal auf die Frage eingegangen, wodurch es möglich ist, durch experimentelle Eingriffe das Ei zur Teilung und zur Entwicklung anzuregen. Hierzu läßt sich folgendes bemerken:

Jede lebende Zelle besitzt die Fähigkeit, sich zu gewissen Zeiten und unter bestimmten Umständen durch Teilung zu vermehren. Sie

kann diese auch durch zahlreiche äußere Faktoren, also auch durch experimentelle Eingriffe zur Betätigung ihrer Fähigkeit, die als eine allgemeine Grundtätigkeit des lebenden Elementarorganismus im Kap. VIII behandelt wurde, willkürlich veranlaßt werden. Wenn z. B. eine Hautstelle durch irgendwelche Eingriffe von genügender Intensität, durch chemische Ätzmittel oder durch hohe Temperaturen, Verbrennung, in einen Reizzustand versetzt wird, so werden in ihrem Bereich zahlreiche Zellen, die sonst im Ruhezustand weiter verharren haben würden, bei mikroskopischer Untersuchung in Teilung angetroffen. In entsprechender Weise verhält sich die Eizelle. Während sie im gewöhnlichen Lauf der Dinge entweder nur durch die Befruchtung oder bei Tieren mit natürlicher Parthenogenese aus uns unbekanntem Ursachen zur Teilung und Entwicklung veranlaßt wird, kann sie auch, wie jede andere Zelle, durch künstliche Reize verschiedener Art aus ihrem Ruhezustand herausgerissen werden. Auf die Art des angewandten Reizes kommt es bei der experimentellen Parthenogenese nicht einmal gar so sehr an. Denn die von LOEB und anderen mit Erfolg angewandten chemischen Substanzen sind sehr verschiedenartige; ihre Zahl wird sich noch gewiß erheblich vermehren lassen. Aber auch thermische und mechanische Eingriffe, z. B. Schütteln von Seesterneiern, führen zu dem gleichen Ziel. Es ist also bei einigen niederen wirbellosen Tieren überhaupt nur ein geeigneter Reiz irgendwelcher Art erforderlich, um ihre Eier zu neuer Lebensfähigkeit anzuregen. Schließlich darf nicht übersehen werden, daß bei allen derartigen Versuchen gewöhnlich auch eine mehr oder minder große Schädigung der Eizellen zu beobachten ist. Denn nur ein gewisser Prozentsatz von ihnen beginnt sich zu teilen und bis zu einem etwas älteren Embryonalstadium relativ normal zu entwickeln, andere aber sterben schon nach einer der ersten Teilungen ab, und wieder andere werden zu verkrüppelten und krankhaften Larven, die dann ebenfalls früher oder später absterben.

Kann es daher keinem Zweifel unterliegen, daß die Entwicklungserregung nicht das wesentliche Moment bei dem Befruchtungsvorgang, sondern nur eine sehr häufige Begleiterscheinung desselben ist und deshalb auch jede physikalisch-chemische Erklärung der Befruchtung auf dem von LOEB beschrittenen Wege verfehlt ist, so gewinnen die anderen Vorgänge, die sich regelmäßig bei der geschlechtlichen Fortpflanzung beobachten lassen, um so erhöhte Bedeutung. Das ist einmal die Verschmelzung der beiden von einem weiblichen und einem männlichen Individuum abstammenden Zellen und ihrer Kerne und zweitens die nach verschieden langer Zeit erfolgende Trennung der Kerne im Reduktionsprozeß, der zum Wesen der Befruchtung hinzugehört.

Jetzt erst tritt uns das Problem der Befruchtung in seiner wahren Gestalt in Verbindung mit der Vererbung entgegen und läßt sich dahin formulieren: Wie ist es denkbar, daß zwei Zellen zeitweise zu einer neuen Einheit verschmelzen, die die Eigenschaften von beiden Eltern erbt und somit eigentlich ein Doppelwesen darstellt, und welches sind die Gründe, daß sich später aus dem Verschmelzungskern oder seinen Abkömmlingen wieder durch den Prozeß der Reduktion zwei getrennte Halbkerne bilden? Wie ist es zu erklären, daß Zellen einer Organismenart während ihrer Entwicklung in so verschiedenartige Zustände geraten, die als weibliche und männliche bezeichnet werden, die in physiologischen und morphologischen Beziehungen zu polaren Gegensätzen

führen und in geradezu erstaunlicher und vielseitigster Weise die gesamte Organisation und Lebensweise der Organismen, und zwar je höher sie organisiert sind, um so mehr beeinflussen? Was ist geschlechtliche Affinität, wie entsteht sie, wie wird sie bei der Befruchtung ausgeglichen, um sich später wieder von neuem auszubilden, in der ununterbrochenen Aufeinanderfolge der Zellgenerationen mit ihrem Wechsel ungeschlechtlicher Zustände und wieder neu sich ausbildender sexueller Gegensätze?

Wir befinden uns hier auf einem Gebiet, auf welchem sich gegenwärtig und vielleicht noch in eine ferne Zukunft hinein kaum ein gangbarer Weg für eine naturwissenschaftliche Erklärung finden möchte. Es ist etwa dieselbe Lage, wie sie sich uns in der Chemie beim Versuch einer physikalischen Erklärung der chemischen Affinität und der Entstehung der verschiedenen chemischen Verbindungen darbietet. Man hilft sich zur Verständigung von alters her mit einer bildlichen Umschreibung, indem man von einer in wechselndem Grad ausgebildeten Anziehung und Abstoßung zwischen den Atomen der verschiedenen Elemente oder in mehr dichterischem Gewand von Liebe und Haß derselben spricht und sie sich unter dem Einfluß äußerer Faktoren verändern, oft auch in ihr Gegenteil umschlagen läßt. Aber wie NERNST mit Recht hervorhebt, „ist die heutige Naturwissenschaft noch weit von dem Ziel entfernt, die chemischen Umsetzungen auf das Spiel physikalisch-wohldefinierter und untersuchter Kräfte zurückzuführen“. Das Problem ist noch nicht reif für unsere Zeit, so daß der Forscher bei Versuchen zu seiner Lösung „Gefahr läuft, wertvolle Arbeitskraft fast nutzlos zu vergeuden“.

Wieviel mehr muß dies für das biologische Problem der geschlechtlichen Affinität gelten, da sie sich in Körpern äußert, die wegen ihrer so verwickelten Zusammensetzung und Lebensfunktionen als Organismen ein Reich für sich bilden und dementsprechend größere Schwierigkeiten einer kausalen Erklärung darbieten? Noch mehr als in der Chemie müssen wir uns mit allgemein gehaltenen Ausdrücken, die von Beziehungen zu ähnlichen oder analogen Verhältnissen hergenommen sind, bescheiden. So reden wir von einer geschlechtlichen Affinität, von einem männlichen oder weiblichen Zustand der einzelnen Zelle, einzelner Organe, ganzer Organismen, der Pflanzen- und Tierstöcke, ferner von sexuellen oder von polaren Gegensätzen, die entstehen und sich wieder ausgleichen, dadurch zu einem Zustand der Indifferenz führen, um dann wieder von neuem zu erwachen.

Bei solcher Sachlage ist es hauptsächlich die Aufgabe der Forschung, alle einzelnen Verhältnisse, welche uns auf dem für eine wirkliche Erklärung noch nicht reifen Gebiet entgegentreten, nach allen Richtungen und unter Benutzung aller Hilfsmittel der Erkenntnis zu beobachten, die Beobachtungen nach ihrer Verschiedenheit systematisch zu ordnen und in übersichtlichen Zusammenhang untereinander zu bringen, das Nebensächliche oder dem Einzelfall Eigentümliche vom Wichtigen, Allgemeinen zu trennen. Dann wird sich von der geschlechtlichen Affinität zurzeit folgendes Bild, kurz zusammengefaßt, ergeben:

Ein sexueller Gegensatz kann sich schon in dem Lebenslauf einer einzelnen, frei lebenden Zelle ausbilden und zu einer Teilung in eine männliche und eine weibliche Gamete führen. Durch ihre nachträgliche Verschmelzung zu einer Zygote oder durch Aufhebung des vorausgegangenen Teilungsschrittes wird hier wieder ein Zustand der Indiffe-

renz geschaffen: mit anderen Worten, es wird der sexuelle Gegensatz nach der Befriedigung der Affinität wieder aufgehoben. Niederste einzellige Organismen — *Aktinophrys sol*, *Notiluea*, *Closterium* u. a. — sind schon als lehrreiche Beispiele hierfür beschrieben worden (S. 330, 332). In anderen Fällen entwickeln sich anstatt zwischen den Tochterzellen ein und derselben Mutterzelle sexuelle Gegensätze mit Affinitäten bald zeitweise, bald periodisch durch Einschaltung mehr oder minder langer Reihen von einfachen Teilungen zwischen einzelnen, in entfernterer genealogischer Verwandtschaft stehenden, einzelligen Individuen derselben Art, wie es bei den Infusorien beim Auftreten der sogenannten Konjugationsepidemien der Fall ist. Sehr aufklärend ist das Beispiel auch noch insofern, als der Verlauf der Kopulation lehrt, daß es bei der Befruchtung auf einen Austausch der Teilstücke der Geschlechtskerne ankommt, also von Substanzen, die man aus einer großen Reihe von Gründen als die Träger des Idioplasmas oder der für alle Fragen der Vererbung Ausschlag gebenden Substanz ansieht. Bei der Konjugation der Infusorien verhält sich außerdem das eine Individuum des Paarlings zum anderen sowohl männlich als weiblich, da es einerseits durch den Austausch der Wanderkerne befruchtet und andererseits zugleich durch ihre Vereinigung mit den stationären Kernen befruchtet wird. Die durch Teilung eines Mutterkerns (Nebenspindeln) entstandenen Wander- und stationären Kerne sind also hier die Träger der sexuellen Gegensätze, die im weiteren Verlauf zum Ausgleich kommen.

Viel kompliziertere und sehr mannigfaltige Verhältnisse der geschlechtlichen Fortpflanzung werden von dem Augenblick geschaffen, wo die durch Teilung entstandenen und von einer gemeinsamen Mutterzelle abstammenden Generationen zu einem Individuum höherer Ordnung verbunden bleiben. Dann gerät in der Regel die Mehrzahl der Zellen in einen Zustand geschlechtlicher Indifferenz, während ein meist kleiner Teil innerhalb der Zellgemeinschaft, oft nur an genau begrenzten Stellen, die Möglichkeit erhält, sexuelle Gegensätze zu entwickeln. Die einen werden jetzt meist als Körperzellen, die anderen als männliche und weibliche Keimzellen bezeichnet. Beide können zur Vermehrung der Art dienen, die einen durch Sporen und Knospen auf vegetativem Weg, die anderen durch geschlechtliche Zeugung. Vegetative und geschlechtliche Vermehrung treten im Lebenslauf der meisten Arten gleichzeitig oder nebeneinander und periodisch abwechselnd auf, oder es bleibt die Erhaltung der Art bei den höchsten Organismen nur auf die geschlechtliche Zeugung eingeschränkt.

Was die Lokalisation bei der Bildung von den Geschlechtszellen im vielzelligen Organismus betrifft, so werden in manchen Abteilungen der Pflanzen und Tiere entweder die männlichen und die weiblichen Zellen gleichzeitig nebeneinander von ein und demselben Individuum erzeugt oder ihre Entwicklung erfolgt in zwei Individuen getrennt. Im ersten Fall spricht man von Hermaphroditismus, im anderen von Gonochorismus. Beim Hermaphroditismus verhält sich der ganze vielzellige Organismus beim Akt der Fortpflanzung gleichsam wie ein Infusorienpaar bei der Konjugation sowohl männlich wie weiblich, sowohl gebend als empfangend. Beim Gonochorismus wiederum kommt der sexuelle Gegensatz nicht nur in den Keimzellen, sondern noch in vielen anderen, vielleicht in allen Organen, überhaupt im Gesamtzustand der betreffenden Individuen in morphologischer und in physiologischer Hinsicht

zum deutlichen Ausdruck. Hermaphroditen entwickeln beiderlei Geschlechtszellen entweder in ein und derselben Zwitterdrüse oder an getrennten Bildungsstätten in männlichen und weiblichen Keimdrüsen, die in ihrer Zusammenordnung an verschiedenen Körperteilen wieder die mannigfaltigsten Kombinationen und Abstufungen, besonders im Pflanzenreich, darbieten.

Die sexuellen Gegensätze werden endlich noch, damit sie in Erscheinung treten, durch zahlreiche innere und äußere Entwicklungsfaktoren mit bestimmt; sie sind daher auch modifizierbar, und zwar in einem sehr weitgehendem Maße, wie in den vorausgegangenen Abschnitten an vielen Beispielen nachgewiesen worden ist.

Wie sich schon aus dieser kurzen Zusammenfassung ersehen läßt, wird das Problem der Geschlechtlichkeit und der durch sie notwendig gewordenen Befruchtung zu einem so hochgradig verwickelten, daß alle Fragen der chemischen Affinität im Vergleich zu ihm noch relativ einfach erscheinen. Um wieviel mehr als dieses liegt es daher zurzeit noch ganz außerhalb des Bereichs einer nur einigermaßen befriedigenden Erklärung! Unter diesen Umständen beschränken wir uns darauf, nur kurz auf einige Hypothesen hinzuweisen. Eine solche spricht NÄGELI allerdings mit großer Vorsicht und gleichsam vermutungsweise in seiner Idioplasmatheorie in folgenden Sätzen aus (I 1884, S. 221).

„Da eine Anziehung zwischen anderen Zellen als den Geschlechtszellen, soviel uns bekannt ist, nicht statthaf, und da diese von den übrigen Zellen nur durch das männliche und weibliche Idioplasma sich unterscheiden, so müssen wir schließen, daß es dieses Idioplasma sei, an welchem die anziehenden Kräfte haften. Welcher Natur diese Kräfte seien, ist zwar durch irgendwelche Erscheinungen nicht bekannt: da aber eine andere bekannte Kraft, die man in Anspruch nehmen könnte, mangelt, so dürfte man vielleicht elektrische Anziehung vermuten. Dieselbe würde von geringen Mengen freier (positiver und negativer) Elektrizität herrühren, die aber, bei der Annäherung bis zur Berührung, die Substanz doch nicht gänzlich verlassen und sich nicht vollständig neutralisieren können. Wie dem nun sei, die beiden Geschlechtszellen legen sich aneinander und drängen ineinander ein, weshalb wir annehmen müssen, daß infolge der gleichen Anziehung die männlichen und die weiblichen Idioplasmakörper ebenfalls sich dicht aneinander anlegen.“

„Wenn zwei materielle Systeme sich anziehen, so besteht die Anziehung selbstverständlich zwischen den einzelnen Teilchen derselben, also in dem vorliegenden Fall zwischen den Idioplasmamizellen. Wenn ferner die ganzen Systeme durch ihre Struktur verändert werden, ineinander einzudringen, so haben die Mizellen die Neigung sich von ihren Komplexen loszulösen und einzeln dem Zuge zu folgen. . . . und das um so eher, wenn, wie soeben als möglich bezeichnet wurde, die Anziehung durch ungleichnamige Elektrizitäten bewirkt wird, und diese Elektrizitäten bei der Annäherung der beiden Systeme noch eine Verteilung von neutralen Elektrizitätsmengen in denselben verursachen.“ Hierbei läßt NÄGELI die sich entsprechenden männlichen und weiblichen Mizellgruppen, für die er eine Anordnung in Längsreihen annimmt, einander begegnen, „als ob sie sich gleichsam in Nervenverbindung befänden“, „so daß den sich ablösenden und hinüberwandernden Mizellen des männlichen Systems der Weg sowie der Ort der Bestimmung genau vorgezeichnet ist“ (I, e. S. 222).

Bei dieser Gelegenheit sei auch darauf hingewiesen, daß zur Erklärung der karyokinetischen Figuren elektrische Kräfte schon häufig von einzelnen Forschern in Anspruch genommen worden sind.

Während NÄGELI es vermeidet, die geschlechtlichen Eigenschaften bestimmten, morphologisch charakterisierbaren Zellbestandteilen zuzuschreiben, sprechen sich in dieser Hinsicht VAN BENEDEN und SEDGWICK MINOT deutlicher aus. Nach ihrer „Ersatztheorie“, wie sie WALDEYER zu nennen vorgeschlagen hat, besitzen die Körperzellen eines geschlechtlich gezeugten Organismus „hermaphrodite Kerne“, d. h. Kerne, welche sowohl männliche wie weibliche Eigenschaften in sich vereinigen. Ebenso sind auch Ei- und Samenzellen, solange sie noch unreif sind, hermaphrodit; sie gewinnen ihren Geschlechtscharakter erst dadurch, daß sich die Eier der männlichen und die Samenzellen der weiblichen Bestandteile ihres hermaphrodit angelegten Kernapparates entledigen. Vom Ei werden die männlichen Bestandteile seines Kerns in den Chromosomen der Polzellen entfernt. Bei der Samenzelle geschieht das Umgekehrte durch einen entsprechenden Prozeß. Ei- und Samenkern sind dadurch Halbkerne (Pronuclei) mit einem entgegengesetzten Sexualearakter geworden (VAN BENEDEN). Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, besteht das Wesen der Befruchtung in einem Ersatz der bei dem Reduktionsprozeß aus dem Ei ausgestoßenen männlichen Elemente durch gleich viel neue männliche Elemente, welche durch den Samenfaden wieder eingeführt werden.

Die Lehre vom Hermaphroditismus des Kerns und die mit ihr zusammenhängende Ersatztheorie läßt sich bei genauer Prüfung nicht aufrecht erhalten, wie O. HERTWIG zuerst durch einen Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden an Tatsachen nachgewiesen hat (OSCAR HERTWIG XI 1890 und 1917). Denn sie hat ihre empirische Grundlage, auf welcher sie aufgebaut war, durch den auf S. 292 geführten Nachweis verloren, daß die Polzellen morphologisch nichts anderes als rudimentär gewordene Eizellen sind. Daher können die in den Polzellen aus dem Ei entfernten Chromosomen auch nicht die ausgestoßenen männlichen Bestandteile des Keimbläschens sein, wie es durch die Ersatztheorie behauptet wurde. Ebenso wenig kann man in der Spermiogenese einen Vorgang nachweisen, der sich als Ausstoßung weiblicher Kernteile verwerten ließe. (Vergleiche hierüber die genaue Darstellung auf S. 287—293.)

Neuerdings hat G. HERTWIG (1921) versucht, die Lehre von BENEDENS so zu modifizieren, daß sie besser mit den Tatsachen in Einklang steht. G. HERTWIG ist der Ansicht, daß die beiden im Befruchtungsprozeß sich vereinigenden Kerne und Chromosomen väterlicher und mütterlicher Herkunft geschlechtlich different sind, daß aber durch den Prozeß der Chromosomenkonjugation die geschlechtlichen Differenzen neutralisiert und ausgeglichen werden. Genau so wie zwei mit positiver und negativer Elektrizität geladene Körper sich zunächst anziehen, nach ihrer Berührung und dem dadurch erfolgten Ausgleich ihrer elektrischen Ladung sich wieder abstoßen, so soll nach der Theorie von G. HERTWIG die Chromosomenkonjugation zugleich auch die Ursache für den Reduktionsprozeß werden, indem die nun geschlechtlich gleich oder indifferent gestimmten Chromosomen und Kernhälften sich gegenseitig abstoßen und nach verschiedenen Spindelpolen wandern. „Es gibt demnach nicht zwei geschlechtlich verschiedene, dauernd



getrennt in den Zellkernen vorhandene Kernkomponenten, sondern nur eine Art Kernsubstanz, mit der Fähigkeit, in männlicher oder weiblicher Richtung zu reagieren.“ Diese Fähigkeit ist eine biologische Grundeigenschaft aller lebenden Substanz, sowohl der Kerne als des Protoplasmas, der Organe und der ganzen vielzelligen Organismen, die, wie später in dem Kapitel über die Geschlechtsbestimmung noch dargelegt werden soll, durch die Einwirkung innerer Erbfaktoren und äußerer Umweltfaktoren ausgelöst wird. Das Wesen der Geschlechtlichkeit definiert G. HERTWIG daher folgendermaßen: „Geschlechtlich ist ein gegensätzlicher, als weiblich und männlich bezeichneter Zustand aller lebenden Substanz, der, durch äußere und idioplasmatische Faktoren veranlaßt, in seiner extremen Ausbildung einen Ausgleich durch die Befruchtung erfordert und damit die Ursache für dieselbe wird.“

Während die soeben besprochenen Sexualitätstheorien eine kausale Erklärung der Befruchtung zu geben versuchen, haben sich DARWIN und SPENCER mehr von teleologischen, finalen Gesichtspunkten leiten lassen.

In seinem Buch „Über die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung“ zieht DARWIN den Schluß: „Kreuzung von Formen, welche unbedeutend verschiedenen Lebensbedingungen ausgesetzt gewesen sind oder variiert haben, begünstigt Lebenskraft und Fruchtbarkeit der Nachkommen, während größere Veränderungen oft nachteilig sind.“ „Der bloße Akt der Kreuzung tut an und für sich nicht gut, sondern das Gute hängt davon ab, daß die Individuen, welche gekreuzt werden, unbedeutend in ihrer Konstitution voneinander verschieden sind, und zwar infolge davon, daß ihre Vorfahren mehrere Generationen hindurch unbedeutend verschiedenen Bedingungen oder dem, was wir spontane Abänderung nennen, ausgesetzt gewesen sind.“ Der Nutzen der Befruchtung besteht in der „Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Elemente unbedeutend verschiedener Individuen“.

Die DARWINschen Erfahrungen hat HERBERT SPENCER (I 1876) benutzt, um auf molekularem Gebiete eine Hypothese von dem Wesen der Befruchtung aufzubauen, die als ein vorläufiger Versuch erwähnt zu werden verdient. SPENCER stellt gewissermaßen als ein Axiom den Satz auf, daß die Befruchtungsbedürftigkeit der Geschlechtszellen darin besteht, daß „ihre organischen Einheiten (Mizellen) sich einem Gleichgewichtszustand genähert haben“ und daß „ihre gegenseitigen Anziehungen sie verhindern, ihre Anordnung auf die Einwirkung äußerer Kräfte hin leicht zu verändern“. Wäre diese Annahme fester zu begründen, während sie augenscheinlich uns nur eine Möglichkeit zu sein scheint, so könnte man wohl ohne Bedenken der Erklärung von SPENCER zustimmen: „Der Hauptzweck der geschlechtlichen Zeugung ist, eine neue Entwicklung durch Zerstörung des amähernden Gleichgewichts herbeizuführen, auf welchem die Moleküle der elterlichen Organismen angekommen sind“. Dem „wenn eine Gruppe von Einheiten des einen Organismus und eine Gruppe von etwas verschiedenen Einheiten des anderen miteinander vereinigt werden, wird das Streben nach dem Gleichgewichtszustand vermindert, und die vermischten Einheiten werden in den Stand gesetzt sein, ihre Anordnung durch die auf sie ein-

wirkenden Kräfte leichter abändern zu lassen: sie werden so weit in Freiheit gesetzt sein, daß sie nun jener Andersverteilung fähig sind, welche das Wesen der Entwicklung ausmacht“.

In diesem Sinne kann die Befruchtung auch als ein Verjüngungsprozeß betrachtet werden, wenn man sich eines von BÜTSCHLI (XI 1876), MAUPAS (XI 1889) u. a. gebrauchten Ausdruckes bedienen will.

Indem wir uns auf diese Bemerkungen, die in der 5. Auflage etwas ausführlicher behandelt worden sind, beschränken, schließen wir die beiden Kapitel über die Morphologie und Physiologie des Befruchtungsprozesses und wenden uns bei dem schon mehrfach von uns betonten innigen Zusammenhang, in welchem Befruchtung und Vererbung zueinander stehen, zu dem XII. Kapitel, das von der Zelle als Anlage eines Organismus handelt. So werden wir in ihm an manche bereits berührten Fragen wieder anknüpfen, zugleich aber auch Gelegenheit erhalten, auf vielen neuen Wegen und gestützt durch zahlreiche Beobachtungen und Experimente noch tiefer in eins der wichtigsten und schwierigsten Gebiete der Biologie einzudringen.

## ZWÖLFTES KAPITEL.

### Die Zelle als Anlage eines Organismus.

Die schon in den vorhergehenden Kapiteln in der verschiedensten Weise begründete Vorstellung, nach welcher die Zelle für sich ein hochzusammengesetzter Elementarorganismus, aufgebaut aus zahlreichen kleinsten, verschiedenartigsten Teilchen ist, drängt sich uns vollends mit unwiderstehlicher Macht auf, wenn wir sehen, daß Ei- und Samenzelle nach ihrer Vereinigung zur Keimzelle durch die Befruchtung die Grundlage für die Entwicklung eines vielzelligen Organismus höherer Ordnung bilden und daß sie im großen und ganzen die Eigenschaften der zeugenden Eltern und oft auch die geringfügigsten individuellen Züge derselben in ihren Nachkommen reproduzieren. Dadurch treten die Lehren von der geschlechtlichen Zeugung und von der Vererbung in den innigsten Zusammenhang untereinander. Wichtige Errungenschaften des einen Gebiets müssen auch dem andern für ein tieferes Verständnis zugute kommen und Fortschritte auf ihm herbeiführen. Das eine dient dem andern zur Ergänzung seiner Ergebnisse. Von diesem Gesichtspunkt aus sei im Anschluß an die Befruchtung jetzt auch die Zelle als Erbträger, als Anlage eines Organismus, zum Gegenstand eingehender Untersuchung gemacht.

Die größte Schwierigkeit, die uns in der vorliegenden Frage begegnet, liegt darin, daß sie in jeder Richtung außerhalb des Bereichs des morphologisch Wahrnehmbaren liegt. Denn auf dem frühesten Stadium ihrer Entwicklung gleichen sich alle Organismen, mögen sie auch noch so verschieden wie Pflanze und Tier sein, außerordentlich, insofern sie einfache Zellen sind. Die Eier eines Menschen, eines Nagetiers, eines Wiederkäuers, ja selbst mancher wirbellosen Tiere sind scheinbar sehr wenig voneinander verschieden. Ihre sichtbaren Unterschiede sind außerordentlich viel geringer als die Unterschiede zwischen dem Ei und dem Samenfaden ein und derselben Tierart.

Solche formalen Ähnlichkeiten und formalen Unterschiede haben aber wenig zu bedeuten, wenn wir tiefer auf den Grund der Sache gehen. Vielmehr ist folgendes zu bedenken. Wenn Mensch, Nagetier, Wiederkäuer und wirbelloses Tier in ihrer Organisation mehr oder minder tiefgreifende, uns äußerlich wahrnehmbare Unterschiede darbieten, so müssen auch die von ihnen abstammenden Geschlechtszellen, sofern sie die Anlagen der sich aus ihnen entwickelnden Geschöpfe darstellen, durch die Beschaffenheit der Anlagen in einer entsprechenden Weise voneinander unterschieden sein; nur liegen hier die unterscheidenden Momente auf einem unserer Wahrnehmung noch verschlossenen Gebiete. Auf der anderen Seite müssen Ei- und Samenfaden ein und desselben Organismus, die äußerlich so sehr ungleich aussehen, in ihren wesentlichen Eigenschaften, durch welche die Anlage des ausgebildeten Geschöpfes repräsentiert wird, nur in geringem Grade voneinander abweichen.

TREUTSCHER bemerkt NÄGELI (I 1884): „Die Eizellen enthalten alle wesentlichen Merkmale ebensogut, wie der ausgebildete Organismus, und als Eizellen unterscheiden sich die Organismen nicht minder voneinander, als im entwickelten Zustande. In dem Hühnerei ist die Species ebenso vollständig enthalten, als im Huhn, und das Hühnerei ist von dem Froschei ebensoweit verschieden, als das Huhn vom Frosch.“ Was von den Eiern gilt, gilt nicht minder auch vom Samenfaden, überhaupt von jeder Zelle und jedem Zellenkomplex, welcher, als Spore und Knospe von Mutterorganismus abgelöst, diesen wieder zu erzeugen imstande ist. Auch sie müssen alle wesentlichen Eigenschaften des Ganzen als Anlagen in einem unserer Wahrnehmung entzogenen Zustand in sich bergen.

Das ursächliche Verhältnis, welches in der soeben kurz angedeuteten Weise zwischen der feineren, für unsere Untersuchungsmittel noch unerforschbaren Organisation der Anlagensubstanz der Keimzellen und den aus ihr entwickelten, vielzelligen Repräsentanten der Art besteht, hat O. HERTWIG als „**das ontogenetische Kausalgesetz**“ (Näheres darüber, Kap. XIX) bezeichnet.

Welche Vorstellungen können wir uns zurzeit von diesen unsichtbaren Eigenschaften der Zellen bilden, durch welche sie die Anlage für einen zusammengesetzten Organismus abgeben? In welchem Verhältnis stehen Anlage und ausgebildeter Zustand zueinander?

Bei der Beantwortung solcher Fragen stehen wir vor den allerschwierigsten Problemen, welche die Lehre vom Leben darbietet. Mit ihnen haben sich Naturforscher und Denker zu den verschiedensten Zeiten beschäftigt und ihre Denkergebnisse in Hypothesen zusammengefaßt, welche die Forschung in manchen Zeiträumen in nachhaltiger Weise beeinflußt haben. Auf die historisch wichtigsten derselben in Kürze einzugehen, dürfte sowohl von allgemeinem Interesse als auch eine passende Einleitung für den Versuch sein, die Anschauungen zusammenzustellen, zu denen die moderne Naturforschung hinleitet.

### 1. Geschichte der älteren Entwicklungstheorien.

Zwei bedeutende Theorien haben sich in der Wissenschaft bis in den Anfang unseres Jahrhunderts hinein schroff und unvermittelt gegenüber gestanden, die Theorie der Präformation oder Evolution und die Theorie der Epigenese.

Der Präformationstheorie huldigten viele der Geistesheroen des 17. und 18. Jahrhunderts, SWAMMERDAM, MALPIGHI und LEEUWENHOEK, HALLER, BONNET (XII 1762) und SPALLANZANI (vgl. HIS (XII 1871)). Sie waren der Ansicht, daß die Kerne in ihrem Bau mit den erwachsenen Organismen auf das vollständigste übereinstimmen und daher von Anfang an die gleichen Organe in derselben Lage und Verbindung wie diese, nur in einem außerordentlich viel kleineren Zustand besitzen sollten. Da es nun aber mit den damaligen Vergrößerungsgläsern nicht möglich war, in den Eiern am Anfang ihrer Entwicklung die vorausgesetzten Organe wirklich zu sehen und nachzuweisen, nahm man zu der Hypothese seine Zuflucht, daß die einzelnen Teile, wie Nervensystem, Drüsen, Knochen usw. nicht nur in einem sehr kleinen, sondern auch in einem durchsichtigen Zustande vorhanden sein müßten.

Um sich den Vorgang verständlicher zu machen, wies man als erläuternde Beispiele auf die Entstehung des Schmetterlings aus der Puppe und namentlich auf die Entstehung einer Pflanzenblüte aus ihrer Knospe

hin. Wie in einer kleinen Knospe von den grünen, noch fest zusammengeschlossenen Hüllblättern doch bereits schon alle Blütenteile, wie die Staubfäden und die gefärbten Kelchblätter eingehüllt werden, so sollten auch in der Tierentwicklung die bereits vorhandenen, aber kleinen und durchsichtigen Teile wachsen, sich allmählich enthüllen und unserem Auge erkennbar werden.

Daher der alte Name „Theorie der Evolution oder Entfaltung“, an dessen Stelle man neuerdings die noch zutreffendere und klarere Bezeichnung „Präformationstheorie“ eingeführt hat. Denn das Eigentümliche dieser Lehre ist, daß sich in keinem Augenblick der Entwicklung etwas Neues bildet, vielmehr jeder Teil von Anfang an vorhanden oder präformiert ist, daß also das eigentümliche Wesen der Entwicklung, das Werden, in Abrede gestellt wird. „Es gibt kein Werden“, heißt es in den Elementen der Physiologie von HALLER: „Kein Teil im Tierkörper ist vor dem anderen gemacht worden, und alle sind zugleich erschaffen.“

In schroffem Gegensatz zur Präformationstheorie steht die Theorie der Epigenese, welche ihren Hauptvertreter in der Mitte des 18. Jahrhunderts in CASPER FRIEDRICH WOLFF (XII 1764) gefunden hat. Derselbe stellte in seiner bahnbrechend gewordenen Doktordissertation „Theoria Generationis“ im Jahre 1759 (deutsche Ausgabe 1764) dem damals allmächtigen Dogma der Präformation den wissenschaftlichen Grundsatz entgegen: was man nicht mit seinen Sinnen wahrnehmen könne, sei auch nicht im Keime präformiert vorhanden. Am Anfang sei der Keim nichts anderes als ein unorganisierter, von den Geschlechtsorganen der Eltern ausgeschiedener Stoff, welcher sich erst infolge der Befruchtung während des Entwicklungsprozesses allmählich organisiere. Aus dem zunächst ungesonderten Keimstoffe ließ WOLFF sich die einzelnen Organe des Körpers nacheinander sondern und suchte diesen Prozeß in einzelnen Fällen bereits durch Beobachtung genauer festzustellen. So zeigte er, daß sich bei den Pflanzen aus dem Keimstoffe allmählich einzelne Bläschen und Gefäße herausbilden und daß der Darmkanal des Hühnchens sich aus einer blattförmigen Anlage entwickelt.

Indem WOLFF an der Hand von genauen Untersuchungen an Stelle vorgefaßter Meinungen der Beobachtung und sinnlichen Wahrnehmung zu ihrem Rechte verhalf, hat er den Grundstein zu dem stolzen Bau gelegt, zu dem sich in unserem Jahrhundert die Entwicklungslehre auf Grund von Beobachtungen allmählich gestaltet hat.

Vergleichen wir jetzt beide Theorien prüfend miteinander, so lassen uns beide unbefriedigt. Beide haben ihre Achillesferse, an der sie verwundbar sind.

Was zunächst die Präformationstheorie betrifft, so trug sie einen Angriffspunkt zu einer auf dem Standpunkt der Evolutionisten unlösbaren, wissenschaftlichen Fehde in sich, insofern sich bei den höheren Organismen ein jedes Individuum durch das Zusammenwirken zweier getrennter Geschlechter entwickelt. Als man daher außer dem tierischen Ei später auch mit den Samenfäden durch LEER WEXHOEKS Entdeckung (1677) bekannt geworden war, erhob sich alsbald die lebhaft diskutierte Streitfrage, ob das Ei oder der Samenfaden der vorgebildete Keim sei.

Ein Jahrhundert lang standen sich die feindlichen Schulen der Ovisten und der Animalculisten gegenüber. Wie die

OVISTEN, SPALLANZANI z. B., das unbefruchtete Ei des Frosches geradezu als ein kleines Fröschlein bezeichneten und den Samen nur ein Reizmittel sein ließen, das die Betätigung des Lebens und das Wachstum anregt, so glaubten Vertreter der Animalculisten bei Zuhilfenahme der damaligen Vergrößerungsgläser die Samenfäden auch wirklich mit einem Kopf, mit Armen und mit Beinen ausgestattet zu sehen. Sie erblickten im Ei nur den geeigneten Nährboden, welcher für das Wachstum des Samenfadens erforderlich sei.

Aber auch außerdem mußte die Präformationstheorie bei einer ins einzelne genauer durchgeführten Durchbildung zu sehr bedenklichen Konsequenzen führen. Eine solche Konsequenz, die auch die Physiologen HALLER und SPALLANZANI nicht glaubten umgehen zu können, ist der Satz, daß in einem Keim auch die Keime für alle späteren Geschöpfe schon angelegt oder eingeschlossen sein müssen. Dieser Satz ist die notwendige Folgerung aus der Tatsache, daß sich die Tiergeschlechter in ununterbrochener Reihenfolge auseinander entwickeln. Die Präformationstheorie hat so aus ihrem Schoße als natürliche Frucht die „Einschachtelungstheorie“ erzeugen müssen, oder, wie sich BLUMENBACH (XII 1781) scherzend ausdrückt: die Lehre von den „eingewickelten Keimen“. Im Eifer ist man sogar so weit gegangen, zu berechnen, wieviel Menschenkeime im Eierstock der Stammutter Eva zum mindesten eingeschachtelt gewesen sind, wobei man damals auf die Zahl von 200 000 Millionen kam (Elemente der Physiologie von Haller).

Auf der anderen Seite führt aber auch die Theorie der Epigenese in der älteren Fassung bei einer tieferen Durchführung auf Schwierigkeiten. Denn in welcher Weise, so kann man fragen, vermag die Natur mit den uns bekannten Kräften aus einem unorganisierten Stoff in wenigen Tagen oder Wochen einen tierischen Organismus, ähnlich seinen Erzeugern, neu zu bilden? Hierüber vermag keine Lehre, welche den Organismus als eine vollständige Neuzzeugung betrachtet, uns eine irgendwie annehmbare, zufriedenstellende Auskunft zu erteilen.

BLUMENBACH (XII 1781) nahm daher seine Zuflucht zu einem besonderen „Nisus formativus“ oder „Bildungstrieb“, welcher die ungeformten väterlichen und mütterlichen Zeugungssäfte zur „Formation“, d. h. eine bestimmte Gestalt anzunehmen, veranlaßt und auch später dafür sorgt, daß Verstümmelungen wieder ersetzt werden. Aber mit der Annahme eines besonderen Bildungstriebes ist doch nicht viel mehr als ein leeres Wort für eine unbekannte Sache gewonnen.

## II. Neuere Zeugungs- und Entwicklungstheorien.

Neue Grundlagen für die Aufstellung vervollkommener Zeugungs- und Vererbungstheorien wurden erst durch die Zellentheorie und ihre weitere Ausbildung von der Mitte des 19. Jahrhunderts an allmählich geschaffen. Diese Grundlagen sind erstens die Erkenntnis, daß Ei und Samenfäden einfache, vom Organismus zum Zweck der Fortpflanzung sich ablösende Zellen, und daß die entwickelten Organismen selbst nichts anderes als geordnete Verbindungen von außerordentlich zahlreichen, mit verschiedenen Aufgaben betrauten Zellen sind, entstanden durch vielfach wiederholte Teilung der befruchteten Eizelle. Eine zweite Grundlage ist die

sich immer mehr Bahn brechende Vorstellung, daß die Zelle etwas außerordentlich Kompliziertes, d. h. daß sie selbst ein Elementarorganismus ist. Hierzu gesellt sich drittens die tiefere Erkenntnis des Befruchtungsvorganges, der Kernstruktur und des Kernteilungsprozesses, namentlich der Längsspaltung und Verteilung der Chromosomen, die Entdeckung der Verschmelzung des Ei- und Samenkerns, der Äquivalenz der männlichen und der weiblichen Kernmasse und ihrer Verteilung auf die Tochterzellen, der Einblick in die komplizierten Prozesse der Ei- und Samenreife und der durch sie herbeigeführten Reduktion der Kernsubstanz.

Ein großer Fortschritt von grundlegender Bedeutung ist endlich durch physiologische Forschungen herbeigeführt worden, welche die Bastardzeugung und die aus ihr entstehenden Produkte zum ersten Male einer genaueren Analyse unterworfen haben. Hier ist ein neuer Weg eröffnet worden, dessen weitere Verfolgung tiefere Einblicke in das Dunkel der Vererbungsgesetze und in das Wesen der Vererbung von der Zukunft erhoffen läßt.

Die neuen Grundlagen einer vervollkommenen Zeugungs- und Entwicklungstheorie sind daher in zwei Abschnitten zu besprechen mit den Titeln: 1. Neue Grundlagen auf morphologischem Gebiet, die Idioplasmatheorie, 2. Neue Grundlagen auf physiologischem Gebiet, die MENDELschen Regeln.

#### Erster Abschnitt.

### Neue Grundlagen auf morphologischem Gebiet.

#### Die Idioplasmatheorie.

Die neuen Zeugungstheorien sind vor allen Dingen von DARWIN (XII), von SPENCER (I 1876) und NÄGELI (I 1884), von mir (XII 1884 bis 1909) und STRASBURGER (XII 1884, 1888), von WEISMANN (XII 1883—1891) und DE VRIES (XII 1889) ausgearbeitet worden. In ihnen erscheint der schroffe Gegensatz, in welchem sich früher die Theorien der Evolution und der Epigenese einander gegenüberstanden, in vieler Hinsicht vermittelt, so daß sie in einigen Beziehungen als eine Fortbildung evolutionistischer Ansichten, in anderen Beziehungen ebenso gut als eine tiefere Durchführung epigenetischer Ansichten bezeichnet werden können, wie der denkende Leser leicht herausfühlen wird. Von den alten aber unterscheiden sich die neuen Lehren, trotzdem sie nicht mehr als den Namen von Hypothesen verdienen, dadurch, daß sie sich auf einem reichen und wohlgesicherten Schatz zum Teil fundamentaler Tatsachen aufbauen.

Es würde uns zu weit führen, wollten wir hier eine gesonderte Darstellung der Ansichten der obengenannten Forscher geben, die trotz mancher Übereinstimmung in wesentlichen Dingen und Einzelheiten doch wieder weit auseinandergehen. Wir werden uns daher auf eine kurze Wiedergabe dessen, was uns die Quintessenz der modernen Zeugungs- und Entwicklungstheorien zu sein scheint, beschränken.

Alle die zahlreichen Eigenschaften, welche in dem entwickelten Organismus wahrgenommen werden, oder mit anderen Worten, die ihn charakterisierenden Merkmale sind in den Geschlechtsprodukten als Anlagen (Gene) enthalten. Der Komplex der Anlagen kann als die Erb-

masse, welche die Erzeuger auf ihr Kind übertragen, oder mit dem von NÄGELI eingeführten Wort „**Idioplasm**a“ bezeichnet werden. Jede Zeugung und jeder Entwicklungsprozeß ist daher keine Neubildung, keine Epigenesis, sondern eine Umbildung, eine Verwandlung von Anlagen in einen ausgebildeten Organismus, der seinerseits wieder Erbmasse erzeugt, ähnlich der Erbmasse, aus der er selbst hervorgegangen ist.

Wenn wir uns nun die Frage vorlegen, welche Vorstellung wir uns von dem Aufbau der Erbmasse aus Anlagen machen können, so ist von vornherein zu betonen, daß der Biologe zurzeit noch nicht in der Lage ist, eine Hypothese auszuarbeiten, welche sich der Hypothese des Chemikers und Physikers von den Atomen und Molekülen an die Seite stellen ließe. Wir bewegen uns bei Erörterung derartiger Fragen auf einem noch sehr dunklen Gebiet, etwa wie die Naturforscher des vorigen Jahrhunderts, als sie für den tierischen Körper einen Aufbau aus Elementareinheiten nachzuweisen versuchten. Naturgemäß wird die Gefahr, auf Abwege zu geraten, um so größer werden, je mehr man beim Ausbau einer solchen Hypothese auf das Spezielle einzugehen versucht.

Die meisten Forscher, welche über das Problem der Vererbung tiefer nachgedacht haben, stellen sich vor, daß die Erbmasse sich in kleinste Stoffteilchen zerlegen läßt, welche in ihr in großer Zahl und verschiedener Qualität enthalten sind. Sie sind je nach ihrer verschiedenen stofflichen Natur die Träger besonderer, uns verborgener Eigenschaften und rufen erst allmählich im Entwicklungsprozeß durch direkte Wirkung oder durch verschiedenartig kombiniertes Zusammenwirken die unzähligen, morphologischen und physiologischen Merkmale hervor, welche wir an der Organismenwelt wahrnehmen. Sie lassen sich, um mich zweier Bilder zu bedienen, einmal den Buchstaben des Alphabets vergleichen, die gering an Zahl, doch durch ihre verschiedene Kombination Wörter und durch Kombination von Wörtern wieder Sätze von verschiedenartigstem Sinn bilden. Oder sie sind den Tönen vergleichbar, durch deren zeitliche Aufeinanderfolge und gleichzeitige Kombination sich zahllose Harmonien erzeugen lassen. Nach NÄGELI, dem sich DEVRIES anschließt, sind „die Merkmale, Organe, Einrichtungen, Funktionen, die alle uns nur in sehr zusammengesetzter Form wahrnehmbar sind, in der Erbmasse in ihre wirklichen Elemente zerlegt“.

Schon in einem früheren Kapitel waren wir auf einem anderen Wege bei der Besprechung der Elementarstruktur der Zelle zur Annahme von kleinsten elementaren Lebenseinheiten der Zelle geführt worden (S. 62—66). Wir hatten ihnen dort den Namen Bioplasten gegeben und ihnen zwei fundamentale allgemeine Lebenseigenschaften zugeschrieben: 1. das Vermögen, durch Assimilation von Stoffen und Umwandlung in eigene Substanz zu wachsen, und 2. das Vermögen, sich durch Selbstteilung zu vermehren. Dieselben zwei Fundamenteigenschaften lebender Substanz werden auch „den wirklichen Elementen der Erbmasse“, für welche wir im folgenden den Namen „**Gene**“ (JOHANNSEN) gebrauchen wollen, beigelegt werden müssen.

Auf dem so ungemein schwierigen Gebiet der Vererbungslehre können leicht Mißverständnisse und Unklarheiten entstehen. Es sei daher noch einmal betont, was wir im Eingang schon vorausgeschickt haben, daß wir zurzeit völlig außerstande sind, anzugeben, in welcher Weise irgendein Merkmal durch seine wirklichen Elemente oder durch



elementare Anlagen in der Erbmasse vertreten ist. Das Wort „Anlage“ (Gen) ist ein sehr unbestimmter Begriff, mit welchem sich bei unrichtigem Gebrauch nur zu leicht Verwirrung anrichten läßt. Denn genau genommen bezeichnet man mit dem Wort Anlage in der Vererbungslehre doch nicht mehr als die unbekannte, in der Beschaffenheit der Erbmasse gelegene Ursache oder den unbekanntem Grund für eine Erscheinung, welche im Verlauf des Entwicklungsprozesses in einer bestimmten Organisation des Entwicklungsproduktes mit Gesetzmäßigkeit zutage tritt.

So berechtigt es nun auch auf der einen Seite zu sein scheint, den unbekanntem Grund in der materiellen Beschaffenheit der Erbmasse zu suchen, so willkürlich und darum fehlerhaft würde es sein, zu glauben, daß er dann nur auf der Anwesenheit eines bestimmten materiellen Teilchens, eines besonderen Gens, Bioplasten, Determinanten, Biophoren usw. beruhen könne, kann doch der Grund ebenso gut auch entweder in der besonderen Stellung eines Gens im System der übrigen, oder in einer besonderen Kombination zweier oder mehrerer von ihnen zu einem enger zusammengehörigen Komplex, überhaupt also in dem, was man als die Konfiguration des materiellen Systems oder einzelner seiner zusammengesetzten Teile bezeichnen kann, gegeben sein. Und schließlich ist bei alledem auch nicht zu vergessen, daß während der Entwicklung fortwährend äußere Faktoren oder die in der so reichgestalteten Umwelt gegebenen Bedingungen in den Prozeß meist gesetzmäßig eingreifen. (Innerer und äußerer Grund der Entwicklung.)

Wenn wir zur Veranschaulichung des Gedankens wieder auf das eben gebrauchte Bild zurückkommen, so kann der Grund für den veränderten Sinn eines Satzes entweder in dem Fehlen oder in der Versetzung eines einzelnen Buchstabens oder in dem Einfügen eines anderen Wortes oder in der neuen Stellung eines Wortes in dem Satzgefüge usw. gegeben sein. Wie wichtig diese Überlegung ist, wird in einem späteren Abschnitt, der über die MENDELSchen Vererbungsgesetze handelt, noch ausführlich dargelegt werden. Dort soll auch auf die experimentell gewonnenen neuen, höchst wichtigen Tatsachen eingegangen werden, die unseren Einblick in die Konstitution des Idioplasmas in ganz ungeahnter Weise vertieft haben, indem sie das Vorhandensein von gewissen elementaren Erbinheiten, von der MENDEL-Forschung als Gene bezeichnet, wahrscheinlich machen.

Wenn also Merkmale und Bildungen, wie Chlorophyll oder Blütenfarbstoff, Gerbsäure oder ätherische Öle, glatter oder gesägter Blatttrand, Muskel- oder Nervensubstanzen, Seh- oder Riechzellen usw. von ausgebildeten Organismen mit Konstanz auf ihre Nachkommen vererbt werden, so liegt gewiß der Grund hierfür oder die Anlage in der besonderen materiellen Beschaffenheit ihrer weiblichen und männlichen Keimzellen; zu ihrer Verwirklichung aber bedarf sie noch der äußeren oder der realisierenden Faktoren. Mehr läßt sich zurzeit nicht sagen. Gewiß wäre es ein großer Fortschritt in der Vererbungslehre, wenn der Forscher den Begriff Anlage durch den Begriff „elementare Erbinheit“, welche dann in der Erbmasse durch ihr besonderes Gen repräsentiert würde, ersetzen, also die Anlage in ihre letzten Elemente gleichsam zerlegen könnte; aber von diesem idealen Ziele einer rationalen Vererbungslehre ist der Biologe — wir wollen es nur offen gestehen

— so weit entfernt, daß es ihm fast unerreichbar erscheinen könnte. Ihm gegenüber befindet sich der Chemiker in einer viel glücklicheren Lage: denn er kann Atomelemente und aus ihrer Zusammensetzung entstandene Moleküle unterscheiden, die unzähligen anorganischen und organischen Verbindungen aus ihren Elementen herleiten und ihre Zusammensetzung in Strukturformeln versimbildlichen. Der Chemiker verfügt aber auch über viel einfachere Methoden der Analyse und Synthese: er kann die chemischen Körper und die aus ihrer Zerlegung erhaltenen Produkte wägen und messen und so zu zahlenmäßig feststellbaren Gesetzmäßigkeiten vordringen. Dem Biologen fehlen hierfür leider noch, trotz der neuen, vielversprechenden Forschungswege, welche durch MENDEL und seine Nachfolger in der Vererbungslehre mit so reichem Erfolge eingeschlagen worden sind, doch die entsprechenden und gleichwertigen Methoden exakter Forschung. Ersinnen lassen sich aber solche schwierigen Verhältnisse stofflicher Organisation nicht, wie es WEISMANN in seiner Architektur des Keimplasmas versucht hat<sup>1)</sup>.

Indem wir diese Einschränkungen machen, erblicken wir in den obigen, hauptsächlich im Anschluß an NÄGELI entwickelten Gedankengängen eine logische Grundlage für eine molekularphysiologische Zeugungs- und Vererbungstheorie. Es wird Sache der zukünftigen Forschung sein, durch Beobachtung und Experiment Beweismaterial für die Richtigkeit der einzelnen Annahmen herbeizuschaffen und dadurch das Gedankengebäude mit sinnlich wahrnehmbaren und daher der Beobachtung und dem Experiment zugänglichen Verhältnissen in Beziehung zu setzen. Ebenso wie der physiologische Gedanke von dem Aufbau der Organismenwelt aus Elementareinheiten und von der darauf begründeten Übereinstimmung in der Struktur der Pflanzen und Tiere einen realen Inhalt in dem Erfahrungsschatz der Zellen- und Protoplasmatheorie gewonnen hat, so muß ein entsprechender Zustand auch für die Vererbungstheorie erstrebt werden. Mehrere Versuche sind auch bereits in dieser Richtung gemacht worden. Sie knüpfen an die bei der Befruchtung der Tiere, Pflanzen und Infusorien beobachteten Erscheinungen an.

#### Der Kern als Träger der erblichen Anlagen.

STRASBURGER und O. HERTWIG haben, veranlaßt durch das Studium des Befruchtungsprozesses und daran angeknüpfte theoretische Erwägungen, die Hypothese aufgestellt, daß die Kerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind; sie haben der Kernsubstanz dadurch eine vom Protoplasma verschiedene Aufgabe zuerteilt. Kurze Zeit vorher war schon NÄGELI (I 1884) lediglich auf Grund logischer Erwägungen zu der Annahme geführt worden, in den Geschlechtszellen zwei ihrem Wesen nach verschiedene Arten von Protoplasma zu unterscheiden: eine Art, welche in genau gleichen Mengen in der Ei- und in der Samenzelle vorhanden ist und die erblichen Eigenschaften überträgt, und eine zweite Art, welche im Ei in großen Mengen angehäuft ist und in welcher sich vorzugsweise die Ernährungsprozesse abspielen. Die erste bezeichnete

<sup>1)</sup> Ausführlicher hat OSKAR HERTWIG sich mit dem so wichtigen und zeitgemäßen Problem der Vererbung im XIII. und XIV. Kapitel seines Buches „Vom Werden der Organismen“ (III. Aufl. 1922) beschäftigt und hat dort eine historische Darstellung vom Problem der Vererbung (Kap. XIII S. 512—513) und eine kritische Erörterung des gegenwärtigen Standes des Vererbungsproblems (Kap. XIV S. 544—549) gegeben.

er als Idioplasma, die zweite als Ernährungsplasma. Für die erste nimmt er ein festeres Gefüge mit gesetzmäßiger Verbindung der Mizellen (vgl. S. 60), für die zweite einen größeren Wasserreichtum und eine mehr lockere Aneinanderfügung der Mizellen an. Das Idioplasma läßt er als feines Netzwerk im ganzen Zellkörper verbreitet sein.

Wer überhaupt die logische Berechtigung für die Annahme eines besonderen Idioplasmas zugebt, wird sich dem jetzt genauer zu begründenden Gedankengang, daß die Kernsubstanz das Idioplasma sei, nicht entziehen können. Auch hat diese Theorie den nicht zu unterschätzenden Vorzug, daß sie der logischen Konstruktion von NÄGELI, die als solche der Beobachtung unzugänglich und daher nicht fortbildungsfähig, also auf die Dauer unfruchtbar ist, einen realen Inhalt gegeben hat; sie hat sie dadurch in das Bereich der Beobachtung und weiterer wissenschaftlicher Diskussion hineingezogen, sie also fruchtbar gemacht.

Für die Hypothese, daß der Kern der hauptsächlichliche Träger der erblichen Anlagen ist, lassen sich vier Gesichtspunkte geltend machen:

1. Die Äquivalenz der männlichen und weiblichen Erbmasse.
2. Die gleichwertige Verteilung der sich vermehrenden Erbmasse auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen.
3. Die Verhütung der Summierung der Erbmasse.
4. Experimentelle Beweise für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen.

#### 1. Die Äquivalenz der männlichen und der weiblichen Erbmasse.

Es ist ein als Wahrheit sich von selbst aufdrängender und daher gleichsam als Axiom verwertbarer Gedanke, daß Ei- und Samenzelle zwei einander entsprechende Einheiten sind, von denen eine jede mit allen erblichen Eigenschaften der Art ausgestattet ist und jede daher gleich viel Erbmasse dem Kind überliefert. Das Kind ist im allgemeinen ein Mischprodukt seiner beiden Eltern: es empfängt von Vater und Mutter gleiche Mengen von Teilchen, welche Träger der vererbten Eigenschaften sind (Gene oder Bioplasten).

Nun gleichen sich aber nur bei den allerniedrigsten Organismen die Geschlechtszellen in ihrer Größe und stofflichen Zusammensetzung; bei den höheren Organismen bieten sie in beiden Beziehungen die gewaltigsten Unterschiede dar, so daß in extremen Fällen ein tierischer Samenfaden kaum den hundertmillionsten Teil eines Eies oder sogar noch viel weniger ausmacht. Es ist wohl nicht denkbar, daß die Träger der Anlagen, die a priori nach Zahl und Eigenschaften als gleichwertig angenommen worden sind, derartige Differenzen in ihrem Volum darbieten können. Dagegen erklärt sich die Tatsache, daß zwei an Masse ganz verschiedene Zellen die gleiche Vererbungspotenz besitzen, in sehr einfacher Weise durch die Annahme, daß in ihnen Substanzen von sehr verschiedenem Wert für die Vererbung, idioplasmatische und nicht-idioplasmatische, nebeneinander enthalten sind.

Hieraus erwächst für uns die Aufgabe, im Ei- und Samenfaden das Idioplasma aufzusuchen und von den übrigen Substanzen zu sondern.

Zunächst wird von vornherein kein Zweifel darüber bestehen, daß die im Ei eingeschlossenen Reservestoffe, Fettkügelchen, Dotterplättchen usw., in die Kategorie der für die Vererbung unwirksamen Keimstoffe zu rechnen sind. Wenn wir von denselben aber auch ganz absehen, so sind Ei- und Samenzelle noch immer nicht gleichwertig hinsichtlich der Menge

ihrer ältesten Bestandteile. Denn auch das Protoplasma einer großen Eizelle beträgt nach Abzug aller Dottereinschlüsse außerordentlich viel mehr als die Gesamtsubstanz eines Samenfadens; es entspricht daher gleichfalls nicht der oben aufgestellten Bedingung. Nur bei einem Teil der Ei- und Samenzelle wird die Bedingung erfüllt, und dieser Teil ist ihre Kernsubstanz.

Das Studium der Befruchtungserscheinungen im Tier- und Pflanzenreich liefert hierfür die untrüglichen Beweise. Wie im zehnten Kapitel beschrieben wurde, besteht das Wesen des Befruchtungsprozesses darin, daß ein vom Samenfaden und ein von der Eizelle abstammender Kern, ein Samenkern und ein Eikern, sich zusammenlegen und zu einem Keimkern verschmelzen, von dem in weiterer Folge durch vielfach wiederholte Teilprozesse alle Kerne des entwickelten Organismus abstammen. Bei den Infusorien legen sich sogar zwei Individuen nur vorübergehend aneinander, um die Wanderkerne auszutauschen, welche darauf mit den stationären Kernen der Paarlinge verschmelzen. Wie ferner die genaueste Beobachtung zeigt, liefern Ei- und Samenkern völlig gleichwertige Stoffmengen zur Bildung des Keimkerns. Hierfür sprechen in unwiderleglicher Weise die Beobachtungen von BENEDENS (VIII 1883) über den Befruchtungsprozeß von *Ascaris megalocephala*.

Wir ziehen somit aus den Tatsachen der Befruchtungslehre den wichtigen Schluß: Da bei der Befruchtung die Kernsubstanzen (Chromatin) die einzigen an Masse äquivalenten Stoffe sind, die sich zu einer neuen Anlage, dem Keimkern, vereinigen, so entsprechen sie am meisten dem von NÄGELI aufgestellten Begriff des Idioplasmas: sie müssen daher in erster Reihe als die von den Eltern auf das Kind übertragenen Erbmassen angesehen werden.

## 2. Die gleichwertige Verteilung der sich vermehrenden Erbmasse auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen.

Eine gleichmäßige Verteilung der sich vermehrenden Erbmasse zwischen den Deszendenten der Eizelle wird durch zahlreiche Tatsachen der Zeugung und Regeneration unumgänglich verlangt: zuerst durch die einfache Tatsache, daß jeder Organismus wieder zahlreiche Ei- oder Samenzellen hervorbringt, die wieder dieselbe Erbmasse in der gleichen Menge enthalten, wie die Geschlechtszellen, aus denen er selbst entstanden ist.

Zweitens wird diese Annahme notwendig gemacht durch die Beobachtung, daß bei vielen Pflanzen und ebenso auch bei vielen niederen Tieren fast jeder kleinste Zellenkomplex des Körpers imstande ist, das Ganze aus sich zu reproduzieren. Wird das Moospflänzchen *Funaria hygrometrica* zu einem feinen Brei zerhackt, so läßt sich auf feuchter Erde wieder ein ganzes Moospflänzchen aus jedem kleinsten Fragment züchten. Die Süßwasserhydra läßt sich in kleine Stücke zerschneiden, von denen sich jedes wieder zu einer ganzen Hydra mit allen ihren Eigenschaften umbildet. Bei einem Baum können sich an den verschiedensten Stellen durch Wucherung vegetativer Zellen Knospen bilden, die zu einem sproß auswachsen, der vom Ganzen abgetrennt und in Erde verpflanzt, sich bewurzelt und zu einem vollständigen Baum wird. Bei Cölenteraten, manchen Würmern und Tunicaten ist die ungeschlechtliche Vermehrung auf vegetativem Wege eine ähnliche, da fast an jeder Stelle

des Körpers eine Knospe entstehen und zu einem neuen Individuum werden kann. Bei *Bougainvillea ramosa* z. B. entwickeln sich neue Individuen nicht nur als Seitenzweige des Hydroidenstöckchens, sondern auch aus Stolonen, die wurzelartig sich auf irgendeiner Unterlage ausbreiten und zur Befestigung des Stöckchens dienen.

Drittens zeigen viele Vorgänge der Regeneration oder Wiederverzeugung verloren gegangener Teile, daß in der Zelle außer den Eigenschaften, die bei der Gewebebildung offenbar werden, auch noch andere latente Eigenschaften schlummern, welche durch abnorme Bedingungen zur Entfaltung gebracht werden können. Ein abgeschnittener und ins Wasser gestellter Weidenzweig entwickelt wurzelbildende Zellen an seinem unteren Ende, und so wird hier von Zellen, die im Plane des ursprünglichen Ganzen eine sehr abweichende Funktion zu erfüllen hatten, eine den neuen Bedingungen entsprechende Aufgabe übernommen, ein Beweis, daß die Anlage dazu in ihnen gegeben war. Und so können sich umgekehrt auch aus abgeschnittenen Wurzeln Laubspresse bilden, die dann zu ihrer Zeit selbst männliche und weibliche Geschlechtsprodukte hervorbringen. In diesem Fall stammen also direkt aus Zellbestandteilen einer Wurzel Geschlechtszellen ab, die als solche wieder zur Reproduktion des Ganzen dienen.

Aus diesen und ähnlichen Erscheinungen, die in einem späteren Abschnitt noch genauer erörtert werden sollen, können wir schließen, daß bei Pflanzen und bei niederen Tieren alle vom Ei abstammenden Zellen in gleichen Verhältnissen Erbmasse enthalten. Diese muß daher vor jeder Teilung in den Zellen sich durch Wachstum auf das Doppelte vermehren. Alle Gene oder Bioblasten der Erbmasse müssen sich teilen und müssen dann in qualitativ und quantitativ gleichen Beträgen auf die Tochterzellen übertragen werden. Denselben Gesichtspunkt hat NÄGELI entwickelt (I 1884, S. 521), indem er erklärte: „Das Idioplasma zerfällt, indem es sich fortwährend im entsprechenden Maße vermehrt, bei den Zellteilungen, durch welche der Organismus wächst, in ebensoviel Partien, die den einzelnen Zellen zukommen.“ Daher ist „jede Zelle des Organismus idioplasmatisch befähigt, zum Keim für ein neues Individuum zu werden. Ob diese Befähigung sich verwirklichen kann, hängt von der Beschaffenheit des Ernährungsplasmas ab“.

Wenn wir von diesem zweiten Gesichtspunkte aus die Lebensprozesse überblicken, so kann es wohl wiederum keinem Zweifel unterliegen, daß von allen uns bekannten Bestandteilen der Zelle die Kernsubstanz allein allen geltend gemachten Bedingungen, und zwar in vollem Maße, genügt.

Überall bei Pflanzen und Tieren zeichnet sich der Kern durch eine überraschende Gleichförmigkeit aus: Wenn wir von einzelnen Ausnahmen absehen, die eine besondere Erklärung erheischen, zeigt er uns bei Untersuchung einer Organismenart fast immer nahezu dieselbe Form und Größe, während das Protoplasma an Masse größerem Wechsel unterworfen ist. In einer Endothelzelle, einem Muskel- oder Sehnenkörperchen, ist der Kern nahezu ebenso beschaffen und ebenso substanzreich, wie in einer Epidermis-, einer Leber- oder Knorpelzelle, während in dem

einen Fall, das Protoplasma nur noch in Spuren nachweisbar, im anderen reichlicher vorhanden ist.

Aber wichtiger als dies sind die so auffälligen, komplizierten Erscheinungen des Kernteilungsprozesses, die im Lichte unserer Theorie erst eine tiefere Bedeutung gewinnen und dem Verständnis erschlossen werden. Wie schon auf S. 239 bei der Frage nach der Bedeutung der Karyokinese auseinandergesetzt wurde, hat die Anordnung der Substanz in Fäden, die aus kleinen, aneinander gereihten Chromiolen bestehen, die Schleifen- und Spindelbildung, die Halbierung der Fäden ihrer Länge nach und die Art ihrer Verteilung auf die Tochterkerne offenbar keinen anderen Zweck, als die Kernsubstanz in zwei gleiche Hälften zu zerlegen und den Tochterzellen zuzuteilen.

Bei der Bedeutung der Kernsubstanz als Erbmasse begreift es sich auch, warum sie den größeren Vorgängen des Stoffwechsels, wie sie sich im Protoplasma abspielen, mehr entzogen und zum besseren Schutz in so auffälliger Weise in ein mit besonderer Membran versehenes Bläschen eingeschlossen worden ist.

Von den Gegnern der Idioplasmakerntheorie ist häufig als Einwand geltend gemacht worden, daß kein Grund vorliege, dem Kern vor dem Plasma einen Vorzug einzuräumen, da die im Mittelstück und kontraktile Faden der Spermie enthaltene protoplasmatische Substanz sich bei der Befruchtung doch auch dem Eiplasma beimische und sich vermehren und auf alle Tochterzellen verteilen könne, wenn dies auch noch nicht direkt beobachtet worden ist. Der Einwand ist jetzt hinfällig geworden. In einer wichtigen, mit zuverlässigen Methoden ausgeführten Untersuchung der Befruchtung des Seeigeleies hat MEVES (XII 1912) festgestellt, daß das aus Chondriosomen entstandene Mittelstück des Samenfadens sich nach seinem Eindringen im Ei unverändert erhält und während der ersten Teilung nur in eine der beiden Tochterzellen gerät. Während also die Kernsubstanz äquivalent auf alle Tochterzellen verteilt wird, ist dies ganz sicher bei den übrigen Bestandteilen des Samenfadens nicht der Fall. Schon jetzt steht nach der zuverlässigen Beobachtung von MEVES, der selbst das Gegenteil erwartet hatte und beweisen wollte, fest, daß wenigstens die Hälfte aller Zellen der Seeigel-Larve vom Mittelstück keine Substanz besitzt. Aber auch bei den nächsten Zellteilungen wird das plastosomatische Material des Mittelstückes nicht gleichmäßig verteilt, vielmehr konnte MEVES (1914) dasselbe noch auf dem 32-Zellstadium unverändert in einer einzigen Zelle der animalen Hälfte der Morula nachweisen.

Die interessante Entdeckung von MEVES findet übrigens, worauf er selbst hinweist, eine Ergänzung in zwei Angaben von VAN DER STRICHT (XII 1909) und von LAMS (XII 1910). Der eine hat am Ei der Fledermaus, der andere am Ei des Meerschweinchens nachgewiesen, daß der Schwanz des Samenfadens noch längere Zeit nach der Befruchtung bestehen bleibt und bei der ersten Teilung gleichfalls nur einer der beiden ersten Tochterzellen zugeteilt wird. In unseren Augen sind diese drei Beobachtungen, denen sich jetzt, wo die Aufmerksamkeit auf die Frage gerichtet ist, wohl bald ähnliche anreihen werden, ein weiterer wichtiger Beweis dafür, daß die Bedeutung eines Idioplasmas nur der Kernsubstanz zukommen kann.

### 3. Die Verhütung der Summierung der Erbmassen.

Als ein sehr wichtiges Moment in der Beweisführung betrachten wir den dritten Punkt, nämlich die Verhütung der Summierung der Erbmasse bei der geschlechtlichen Zeugung.

Infolge des Wesens des Kernteilungsprozesses erhält jede Zelle dieselbe Quantität Kernsubstanz wie die befruchtete Eizelle A. Wenn daher zwei ihrer Deszendenten sich später wieder als Geschlechtszellen vereinigen würden, so müßte das Zeugungsprodukt B die doppelte Kernmasse erhalten als die Zelle A besaß, die uns zum Ausgang diente. Würde dann eine neue Kopulation in der dritten Generation erfolgen, so müßte C wieder die doppelte Kernmasse von B oder die vierfache von A erhalten. So würde bei jeder neuen Zeugung durch den Befruchtungsprozeß die Kernmasse in geometrischer Progression anwachsen. Ein solches Anwachsen muß daher in der Natur durch irgendeinen Vorgang in besonderer Weise verhindert werden.

Dieselbe Betrachtung ist auf das Idioplasma anwendbar, wenn es in voller Masse auf jede Zelle vererbt und jedesmal durch den Befruchtungsakt verdoppelt werden würde. An und für sich würde zwar dadurch seine Natur nicht verändert werden. Denn anstatt zweimal, würden alle einzelnen Anlagen viermal, achtmal und noch mehr vertreten sein. So würde bei Zunahme der Quantität die Qualität immer dieselbe bleiben. Aber es liegt auf der Hand, daß die Massenzunahme nicht eine unbegrenzte sein kann. Auch NÄGELI und besonders WEISMANN haben diese Schwierigkeit hervorgehoben und nach einer Erklärung gesucht.

„Wenn bei jeder Fortpflanzung durch Befruchtung“, bemerkt NÄGELI, „das Volumen des irgendwie beschaffenen Idioplasmas sich verdoppelte, so würden nach nicht sehr zahlreichen Generationen die Idioplasmakörper so sehr anwachsen, daß sie selbst einzeln nicht mehr in einem Spermatozoid Platz fänden. Es ist also durchaus notwendig, daß bei der eigenen Fortpflanzung die Vereinigung der elterlichen Idioplasmakörper erfolge, ohne daß eine den vereinigten Massen entsprechende, dauernde Vergrößerung dieser materiellen Systeme zu verursachen.“ NÄGELI sucht diese Schwierigkeit durch die Annahme zu beseitigen, daß das Idioplasma aus Strängen besteht, die er in besonderer Weise so miteinander verschmelzen läßt, daß der Querschnitt des Verschmelzungsproduktes derselbe wie im einfachen Faden bleibt, dagegen eine Zunahme in der Länge erfolgt (NÄGELI I 1884, S. 224).

Namentlich aber hat sich WEISMANN (XII 1885—91) mit dem hier aufgeworfenen Problem eingehend beschäftigt und dazutun versucht, daß eine Summierung der Erbmasse durch einen Reduktionsprozeß verhütet werde, durch welchen die Erbmasse jedesmal vor der Befruchtung auf die Hälfte verkleinert werde. Er hält die theoretische Forderung einer bei jeder Generation sich wiederholenden Reduktion so sicher begründet, „daß die Vorgänge, durch welche dieselbe bewirkt wird, gefunden werden müßten, wenn sie in den von ihm so gedeuteten Tatsachen noch nicht enthalten sein sollten“. WEISMANN ist allerdings zu dieser Forderung durch Anschauungen über die Natur des Idioplasmas geführt worden, welche sich mit den hier entwickelten nicht decken. Sie sind von ihm als Ahnenplasmatheorie zusammengefaßt worden, auf deren wesentliche Gesichtspunkte gleich zurückgekommen werden wird.

Es führen also die Untersuchungen des Befruchtungsprozesses und der Kernteilung einerseits, logische Erwägungen über die Verschmelzung

zweier Erbmassen und ihre Verteilung auf die Zellen andererseits zu derselben Forderung, daß eine Summierung dort der Kernsubstanz, hier der Erbmassen verhindert werden müsse. Die Übereinstimmung spricht gewiß in hohem Maße für die Annahme, daß die Kernsubstanz selbst die gesuchte Erbmasse ist, zumal wenn sich bei der Kernverschmelzung Vorgänge nachweisen lassen, durch welche in recht auffälliger Weise der als notwendig erkannten Forderung entsprochen wird.

Um zu verhüten, daß durch die Addition zweier an Masse gleichwertiger Teile das Produkt an Masse nicht mehr beträgt, als einer der Teile für sich, kann man a priori wohl nur zwei Wege einschlagen. Entweder man halbiert vorher die zu verbindenden Teile, oder man halbiert das durch die Verbindung erhaltene Produkt. Die Natur scheint sich beider Verfahren beim Befruchtungsprozeß bedient zu haben.

Das eine Verfahren findet sich bei phanerogamen Pflanzen und bei Tieren durchgeführt. Bei der Reife der männlichen und der weiblichen Geschlechtsprodukte wird durch den auf S. 286—295 ausführlich beschriebenen Prozeß der Reduktionsteilung die Kernmasse der Ei- und Samenmutterzelle auf 4 Einzelzellen so verteilt, daß jede von ihnen nur noch die halbe Kernmasse einer gewöhnlichen Zelle und in entsprechender Weise auch nur die halbe Zahl von Kernsegmenten erhält.

Das zweite Verfahren wird bei dem Befruchtungsprozeß von Closterium und anderen niederen Organismenarten verwirklicht. Hier teilt sich nach den Beobachtungen von KLEBAHN (X 1890) der durch Verschmelzung zweier unreduzierter Kerne entstandene Keimkern sofort zweimal hintereinander, wie bei der Bildung der Polzellen, ohne in ein Ruhestadium einzutreten. Von den vier bläschenförmigen Kernen gehen zwei zugrunde, so daß jede Teilhälfte der Mutterzelle nur **einen** Kern enthält, der anstatt die Hälfte, wie bei einer Normalteilung, nur ein Viertel der Substanz des Keimkerns besitzt. (Siehe die Darstellung und Abbildung auf S. 330—336.)

Wenn nach unserer Annahme Kernmasse und Erbmasse ein und dasselbe sind, so würde sich aus dem Prozeß der Reduktionsteilung die Folgerung notwendig ergeben, daß die Erbmasse bis zu einem gewissen Grade teilbar ist, ohne ihre Eigenschaft, aus sich das Ganze zu reproduzieren, zu verlieren. Es fragt sich, inwieweit sich diese Auffassung rechtfertigen läßt. WEISMANN und O. HERTWIG, welche beide die Notwendigkeit einer Massenreduktion betonen, sind hierbei zu verschiedenen Auffassungen gekommen.

In seiner Ahnenplasmatheorie geht WEISMANN von der Voraussetzung aus, daß in der Erbmasse sich die väterlichen und die mütterlichen Anteile getrennt erhalten und Einheiten bilden, die er Ahnenplasmen nennt. Für dieselben nimmt er einen sehr verwickelten Bau und eine Zusammensetzung aus ungemein zahlreichen, biologischen Einheiten an. Bei jeder neuen Befruchtung kommen nun immer zahlreichere Ahnenplasmen zusammen. Wenn wir uns an den Anfang des ganzen Befruchtungsprozesses zurückversetzen, so müssen schon bei der zehnten Generation 1024 verschiedene Ahnenplasmen in die Zusammensetzung der Erbmasse eingegangen sein. Damit aber die Gesamtmasse der letzteren bei jeder Befruchtung nicht auf das Doppelte anwachse, läßt WEISMANN auf den Anfangsstufen des Befruchtungsprozesses die Ahnenplasmen teilbar sein und jedesmal auf die Hälfte verkleinert der folgen-



den Generation überliefert werden. „Zuletzt aber muß einmal“, so wird weiter gefolgert, „eine Grenze dieser steten Verkleinerung der Ahnenplasmen erreicht werden, und zwar dann, wenn die Substanzmenge, welche nötig ist, damit alle ‚Anlagen‘ des Individuums darin enthalten sein können, ihr Minimum erreicht hat.“ Von diesem Zeitpunkt an, der übrigens bei niederen, sich rasch vermehrenden Organismen in wenigen Jahren erreicht sein würde, müßte infolge der nicht mehr möglichen Verkleinerung der Ahnenplasmen wieder eine Summierung der Erbmassen durch jede neue Befruchtung herbeigeführt werden, wenn nicht eine neue Einrichtung getroffen würde. Eine solche findet WEISMANN darin, daß jetzt bei der Reife der Geschlechtsprodukte vor der Befruchtung jedesmal die Hälfte der Ahnenplasmen aus der Erbmasse ausgestoßen werde (Polzellenbildung). Anstelle der Teilbarkeit der einzelnen Ahnenplasmen tritt also von dem Zeitpunkt an, wo sie zu nicht mehr teilbaren Einheiten geworden sind, die Teilbarkeit der Zahl der Ahnenplasmen.

So gestaltet sich nach den Annahmen von WEISMANN die Erbmasse zu einem außerordentlich komplizierten Mosaikwerk, zusammengesetzt aus zahllosen, ihrer Natur nach unteilbaren und mit anderen nicht mischbaren Einheiten, den Ahnenplasmen, von denen jedes wieder zusammengesetzt ist aus zahlreichen Anlagen, die zur Hervorbringung eines vollständigen Individuums notwendig sind. Demnach würde jede Erbmasse ihrer Zusammensetzung nach zahllose Individuen aus sich hervorbringen müssen, wenn jedes Ahnenplasma aktiv werden könnte. Das Wesen des Befruchtungsvorganges gestaltet sich zu einer Eliminierung und Neuersetzung von Ahnenplasmen. Eine weitere Konsequenz der Ahnenplasmatheorie ist die Häufung gleichwertiger Anlagen in der Erbmasse. Denn als Glieder einer Art sind die zeugenden Individuen einander in ihren Eigenschaften, von geringen individuellen Nüancen abgesehen, wesentlich gleich. Alle Ahnenplasmen müssen daher wesentlich dieselben Anlagen enthalten. Dieselben Anlagen werden in der Erbmasse so vielfach vertreten sein, als die Zahl der Ahnenplasmen beträgt, wobei die meisten einander gleich sind, einige diese oder jene Nüancedarbieiten. Alle diese gleichartigen oder nüancierte Anlagen aber würden in keiner direkten Beziehung zueinander stehen, da sie bei der angenommenen Unteilbarkeit der Ahnenplasmen notwendige Bestandteile derselben bleiben müssen.

Durch die Ahnenplasmatheorie von WEISMANN wird die Frage der Vererbung anstatt vereinfacht, kompliziert gemacht, und dies lediglich der Annahme zuliebe, daß die väterlichen und die mütterlichen Erbmassen nicht miteinander mischbar seien.

Wir sehen ein Verdienst der WEISMANNschen Konstruktion darin, gezeigt zu haben, zu welchen Schwierigkeiten gerade diese Annahme führt. Sie ist aber völlig überflüssig; weder NÄGELI noch DE VRIES machen sie, setzen vielmehr eine Mischbarkeit der in den zwei Erbmassen enthaltenen Einheiten voraus. Auch wir ziehen vor, uns den Prozeß erblicher Übertragung so vorzustellen, daß die Anlagen väterlicher und mütterlicher Herkunft sich nach der Befruchtung nicht als zwei getrennte unveränderliche Udioplasma-komplexe forterhalten, sondern sich in irgendeiner Weise zu einer Mischanlage durch Verkoppelung gleichwertiger

korrespondierender Bioblasten (Gene), also durch Bildung von „Anlagenpaaren“ vereinigen. Man vergleiche hierüber die MENDELSche Theorie.

Wie läßt sich dann bei dieser Voraussetzung die durch die geschlechtlichen Zeugungsakte bedingte Summierung der Erbmasse verhindern? Wir glauben, daß sich nicht die geringste Schwierigkeit erhebt, wenn wir außer der gewöhnlichen Teilbarkeit, die durch das Wachstum und die in seiner Folge eintretende Selbstteilung der Bioblasten veranlaßt wird, noch eine zweite Möglichkeit annehmen, die ganze Erbmasse in zwei Hälften zu zerlegen, die sich im wesentlichen gleichen oder nur durch kleinere Varianten voneinander unterschieden sind. Es brauchen ja nur die Anlagenpaare, die sich infolge der Befruchtung durch Verkopplung gleichwertiger korrespondierender Bioblasten in der Erbmasse zu irgendeiner Zeit und in irgendeiner Weise gebildet haben, wieder getrennt und auseinandergeführt zu werden, um Platz für neues Idioplasma einer folgenden Befruchtung zu schaffen, ohne daß es durch sie zu einer Summation der Erbmasse kommt. Dann ist aber eine Reduktion, ohne die Natur des Idioplasmas selbst wesentlich zu verändern, selbstverständlicherweise möglich in der Art, wie sie bei der Reife der Geschlechtsprodukte beobachtet wird. Bei dieser Auffassung, die in den MENDELSchen Experimenten eine Stütze findet und bei ihrer Besprechung noch einmal erörtert werden wird (S. 420—430), sind weitere komplizierte Hilfs-hypothesen überflüssig.

Um die sogenannten Rückschläge bei der Vererbung zu erklären, kommt man auch ohne die Annahme von Almenplasmen aus; denn wie später gezeigt werden wird, können sich Anlagen latent erhalten.

#### 4. Experimentelle Beweise für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen.

##### a) Ein durch Bestrahlung der männlichen und weiblichen Keimzellen geführter Beweis.

Wie schon an anderer Stelle hervorgehoben wurde, ruft Bestrahlung der männlichen und weiblichen Keimzellen mit Radium und Mesothorium allmählich im Verlauf des Entwicklungsprozesses hervortretende Störungen hervor, deren Größe in einer gewissen Proportion zu der Stärke des angewandten Präparates und der Dauer seiner Einwirkung steht. Daher wurde bereits früher der Entwicklungsprozeß als ein außerordentlich feines Reagens für die Beurteilung der auf die Keimzellen ausgeübten Radiumwirkung bezeichnet. Bei Versuchen, die an *Rana fusca* und anderen Amphibien von OSCAR und GÜNTHER HERTWIG vorgenommen wurden, sind Ergebnisse gewonnen worden, die sich als eine experimentelle Beweisführung zugunsten der Idioplasma-makernhypothese verwerthen lassen.

Da die in Entwicklung tretenden Keime der Wirbeltiere aus der Verschmelzung zweier Komponenten, der Ei- und Samenzelle, hervorgegangen sind, können vier verschiedene Arten von Experimenten bei der Bestrahlung ausgeführt werden. Zur bequemeren Verständigung sind sie als A-, B-, C- und D-Serie unterschieden worden. In der A-Serie wird die Bestrahlung nach der Vereinigung von Ei- und Samenfadern während des Beginns der Zweiteilung des befruchteten Keimes vorge-

nommen. In der B-Serie wird die Samenzelle allein bestrahlt und zur Befruchtung eines unbestrahlten, also normalen Eies verwandt. Die C-Serie liefert das Gegenstück hierzu, indem jetzt umgekehrt die Eizelle vor der Befruchtung bestrahlt und mit normalen Samenfäden befruchtet wird. In der D-Serie werden beide Komponenten für sich bestrahlt und dann durch Vornahme der Befruchtung untereinander verbunden.

Fig. 325.



Fig. 326.



Fig. 325 und 326. 5 Tage alte Radiumlarve (Fig. 325) und zugehörige gleichaltrige Kontrolle (Fig. 326). Nach O. HERTWIG. Das Ei von Fig. 325 wurde mit Samenfäden befruchtet, die 50 Minuten mit Radium bestrahlt worden waren.

Im allgemeinen betrachtet, äußern sich die durch Radiumstrahlung hervorgerufenen Abweichungen vom normalen Entwicklungsprozeß in einer Verlangsamung der Zellteilungen und in dem verspäteten Eintritt einzelner Gestaltungsprozesse, bei höheren Graden der Radiumwirkung in einem mehr oder minder frühen Stillstand der Entwicklung am 2., 3., 4. oder 5. Tage, mit einer ausgesprochenen Tendenz der Zellen zum Zerfall; daher schließt sich denn auch stets an den Stillstand der Entwicklung bald der Tod des Keimes an. Aber auch bei längerer Dauer der Entwicklung stellen sich mannigfache Abweichungen von der Norm in der

Bildungsweise der Organe ein, von denen nur wenige eine Ausnahme machen. Wir erwähnen den mehr oder minder gestörten Verlauf der Gastrulation mit seinen Folgeerscheinungen, wie der Spina bifida, die pathologische Entwicklung des Zentralnervensystems, z. B. Anencephalie, ferner mangelhafte Ausbildung des Herzens, der Gefäße und des Blutes, Verkümmern der Kiemen, Geschwulstbildungen in manchen Bezirken der Haut (Fig. 327), Bauchwassersucht, Zwergbildung der Larven (Fig. 325 und 326) usw. Was

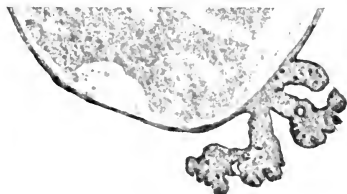


Fig. 327. Schnitt durch die Bauchhaut mit zottigen Exkreszenzen einer 7 Tage alten Froschlarve. Sie stammt von einem Ei, das vor der Befruchtung 2 Stunden mit Radium und dann mit unbestrahltem Samen befruchtet worden ist. C-Serie. Nach GÜSTHER HERTWIG.

aber für die jetzt zu entscheidende Frage ganz besonders ins Gewicht fällt, es liefert die Bestrahlung bei Verwendung desselben Radiumpräparates und bei gleicher Zeitdauer sehr verschiedene Ergebnisse, je nachdem es sich um Versuche der A-, B- oder C-Serie handelt. In der A-Serie ist die Schädigung eine viel erheblichere als in den beiden anderen. So entwickeln sich z. B. unter den gleichen Versuchsbedingungen Eier, wenn sie mit einem Präparat von 7,4 mg reinen Radiumbromids während einer Stunde bestrahlt werden, nur bis zum Stadium der Keimblase, um dann abzusterben

und nur 37 Stunden; in der C-Serie dagegen geht die Entwicklung noch über diese Zeit Tage und selbst eine Woche lang weiter, und es entstehen Larven, die zwar mehr oder minder stark pathologisch, aber doch instande sind, alle Organe, Nervenrohr, Sinnesorgane, Chorda, Muskelsegmente, Herz, Vorniere, Kiemen, Haftnäpfe usw. zu bilden. Man muß daher sagen, daß in der C-Serie das bestrahlte Ei durch die Befruchtung mit einem gesunden Samenfaden in einer sehr erstaunlichen Weise aufgefrischt und verjüngt wird; denn durch ihn erhält es wieder das verlorene Vermögen, sich unter Ausbildung aller Organe weiter zu entwickeln. Erstaunlich ist diese Wirkung, wenn man den geradezu enormen Unterschied zwischen der bestrahlten und der nicht bestrahlten Substanzmasse berücksichtigt. Denn der winzige Samenfaden ist, wenn wir uns eines Vergleiches bedienen wollen, im Verhältnis zum großen Froschei eine so verschwindend kleine Substanzmenge, wie ein einzelnes Weizenkorn in einem mehrere Zentner schweren, mit Weizenkörnern gefüllten Sack. Daher kann es auch nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß der Samenfaden aus einer sehr wirkungsvollen Substanz bestehen muß, wenn er die Schädigung der Radiumbestrahlung in der millionenfach größeren Masse des Eies in so hohem Grade zu überwinden vermag. Seine Wirkung hört aber sofort auf, wenn er ebenfalls bestrahlt worden ist; daher denn die Ergebnisse in der A- und D-Serie ganz genau übereinstimmen.

In ebenso überraschender Weise tritt die Wirksamkeit der Substanz des Samenfadens in der B-Serie hervor. Denn ein von Haus aus gesundes Ei wird durch die Befruchtung mit einem bestrahlten Samenfaden in demselben Grade radiumkrank gemacht, wie in der C-Serie ein bestrahltes, aber normal befruchtetes Ei. Es macht also im Endergebnis keinen bemerkenswerten Unterschied aus, ob das Ei vor der Befruchtung bestrahlt und mit einem gesunden Samenfaden befruchtet, oder ob umgekehrt das gesunde Ei mit einem bestrahlten Samenfaden befruchtet wurde. Beide Keimzellen verhalten sich daher in bezug auf ihre Fähigkeit, die Radiumwirkung auf das Zeugungsprodukt zu übertragen und auf den Verlauf des Entwicklungsprozesses dadurch einzuwirken, als durchaus gleichwertige Faktoren.

Durch einen Vergleich der B- mit der C-Serie geht wohl zunächst das eine klar hervor, daß irgendwelche Veränderungen, die eventuell durch die Bestrahlung im Protoplasma und im Nahrungsdotter hervorgerufen worden sind, nicht der Faktor sein können, auf den sich die Radiumkrankheit des Entwicklungsproduktes zurückführen läßt. Denn dann müßte ja die Entwicklung in der C-Serie vieltausendmal schlechter als in der B-Serie ausfallen. Wie sollte unter diesen Umständen in der C-Serie die gesunde Substanz des Samenfadens überhaupt nur zur Wirkung gelangen können, da sie Protoplasma- und Nahrungsdotter so gut wie gar nicht besitzt und ihre geringe Menge eine so homöopathische Dosis ist, daß sie sich bei ihrer Verteilung im Ei wie ein Tropfen im Meer spurlos verlieren würde.

Dagegen bietet sich für alle in den Experimenten beobachteten Verhältnisse sofort eine einfache Erklärung durch die Annahme dar, daß die Kernsubstanzen, deren Äquivalenz in den weiblichen und männlichen Keimzellen eine feststehende Tatsache ist, durch die Radiumstrahlen verändert werden und dadurch die eigentümlichen Erscheinungen

in ihrer großen Mannigfaltigkeit beim Entwicklungsprozeß verursachen. Die unverhältnismäßig große Wirkung, die ein kleiner Samenfaden ausübt, hat durchaus nichts Wunderbares mehr, wenn man berücksichtigt, daß die im Samenkern enthaltene Substanz das Vermögen besitzt, im Ei zu wachsen und sich auf dem Wege der Karyokinese periodisch zu vermehren. Denn die Fähigkeit des Chromatins zur Vermehrung und Teilung wird, solange die Radiumbestrahlung ein bestimmtes Maß der Intensität und Dauer nicht übersteigt, nicht zerstört. Durch Wachstum und Teilung wird daher die radiumkranke Substanz des Samenkerns schließlich im gesamten Eihalt verteilt und jeder Embryonalzelle zugeführt; es wird so ohne weiteres verständlich, daß sie, trotzdem sie nur eine homöopathische Dosis im bestrahlten Samenfaden darstellt, schließlich die mehr als tausendmal größere Masse des Eies im Entwicklungsprozeß vergiftet. Sie wirkt, wenn wir uns eines früher ge-

Fig. 328.

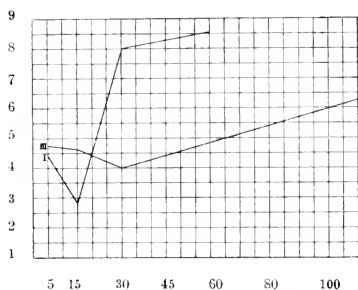
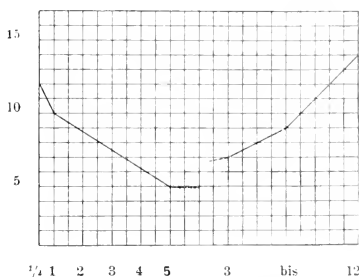


Fig. 329.



Die zwei Kurven auf der Figur 328 zeigen, wie lange sich Froscheier, die vor der Befruchtung 5 oder 15 oder 30 Minuten, 1 oder 2 oder mehr Stunden mit Radium I bzw. II bestrahlt und dann mit unbestrahlten Samenfäden befruchtet worden sind, im Durchschnitt entwickelt haben. Die Dauer der Bestrahlung ist als Abszisse, die Länge der durchschnittlichen Entwicklungsdauer bis zur Konservierung als Ordinate genommen. Die Dauer der Bestrahlung ist in Minuten (5, 15, 45, 60, 80, 100), die Länge der Entwicklung in Tagen (1—9) angegeben. Bei Kurve I ist ein Radiumpräparat I von 7,4 mg reines Radiumbromid, bei Kurve III ein Radiumpräparat III von 2,0 mg reines Radiumbromid benutzt worden. Nach GÜNTHER HERTWIG.

Die Fig. 329 gibt den Anfangs- und den Endabschnitt einer zusammengehörigen Kurve von der Entwicklung von Froscheiern, die mit Samenfäden befruchtet wurden, die  $\frac{1}{2}$ , 1 bis 5 Minuten oder 3 bis 12 Stunden mit Mesothorium von einer Aktivität von 55 mg bzw. 30 mg reines Radiumbromid bestrahlt worden waren. Die Dauer der Bestrahlung der Samenfäden ist als Abszisse, die Länge der durchschnittlichen Entwicklungsdauer der Eier als Ordinate genommen. Im linksstehenden Abschnitt der Kurve ist die Dauer der Bestrahlung in Minuten ( $\frac{1}{2}$ , 1 bis 5), im rechtsstehenden Abschnitt der Kurve in Stunden (3 bis 12) angegeben; die Dauer der Entwicklung ist für beide Abschnitte der Kurve in Tagen (5 bis 15) angegeben. Nach O. HERTWIG.

brauchten, die Sachlage gut aufklärenden Vergleiches bedienen, wie ein Contagium vivum, wie ein Bakterium, wenn es im tierischen Körper eine Infektionskrankheit verursacht. Ein einzelner Milzbrandbacillus, durch eine Wunde in den menschlichen Körper eingeführt, ist ein sehr harmloser Eindringling, solange er sich nicht vermehrt. Auch wenn er einem allergiftigsten Stamm angehört, kann er durch seine chemischen Eigenschaften allein auch nicht die geringste Krankheit hervorrufen, solange

er verhältnißmäßig lebt; dagegen vernichtet er in wenigen Tagen das Leben, wenn er insofern die Vermehrung einer Nachkommenschaft erzeugt hat, welche nur dem Blute alle Organe und Gewebe des erkrankten Tieres überseht.

Bei unserer Annahme wird aber nicht nur die große Wirkung des bestrahlten Samenfadens auf das gesunde Ei, sondern ebenso der gleiche Anfall der Ergebnisse von der B- und C-Serie erklärt. In dem einen wie in dem anderen Experiment besteht ja der bei der Befruchtung aus *Amphimixis* hervorgegangene Keimkern aus je einer Komponente gesunder und einer Komponente radiumkranker Substanz, welche zusammen den Verlauf der Entwicklung bestimmen. Ob hierbei die gesunde oder die radiumkranke Substanz vom Ei- oder Samenkern abstammt, kann doch wohl für den Ausfall des Entwicklungsproduktes keinen großen Unterschied ausmachen.

Einen noch viel schlagenderen Beweis für die Richtigkeit der oben aufgestellten Ansicht liefern die Experimente der A-, B- und C-Serie, wenn sie in größerer Anzahl entweder mit schwächeren und stärkeren Präparaten oder bei Verwendung des gleichen Präparates mit verschiedener Dauer der Bestrahlung ausgeführt werden. Für die A-Serie ergibt sich hierbei die leicht verständliche Regel: Die Bestrahlung des befruchteten Eies während des ersten Furchungsstadiums schädigt die Entwicklung um so mehr und bringt sie um so früher zum Stillstand, je stärker das verwandte Radiumpräparat und die Dauer seiner Einwirkung ist.

Dagegen liefert die verschieden starke und verschieden lange Bestrahlung in der B- und C-Serie ein viel komplizierteres und ein viel merkwürdigeres Ergebnis, das sich unter dem Bilde einer abfallenden, dann aber wieder aufsteigenden Kurve darstellen läßt (s. Fig. 328 und 329).

Nur der abfallende Teil der Kurve entspricht der für die A-Serie gültigen Regel; dann aber gestaltet sich von einem Tiefpunkt der Kurve an die Entwicklungsfähigkeit des Eies bei weiterer Steigerung der Radiumwirkung auf eine der beiden Komponenten in der B- und C-Serie in ganz auffälliger Weise besser, so daß die Larven ein Alter von 2, 3 Wochen und mehr erreichen und alle Organe: Zentralnervensystem, Auge, Ohr, Skelett, Muskulatur in wesentlich normaler Weise ausbilden. Nur ihre geringere Größe (Fig. 330) im Vergleich zur normalen Larve (Fig. 331), sowie eine fast nie fehlende Bauchwassersucht und ein lähmungsartiger Zustand deuten auch dann noch deutlich auf ihre Abstammung von einem radiumkranken Keime hin.

Zur Erklärung des scheinbaren Widerspruchs, der darin liegt, daß bei fortgesetzter Steigerung der Radiumwirkung, also bei Verstärkung der krankmachenden Ursache, der abfallende Teil der Kurve schließlich wieder in eine steil aufsteigende Richtung übergeht, daß also die Entwicklung, anstatt weiter verschlechtert zu werden, im Gegenteil viel besser wird, ist folgendes biologische Moment zu berücksichtigen. Es besteht in bezug auf die Kernsubstanz ein sehr wichtiger Unterschied zwischen der A-Serie einerseits und der B- und C-Serie andererseits. In der A-Serie wird die gesamte Kernsubstanz des befruchteten Eies entsprechend der Dauer und Intensität der Bestrahlung weniger oder stärker radiumkrank gemacht. In der B- und C-Serie dagegen setzt sich die Kernsubstanz aus einer

normalen und einer radiumkranken Komponente zusammen, da entweder nur der Kern des Samenfadens oder des unbefruchteten Eies bestrahlt worden ist. Daher wird von dem Zusammenwirken beider das Maß der Entwicklungsfähigkeit des Eies bestimmt. Jedenfalls handelt es sich hier um einen komplizierteren Prozeß als in der A-Serie. Dieser findet in der Eigentümlichkeit der Kurvenbildung in der B- und C-Serie einen für uns wahrnehmbaren Ausdruck und ist in folgender Weise leicht zu erklären:

Solange die bestrahlte Kernsubstanz noch die Fähigkeit besitzt, wie die gesunde zu wachsen und sich durch Karyokinese in Teilhälften zu zerlegen, wird sie beim Furchungsprozeß auch allen Embryonalzellen als Beigabe zur gesunden Kernsubstanz überliefert werden. Unter diesen Verhältnis wird die Schädigung der Embryonalzellen wachsen, je mehr die bestrahlte Hälfte der Kernsubstanz, entsprechend der Intensität und Dauer der Bestrahlung, radiumkrank geworden ist. So er-

Fig. 330. 12 Tage alte Radiumlarve. Das Ei wurde von Samenfäden befruchtet, die 12 Stunden lang mit Radium I (Aktivität von 7,5 reinem Radiumbromid) bestrahlt worden waren. Nach O. HERTWIG.



Fig. 331. Die zu Fig. 330 gehörige, gleichalterige Kontrolllarve. Nach O. HERTWIG.

klärt sich der absteigende Teil der Kurve in prinzipiell derselben Weise wie in der A-Serie.

Nun ist es aber auch eine feststehende Tatsache, daß bei größerer Steigerung der Radiumwirkung die Kernsubstanz schließlich so verändert und geschädigt wird, daß Wachstum und Teilbarkeit äußerst verlangsamt und schließlich ganz aufgehoben werden. Der Beweis hierfür ist durch Bestrahlung der für solche Untersuchungen besonders geeigneten Kernteilungsfiguren von *Ascaris megaloccephala* und durch Experimente mit Seeigeleiern (s. S. 362) direkt geführt worden. Von diesem Punkt an schaltet sich die radiumkranke Kernsubstanz als schädigendes Agens gewissermaßen von selbst aus dem Verlauf der Entwicklung aus, wie ein *Contagium vivum*, das durch ärztliche Eingriffe oder durch Selbsthilfe des Körpers, durch Schutzstoffe, durch Phagozyten usw. bei gewissen Krankheiten unschädlich gemacht wird. Der Vergleich läßt sich noch weiter durchführen. Denn wie bei Vernichtung der Infektionserreger die bis zu einem Höhepunkt gelangte Krankheit in mehr oder minder vollkommene Heilung übergeht, so verbessert sich auch in unserem Falle die Entwicklung in der B- und C-Serie. Befreit von der kranken und teilungsunfähig gewordenen, bestrahlten Kernsubstanz, kann jetzt die noch vorhandene gesunde Hälfte, die in der B-Serie vom Eikern, in der C-Serie vom Samenkern abstammt, ungehemmt in

Aktion treten und die Eientwicklung wieder günstiger gestalten. Eine Entwicklung aber, bei welcher die Teilung der Eizelle von Kernen besorgt wird, die entweder nur mütterliches oder nur väterliches Chromatin enthalten, ist eingeschlechtlich oder, wenn die Entwicklung von einer Eizelle ausgeht, parthenogenetisch.

Nach diesen Ausführungen läßt sich das Schlußergebnis unserer Betrachtung dahin zusammenfassen, daß sich der bei extremen Radiumwirkungen zu beobachtende aufsteigende Teil der Kurve aus einer parthenogenetischen Entwicklung erklärt, hervorgerufen durch eine frühzeitige, teilweise oder vollständige Elimination des erkrankten, bestrahlten Chromatins. Es handelt sich also bei dem eigentümlichen Verlauf der Experimente in der B- und C-Serie gewissermaßen um eine Sanierung der Embryonalzellen dadurch, daß ihren Kernen das bestrahlte Chromatin nicht mehr beige mischt wird, weil es durch zu intensive Bestrahlung seine Vermehrungs- und Teilfähigkeit verloren hat. Mit einem Wort: Um die eigentümlichen Ergebnisse der B- und C-Serie zu verstehen, muß man berücksichtigen, daß hier zwei Chromatinarten, eine gesunde und eine kranke, nebeneinander vorhanden sind und daß das kranke Chromatin das gesunde in der Entwicklung nur so lange intensiver schädigen kann, als es sich vermehrt und auf alle Embryonalzellen als *Contagium vivum* übertragen wird (absteigender Teil der Kurve,) daß dagegen das gesunde Chromatin in der Entwicklung um so mehr zur Geltung kommt, je früher das kranke bei höheren Graden der Bestrahlung unwirksam gemacht wird (aufsteigender Teil der Kurve).

Daß ein so auffälliges und kompliziertes Verhältnis wie die Kurvenbildung in der B- und C-Serie durch unsere Theorie, nach welcher die Kernsubstanz durch die Radiumstrahlung in erster Linie geschädigt wird, überhaupt erklärt werden kann, ist wohl der beste Beweis für ihre Richtigkeit.

b) Ein weiterer experimenteller Beweis durch Veränderung der Kernplasmarelation in der bastardierte Eizelle.

Ein anderer Weg, die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen nachzuweisen, ist von HERBST und BOVERI mit Erfolg eingeschlagen worden. Das Kreuzungsprodukt der beiden Seeigelarten *Sphaerechinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ trägt schon als *Pluteus* gemischte väterliche und mütterliche Larvencharaktere besonders deutlich an seinem Kalkskelett zur Schau; jedoch ist der Ausbildungsgrad der Mischecharaktere erheblichen Schwankungen unterworfen, so daß mitunter fast rein mütterlich oder rein väterlich aussehende Bastardlarven entstehen. Äußere Einflüsse, wie die Temperatur, innere Faktoren, wie z. B. der Reifegrad der Gameten nach KÖHLER, spielen bei der größeren Mutter- oder Vaterähnlichkeit der Bastarde eine Rolle, ohne daß wir jedoch den Zusammenhang klar übersehen. HERBST stellte sich nun die Aufgabe, festzustellen, ob quantitative Veränderungen der Kern- und Plasmasubstanzen des Eies die Vererbungsrichtung zu verschieben imstande seien, und suchte so die Frage zu lösen, inwieweit der Kern oder das Plasma rein quantitativ an der Übertragung der spezifisch mütterlichen Eigenschaften beteiligt ist.

Als Ausnahmebefund trifft man ab und zu beim Seeigel unter vielen hundert Eiern auch einige Eier, die durch ihre besondere Größe sich auszeichnen. Wie HERBST und sein Schüler BIERENS DE HAAN fest-



gestellt haben, enthalten diese Rieseneier sowohl die doppelte Menge an Eiplasma wie an Kernsubstanz im Vergleich zu den gewöhnlichen, normal großen Eiern. Wahrscheinlich sind sie durch Verschmelzung zweier Eizellen zu einer Riesenzelle entstanden. Als HERBST nun diese Rieseneier von *Sphaerechinus* mit *Strongylocentrotus*-samen bastardierte, fand er, daß die aus ihnen sich entwickelnden Bastardplutei erheblich mütterähnlicher waren als diejenigen aus normalen Eiern desselben Weibchens. Hieraus läßt sich der Schluß ziehen, daß das Vererbungs-substrat bei Echiniden quantitativ wirkt, d. h. um so stärker, je mehr die Quantität an Eisubstanz die Spermasubstanz übertrifft. Zu diesem Ergebnis kam auch BOYERL, der gleichzeitig mit HERBST Rieseneier bastardierte; er konnte aber weiter den Beweis erbringen, daß quantitative Veränderung des Eiplasmas allein keine Verschiebung der Vererbungsrichtung zur Folge hat, indem er normale Eier und solche Eier, bei denen es durch Schütteln zu einer Abschmürung und damit zu einem Verlust von Eiplasma gekommen war, bastardierte und die Vererbungsrichtung durch den Plasmaverlust nicht beeinflußt fand. Wenn demnach die bastardierten Rieseneier trotzdem deutlich mütterähnlichere Plutei liefern, so kann nicht die quantitative Veränderung des Eiplasma, sondern allein die Vermehrung der Eisubstanz die Ursache hierfür sein.

In seinen zahlreichen Vererbungsstudien hat HERBST nun auch direkt positiv den Beweis erbringen können, daß die größere Quantität an mütterlicher Kernsubstanz die Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite hin verschiebt. Durch Fettsäuren oder Kohlensäure gab er den *Sphaerechinuseiern* einen Anstoß zur Parthenogenese und besamte dann diese so vorbehandelten Eier mit *Strongylocentrotus*-sperma. Im XI. Kapitel sind diese Versuche von HERBST schon besprochen worden. Für die vorliegende Frage sind folgende Ergebnisse von besonderem Interesse, über die sowohl HERBST als sein Schüler HINDERER in sehr sorgfältigen Untersuchungen berichtet haben. Durch die Vorbehandlung der Eier mit Säuren beginnt der Eikern zu wachsen und Chromosomen auszubilden; er entwickelt aber nicht wie bei der normalen Teilung einen typischen Dyaster, vielmehr einen Monaster, da das Centriol ungeteilt bleibt. Wenn dann der Kern wieder die Ruheform annimmt, so sind nicht zwei Tochterkerne entstanden, sondern die geteilten und dadurch verdoppelten Chromosomen haben sich wieder alle zu einem einheitlichen Kernbläschen vereinigt; der Eikern ist somit aus einem haploiden zu einem diploiden geworden. Wenn nun ein solelar diploider Eikern von *Sphaerechinus*, der gegen die Norm die doppelte Kernmenge besitzt, mit einem gewöhnlichen haploiden Spermakern von *Strongylocentrotus* verschmilzt, so entstehen triploidkernige Bastardlarven, die in ihren Kernen  $\frac{2}{3}$  mütterliches und nur  $\frac{1}{3}$  väterliches Chromatin führen. Wie HERBST und HINDERER nun nachweisen konnten, sind diese triploiden Bastardlarven ausgesprochen mütterähnlicher als diploide Kontrollbastardlarven aus unbehandeltem Einmaterial desselben Individuums; ein deutlicher Beweis, daß eine quantitative Vermehrung der mütterlichen Kernsubstanz eine Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Richtung bedingt. Durch derartige Untersuchungen ist also, wie BOYERL in seiner letzten, nach seinem Tode veröffentlichten Arbeit sagt, der Beweis erbracht, „daß die Übertragung der spezifisch mütterlichen Eigenschaften nicht durch das Eiplasma, sondern durch den Eikern erfolgt“.

## Zweiter Abschnitt.

## Neue Grundlagen auf physiologischem Gebiet.

## Die Mendelschen Regeln.

Sehr wichtige Einblicke in den Zustand, in dem sich die durch Befruchtung vereinten Anlagekomplexe zweier Eltern in dem Zeugungsprodukt befinden und in ihm zur Wirksamkeit kommen, sowie in die Art und Weise, in der sie dann weiter auf die nächsten und überhaupt auf die folgenden Generationen übertragen werden, sind uns durch Bastardierungsversuche und durch das genaue Studium der Bastarde während vieler Generationen verschafft worden. Bahnbrechend auf diesem Gebiete der Vererbungslehre ist zuerst GREGOR MENDEL vorangegangen. In genialer Weise stellte er Bastarde von Erbsensorten her, deren Nachkommen er durch viele Generationen hindurch in Reinzucht verfolgte und einem genauen Studium unterwarf. Er gelangte durch scharfsinnige

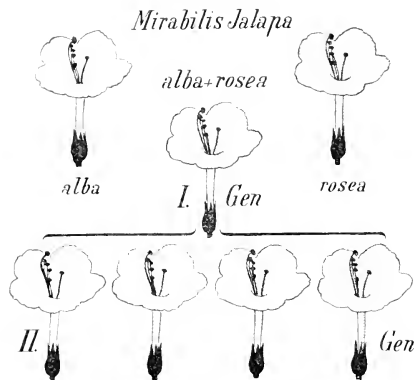


Fig. 332. *Mirabilis Jalapa* *alba* + *rosea* mit den Eltern. Zwei Generationen I und II. Schematisiert. Nach CORRENS.

Zusammenfassung und Deutung seiner Befunde zu einigen allgemeinen Ergebnissen, die jetzt als die MENDELSCHEN Regeln oder Gesetze bezeichnet werden. Sie wurden in den Jahren 1865 und 1869 veröffentlicht, fanden aber zu seinen Lebzeiten nicht das richtige Verständnis und blieben längere Zeit unbeachtet; sie mußten daher gleichsam wieder von neuem entdeckt werden. Es geschah dies fast gleichzeitig im Jahre 1900 durch drei Botaniker, die sich unabhängig voneinander mit Bastardierungsexperimenten beschäftigt hatten, durch DE VRIES, C. CORRENS

und E. TSCHERMAK. Seitdem ist das neu erschlossene Forschungsgebiet von vielen Seiten erfolgreich bearbeitet worden, wie von Botanikern so auch von Zoologen und Embryologen: BATESON, CUENOT, ALLEN, CASTLE, PARBISCHIRE, MORGAN, STANDFUSS, DAVENPORT, GOLDSCHMIDT, BAUR, ARNOLD LANG, HAACKE, POLL u. a. Auf tierischem Gebiet wurden besonders Bastarde von verschiedenen Rassen der Maus, des Kaninchens, des Meerschweinchens, des Huhns, ferner Bastarde von Schnecken, Fliegen und Schmetterlingen beobachtet.

Von dem reichen Untersuchungsmaterial können nur die wichtigsten Ergebnisse in dem vorliegenden Lehrbuch kurz zusammengefaßt werden.

Je nachdem sich die Rassen oder Varietäten einer Pflanzen- und Tierart, die zum Bastardierungsversuch benutzt werden, nur durch ein einziges Merkmal oder durch zwei oder viele voneinander unterscheiden, hat DE VRIES die durch ihre Verbindung gewonnenen Bastarde als Monohybride, als Dihybride und als Polyhybride bezeichnet.

Das Studium der Monohybriden ist einfacher und ergibt viel durchsichtiger Resultate, weil das Verhalten von einem Merkmalspaar sich bei den Bastarden und den wieder von ihnen gezeuhteten Nachkommen leichter verfolgen läßt, als in den Fällen, wo es sich um viele Merkmale handelt. Wir wählen zwei Beispiele, die CORRENS in seinem Vortrag über Vererbungsgesetze benutzt hat, 1. einen Bastard zwischen *Mirabilis Jalapa alba* und *rosea* und 2. einen Bastard zwischen *Urtica pilulifera* und *Urtica Dodartii*.

Die beiden Varietäten der *Mirabilis Jalapa* unterscheiden sich nur in der Farbe der Blüten, die bei der einen weiß, bei der anderen rot ist (Fig. 332). Die beiden Brennnesseln dagegen variieren in der Form der Blätter; die eine hat stark gezähnte (*Urtica pilulifera*), die andere hat fast glattrandige Blätter (*U. Dodartii*) (Fig. 333). Die zwei gewählten Beispiele sind zugleich lehrreich, weil sie uns zwei verschiedene Modifikationen, wie die Merkmale der Eltern auf den Bastard übertragen werden können, also zwei Unterarten der Vererbung, vor Augen führen.

Durch die Verbindung von *Mirabilis Jalapa alba* und *rosea* entsteht ein Bastard, der zwischen beiden Eltern die Mitte einnimmt. Denn seine Blüten sind weder weiß noch rot, sondern hellrosa; die elterlichen Merkmale haben sich in diesem Fall zu einem intermediären Merkmal kombiniert, gleichsam miteinander vermischt. Derartige Bastarde werden daher auch als intermediäre bezeichnet.

Im zweiten Beispiel gleicht der Bastard (Fig. 333. I) vollkommen der einen Elternform, der *Urtica pilulifera*; er besitzt ebenfalls stark ge-

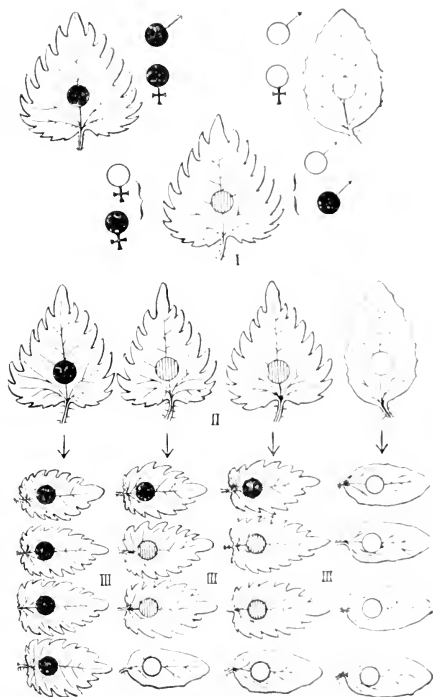


Fig. 333. Bastardierung von *Urtica pilulifera* (oben links) mit *U. Dodartii* (rechts). I. Generation, die, obwohl Mischling (graues Schild), ganz die prävalierende Blattform des *U. pilulifera* zeigt. Ihre Geschlechtszellen, gespalten in „weiß“ und „schwarz“, ergeben in der II. Generation auf eine auch später rein und konstant bleibende *U. pilulifera* (schwarzes Schild) und auf eine reine *U. Dodartii* (weißes Schild) je 2 Mischlinge. In der III. Generation sind die Abkömmlinge rechts und links konstant, die der mittleren Mischlinge sind weiter mendeled. Nach STRASBURGER.

zählte Blütem. Hier hat also die Eigenschaft des einen Elters die korrespondierende des anderen bei der Vererbung im Bastard ganz unterdrückt, sie hat gleichsam den Sieg über sie davongetragen. Zur Unterscheidung vom ersten Fall spricht man daher hier von Bastarden mit dominierendem Merkmal.

Um die bis jetzt erwähnten und noch weiter zu besprechenden Erscheinungen zur Idioplasmalehre in nähere Beziehung zu setzen, mögen einige allgemeine Bemerkungen an dieser Stelle zunächst ihren Platz finden. Da die Merkmale „weiße oder rote Blüten der Varietäten von *Mirabilis Jalapa*“, „gesägter oder glatter Blattrand der Varietäten von *Urtica*“ bei Reinzucht auf ihre Nachkommen mit Konstanz vererbt werden, muß in dem Idioplasma ihrer weiblichen und männlichen Geschlechtszellen ein unbekanntes Etwas enthalten sein, was in der Nachkommenschaft wieder die sichtbaren Merkmale „weiße und rote Blüten, gesägter und glatter Blattrand“ hervorruft. Indem wir auf die Ausführungen hinweisen, welche im Kap. XIII gemacht werden, wollen wir das unbekanntes Etwas als Anlage für „weiße oder rote Blüten“ usw. bezeichnen, wobei ich es dahingestellt sein lasse, durch welche materielle Beschaffenheit der Erbmasse die Anlage oder das Gen, wie man jetzt häufig sagt, repräsentiert ist.

Es unterscheiden sich nun Normalbefruchtung und Bastardbefruchtung dadurch voneinander, daß bei jener einander entsprechende gleichartige, väterliche und mütterliche Anlagen im kindlichen Idioplasma zu Paaren vereint sind, bei dieser aber eins, zwei oder mehr Anlagepaare vorkommen, deren Konstituanten voneinander abweichen, je nachdem es sich um Mono-, Di- oder Polyhybride handelt. So sind in den Anlagepaaren der oben als Beispiele benutzten Bastarde in einem Fall die Anlagen: „weiße und rote Blütenfarbe“, im anderen Fall die Anlagen „gesägter und glatter Blattrand“ zu Paaren kombiniert. Wie wir gesehen haben, können im weiteren Entwicklungsverlauf entweder beide Bestandteile des Anlagepaares sich zur Geltung bringen und so, wie im Fall *Mirabilis Jalapa*, einen intermediären Bastard liefern, oder die eine Anlage unterdrückt gleichsam die andere, so daß die Bastarde äußerlich vollkommen einem der Eltern gleichen. Im Anlagepaar wird dann die eine Anlage als die dominierende, die andere als die latente oder rezessive benannt.

Mit Fällen der letzteren Art hat MENDEL sich hauptsächlich bei seinen Experimenten beschäftigt; so hat er durch Kreuzung rotblühender mit weißblühenden Erbsen Bastarde erhalten, die nur wieder rote Blüten hervorbrachten und sich von dem einen Elter nicht unterschieden. Man bezeichnet daher nach ihm die Erscheinung, daß bei manchen Kreuzungen die Eigenschaft des einen Elters vollkommen über die entgegengesetzte des anderen dominiert, als die MENDELsche Prävalenzregel.

Mit welchem Recht, läßt sich hier die Frage aufwerfen, nimmt man an, daß im Bastard die unterdrückte Eigenschaft überhaupt noch als latente Anlage vorhanden ist, in der Bastardbrennessel mit gesägtem Blattrand die Anlage für glattrandige Blätter, in der rotblühenden Bastarderbse die Anlage für weiße Blütenfarbe? Auch hierfür hat MENDEL durch Experimente den schlagenden Beweis geführt, indem er die durch Kreuzung erhaltenen Bastarde auf dem Wege der Selbstbefruchtung durch viele Generationen hindurch weiterzüchtete und ihre Merkmale genau studierte. Er gelangte so zu seiner wichtigsten Entdeckung, die

von den neueren Forschern ebenfalls bestätigt und als die MENDEL'sche Spaltungsregel bekannt geworden ist. Es lassen sich nämlich die Bastarde, trotz streng durchgeführter Selbstbefruchtung, nicht als reine Formen weiterzüchten.

Halten wir uns wieder an die früher benutzten Beispiele. Beim Jalapabastard (Fig. 332 I. Gen.) zerfällt die aus der ersten Bastardgeneration (Fibialgeneration *F I*) gezüchtete *F II*-Generation (Fig. 332 II. Gen.) in drei verschiedene Formenkreise. Die Hälfte von ihnen gleicht wieder den zur Bastardierung benutzten Varietäten, und zwar  $\frac{1}{4}$  der Jalapa alba,  $\frac{1}{4}$  der Jalapa rosea; diese bleiben von jetzt ab bei getrennter Weiterzucht und Selbstbefruchtung in allen folgenden Generationen konstant, weißblühende bringen weißblühende, rotblühende stets wieder rotblühende Nachkommen hervor; die andere Hälfte dagegen trägt wieder in ihren hellrosa Blüten den Bastardcharakter zur Schau und liefert bei fortgesetzter Zucht eine Nachkommenschaft, die immer wieder nach dem Zahlenverhältnis 1:2:1 in die drei Formengruppen zerfällt; oder mit anderen Worten, es kommt neben zwei hybriden Exemplaren immer wieder je ein Exemplar der beiden ursprünglichen Stammformen zum Vorschein.

Die Formel für jede nächste Generation der Hybriden kann also lauten: 1 Stammform a, 2 Bastarde, 1 Stammform b.

Beim Bremnesselbastard (Fig. 333) fallen die Resultate auf den ersten Blick anscheinend etwas verschieden aus, erweisen sich aber bei genauere Prüfung als die gleichen. Scheinbar verschieden sind die Resultate insofern, als die aus dem Bastard I der *F I*-Generation durch Selbstbefruchtung erhaltene *F II*-Generation nur in zwei Formenkreise nach dem Zahlenverhältnis von 3:1 zerfällt. Drei Viertel der Nachkommen zeigen stark gezähnte Blätter, bei einem Viertel aber ist die latente oder rezessive Anlage wieder zur Geltung gekommen. Ihre Blätter sind mehr oder minder glattrandig wie bei der Stammform *Urtica Dodartii*. Dieses Viertel bleibt auch bei fortgesetzter Reinzucht in allen späteren Generationen konstant wie bei dem entsprechenden Formenkreis von Jalapa. Dagegen sind in den übrigen drei Vierteln, wie weiter fortgesetzte Experimente lehren, streng genommen noch zwei Formengruppen enthalten, die sich zwar an ihren äußeren Merkmalen nicht erkennen lassen, die aber nach der Beschaffenheit ihres Idioplasmas, also in latenten Eigenschaften, verschieden sind. Denn ein Viertel von ihnen ist in seiner Nachkommenschaft konstant und gleicht der ursprünglichen Stammform *Urtica pilulifera*, indem ausnahmslos nur Exemplare mit gesägten Blatträndern entstehen, die latente Anlage aber niemals mehr zutage tritt. Zwei Viertel dagegen verhalten sich wie die erste Bastardgeneration; denn ihre Nachkommen, welche die dritte Generation bilden, zerfallen wieder in zwei Formenkreise nach dem Verhältnis von 3:1 oder unter Berücksichtigung der oben ermittelten Tatsachen richtiger in drei Formenkreise, wie bei Jalapa, nach dem Verhältnis von 1:2:1. Wie die Zusammenstellung in Fig. 333 lehrt, haben ein Viertel glattrandige, drei Viertel der Exemplare gesägte Blätter, und letztere unterscheiden sich wieder idioplasmatisch voneinander, indem bei einem Viertel von ihnen das Merkmal „gesägter Blattrand“ in der dritten Generation und allen folgenden konstant geworden ist, während zwei Viertel wie die Hybriden erster Generation sich verhalten, verschieden gestaltete Nachkommen liefern oder, wie man sich auch kurz ausdrückt, mendeln.

Bei tieferer Einsicht verhalten sich also die Bastarde von *Urtica* genau so wie diejenigen von *Mirabilis Jalapa*. Beide zerfallen bei fortgesetzter Zucht in drei Formenkreise nach der Formel: 1 Stammform a, 2 Hybride, 1 Stammform b. Nur dadurch entsteht zwischen beiden ein Unterschied, daß bei *Urtica* sich die hybride Pflanze, weil in ihrem Anlagepaar eine Anlage dominiert, von der Stammform a, welche die dominierende Anlage geliefert hat, äußerlich nicht unterscheiden läßt, sondern nur idioplasmatisch durch den Besitz der latenten Anlage von ihr abweicht.

Für diese eigentümlichen und für viele Pflanzen- und Tierarten ganz gesetzmäßigen Verhältnisse, die von zahlreichen Forschern bestätigt worden sind, hat schon MENDEL einige Jahre vor der genauen Erforschung der Befruchtungsvorgänge und der Ei- und Samenreife folgende, jetzt allgemein als richtig angenommene Erklärung gegeben: Jeder monohybride Bastard bildet zweierlei Arten von weiblichen, bzw. männlichen Geschlechtszellen, und zwar 50 %, die in bezug auf das eine die Eltern unterscheidende Merkmal idioplasmatisch mit dem Vater und 50 %, die idioplasmatisch mit der Mutter übereinstimmen. Die vom Vater und von der Mutter ererbten verschiedenen Gene, die in allen Zellen des Bastards als Anlagepaar vorhanden sind und durch ihr Zusammenwirken seine Eigenschaften bedingen, werden in seinen Keimzellen wieder voneinander getrennt; es erfolgt daher, wie MENDEL richtig erkannte, eine reine Spaltung der beiden zum Anlagepaar vereinigten väterlichen und mütterlichen Gene.

Unter der Voraussetzung, daß bei der Ei- und Samenreife der monohybriden Bastarde zwei verschiedene Formen sowohl von weiblichen als von männlichen Keimzellen in gleicher Anzahl gebildet werden, lassen sich die drei verschiedenen Formenkreise, die bei fortgesetzter Züchtung der Bastarde durch Selbstbefruchtung entstehen, und die hierbei beobachteten Zahlenverhältnisse leicht ableiten. Wir bezeichnen die weiblichen und die männlichen Keimzellen mit den Zeichen ♀ und ♂ und die antagonistischen Anlagen des gespaltenen Anlagenpaares mit A und a. Da nun von den Bastarden die beiden Arten sowohl weiblicher als männlicher Keimzellen, also ♀ A und ♀ a, ♂ A und ♂ a in gleichen Mengen gebildet werden, so müssen sie nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung bei Selbstbefruchtung folgende vier Verbindungen liefern:

$$\begin{array}{ll} \text{♀ A} + \text{♂ A} & \text{♀ a} + \text{♂ A} \\ \text{♀ A} + \text{♂ a} & \text{♀ a} + \text{♂ a} \end{array}$$

♀ A + ♂ A und ebenso ♀ a + ♂ a sind Verbindungen von Keimzellen mit gleichartigen Anlagen; sie sind von BATESON als Homozygote bezeichnet worden. Wenn wir uns zur Veranschaulichung wieder unseres Beispiels von *Mirabilis Jalapa* bedienen, so trifft in einem Falle Anlage A (rote Blütenfarbe) mit Anlage A, im anderen Falle Anlage a (weiße Blütenfarbe) mit Anlage a zusammen. Also müssen aus den befruchteten Eizellen wieder sich die zum Experiment benutzten reinen Ausgangsformen, die *Mirabilis Jalapa rosea* und *M. J. alba* entwickeln und müssen auch bei Verhütung neuer Kreuzung, also bei fortgesetzter Reinzucht, eine konstante Nachkommenschaft liefern. Denn aus ihrem Idioplasma ist die antagonistische Anlage, bei der weißen Varietät die Anlage „rote Blütenfarbe“ und bei der roten Varietät die Anlage „weiße Blütenfarbe“, während der Keimzellenbildung des Bastards eliminiert worden.

Die zwei Verbindungen  $\varnothing A - \sigma a$  und  $\varnothing a - \sigma A$  sind heterozygote (BATESON), da in ihnen männliche und weibliche Keimzellen mit antagonistischen Anlagen (rote und weiße Blütenfarbe) zusammentreffen. Durch erneute Bastardierung sind in der zweiten Generation wieder Bastarde entstanden; als Heterozygote liefern sie bei weiterer Zucht keine konstante Nachkommenschaft, da sie in ihrem Idioplasma eine antagonistische Anlagenpaar,  $A + a$  (rote und weiße Blütenfarbe) enthalten. Sie fahren daher in der früher entwickelten Weise zu „mendeln“ fort.

Durch unsere Darlegung hat die früher gefundene Formel für die drei Formenkreise, die aus der Nachkommenschaft der Bastarde in der zweiten, dritten Generation usw. entstehen, die Formel 1 : 2 : 1 (1 Stammform A, 2 Bastarde, 1 Stammform a) eine befriedigende Erklärung gefunden. Ebenso verständlich wird das bei Brennesselbastarden beobachtete Verhältnis 3 : 1, wenn man die Modifikationen berücksichtigt, die durch die Verbindung einer dominanten und einer latenten (bzw. rezessiven) Anlage zu einem antagonistischen Anlagenpaar hervorgerufen werden. Denn in der Zahl 3 stecken zwei Formenkreise mit dem Zahlenverhältnis 1 : 2 (1 Stammform A, 2 Bastarde); sie lassen sich äußerlich nicht unterscheiden, da wegen der Dominanz von Anlage A die Bastarde der Stammform A gleichen und nur durch den Besitz der latenten Anlage a von ihr idioplasmatisch unterschieden sind, wie sich experimentell durch ihre fortgesetzte Züchtung feststellen läßt.

Während die Verhältnisse bei den Monohybriden relativ einfach liegen und sich daher zur Darstellung der MENDELSCHEN Regeln am besten eignen, werden sie bei den Di- und Polyhybriden mit der Zunahme der verschiedenen Merkmalspaare, die bei der Bastardierung im Bastardidioplasma zusammenkommen, schließlich außerordentlich kompliziert. Denn mit jedem weiteren Merkmal wird die Zahl der Formenkreise, in welche die Nachkommenschaft der ersten Bastardgeneration nach der MENDELSCHEN Spaltungsregel zerfällt, eine immer größere.

Aus den an Di- und Polyhybriden gewonnenen Erfahrungen hat sich nun aber noch ein drittes, sehr wichtiges Gesetz ergeben, das sich kurz dahin zusammenfassen läßt: die verschiedenen Merkmale, in denen sich zwei gekreuzte Varietäten unterscheiden, verteilen sich, gleichgültig, ob sie ursprünglich vom Vater oder von der Mutter vererbt worden sind, ganz unabhängig voneinander als Anlagen auf die Gameten der Bastarde oder, wie man sagt, sie „mendeln“ ganz unabhängig voneinander. Infolgedessen läßt sich durch Bastardierung und auf Grund der MENDELSCHEN Spaltungsregel eine größere Anzahl von Merkmalspaaren in verschiedener Weise miteinander kombinieren und zur Erzeugung neuer konstanter Formenkreise verwenden.

Zur Erläuterung des Gesetzes wählen wir zwei Maisrassen, den glatten, weißen Mais (*Zea Mays alba*, Fig. 334a) und den runzligen, blauen Zuckermais (*Z. M. coeruleo-dulcis*, Fig. 334cd), die sich zu einem dihybriden Bastard verbinden lassen. Eine genaue Analyse dieses Falles gibt CORRENS in seinem schon erwähnten Vortrag, und da seine Darstellung sehr kurz gefaßt ist, lasse ich sie hier wörtlich folgen: Für die beiden Merkmalspaare (1905, S. 22—24): „glatt“ oder „runzlig“ und: „weiß“ oder „blau“ ist nicht die ganze Pflanze, sondern jedes einzelne Korn des Maiskolbens als eigenes Individuum anzusehen; der Kolben (Fig. 334) zeigt also eine ganze Menge Einzelindividuen auf einmal.“

„Der Bastard (Fig. 334 *a + cd*) hat stets glatte Körner, wie das eine Elterngeneration zeigt eine schwankende Menge Blau, viel mehr, wenn

die blaue Sorte als Mutter, als wenn sie als Vater gedient hat. Ausnahmsweise treten die Merkmale der Eltern mehr oder weniger unvermittelt, als Mosaik, nebeneinander beim selben Korn auf.“

„Der große Kolben (Fig. 334) zeigt nun die durch Inzucht erzielte zweite Generation des Bastards. Man sieht außer Körnern, die den Eltern des Bastards entsprechen, also weiß und glatt oder blau und runzlig sind, noch zweierlei neue Körner, blaue glatte und weiße runzlige, in denen man unschwer je eine Eigenschaft des einen Elters mit einer Eigenschaft des anderen Elters kombiniert erkennt.“

Wenn wir die verschiedenerlei Körner zählen und zunächst die Farbe außer acht lassen, finden wir durchschnittlich auf drei glatte Körner ein runzliges Korn, und ebenso, wenn wir die Form außer Spiel lassen, auf drei blaue ein weißes. Das Spaltungsgesetz gilt also für jedes der Merkmalspaare allein genommen. Daß die Merkmale aber untereinander unabhängig sind, das ergibt sich, wenn wir die viererlei Körner getrennt zählen. Bei den glatten Körnern kommt, wie bei den runzligen, auf drei blaue ein weißes, und bei den blauen, wie bei den weißen, auf drei glatte ein runzliges oder, anders ausgedrückt, auf neun glatte blaue kommen durchschnittlich drei glatte weiße, drei runzlige blaue und ein runzliges weißes. Es ist das genau das, was die Wahrscheinlichkeitsrechnung verlangt, wenn der Zufall allein bei der Keimzellbildung die gespaltenen Anlagen für Form und Farbe mischt, und später wieder der Zufall die Keimzellen selbst zur Bildung der zweiten Generation zusammenbringt.“

„Wir erhalten dann zunächst viererlei Keimzellen in gleichen Mengen, indem die dominierende oder rezessive Anlage des einen Paares gleich oft mit der dominierenden oder der rezessiven des anderen Paares zusammenkommen wird; glatt mit blau oder mit weiß, und runzlig mit weiß ich so sagen darf, 25 % glatte blaue, runzlige blaue und 25 % runzlige weiße

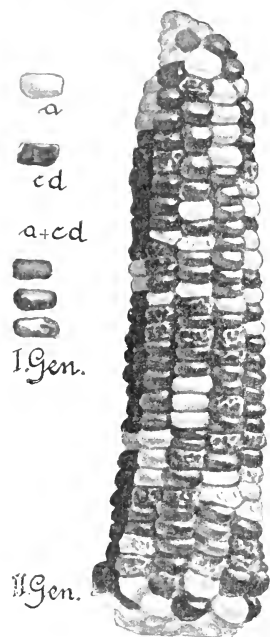


Fig. 334. Beispiel eines Dihybriden. Bastardierung von *Zea Mays alba* + *Zea Mays coeruleodulcis*. Nach CORRENS. Links oben: *a* und *cd* Körner der Elterngeneration; *a* glatte, weiße Körner der Maisrasse *Zea Mays alba*; *c* / runzlige, blaue Körner des Zuckermais (*Z. M. coeruleodulcis*). Links darunter: *a + cd* glatte blaue Körner der ersten Bastardgeneration, zu oberst ein normales Bastardkorn, darunter 2 Mosaikbildungen (eines in der Farbe und eines in der Form Mosaik). Der rechtsstehende ganze Kolben repräsentiert die II. spaltende Generation mit 4 Merkmalskombinationen, d. h. mit 4 verschiedenen Körnern: 1 weiß glatten, 2 blau runzigen, 3 blau glatten, 4 weiß runzigen.

blau oder mit weiß, so daß, 25 % glatte weiße, 25 %



Keimzellen entstehen müssen. Der Zufall wird sie bei der Befruchtung in sechszehnerlei Weise zusammenbringen: glatt blau mit glatt blau, glatt blau mit glatt weiß, glatt blau mit runzlig blau usw., wobei, infolge des Dominierens von glatt und blau, die viererlei äußerlich verschiedenen Nachkommen in dem angeführten Zahlenverhältnis entstehen werden, wie man sich selbst leicht ausrechnen kann.“

„Man wird dabei auch finden, daß diese vier äußerlich verschiedenen Nachkommeklassen in neun innerlich, ihren Anlagen nach verschiedene Klassen zerfallen, so daß wir als dritte Generation neunertei Pflanzen erhalten, wie ich nun zeigen will.“

„Die runzligen weißen Körner geben alle sofort Nachkommen, die ausschließlich runzlig und weiß sind, weil sie nur auf einem Wege, durch Vereinigung runzlicher weißer Keimzellen, entstanden sein können, also in beiden Punkten ‚Homozygoten‘ (S. 424) sind.“

„Von den glatten und weißen und den runzligen und blauen Körnern, die auf zweierlei Art entstehen können, gibt durchschnittlich je ein Drittel (die ‚Homozygoten‘: glatt weiß + glatt weiß und runzlig blau + runzlig blau) eine konstante Nachkommenschaft, während zwei Drittel (die ‚Heterozygoten‘ sind, aber nur in einem Punkte, dort in der Form, hier in der Farbe: glatt weiß + runzlig weiß und runzlig blau + runzlig weiß) wieder spalten.“

„Am kompliziertesten verhalten sich die glatten blauen Körner, die auf viererlei Art entstehen können. Nur ein Neuntel gibt eine ganz konstante Nachkommenschaft (jene, die in beiden Punkten ‚Homozygoten‘ sind: glatt blau + glatt blau), zwei Neuntel geben eine nur in der Farbe konstante Nachkommenschaft und spalten in der Form (die ‚Homozygoten‘ in der Farbe und ‚Heterozygoten‘ in der Form sind: glatt blau + runzlig blau). Zwei weitere Neuntel geben eine nur in der Form konstante Nachkommenschaft und spalten in der Farbe (die ‚Homozygoten‘ in der Form und ‚Heterozygoten‘ in der Farbe sind: glatt blau + glatt weiß). Und vier Neuntel endlich geben eine nach Form und Farbe spaltende Nachkommenschaft (die ‚Heterozygoten‘ nach Form und Farbe sind: glatt blau + runzlig weiß und glatt weiß + runzlig blau).“

„Wir erhalten also aus dem Bastard zwei neue, ganz konstante Sippen, glatt blau und runzlig weiß, neben den beiden Elternsippen jedesmal dann, wenn der Zufall lauter gleiche Anlagen zusammengebracht hatte.“

Wenn wir, statt den glatten weißen Mais mit einem runzligen blauen zu verbinden, einen glatten blauen mit einem runzligen weißen bastardieren, erhalten wir genau den gleichen Bastard mit derselben Nachkommenschaft. Der zuerst besprochene ist aber dadurch interessanter, daß für ihn jedes Elter eine dominierende und eine rezessive Eigenschaft liefert; seine Nachkommenschaft beweist, daß bei der Keimzellbildung nicht einfach das Keimplasma des einen Elters als Ganzes vom Keimplasma des anderen getrennt wird, daß es vielmehr in selbständige Stücke zerlegt wird.“

Zusammenfassend können wir sagen, daß jeder Dihybride vier verschiedene Arten von Keimzellen bildet. Bezeichnen wir die beiden Merkmalspaare als Aa und Bb, so bildet mithin der Bastard die Keimzellen A B, Ab, aB, ab in gleicher Anzahl; aus ihrer Vereinigung lassen sich 16 verschiedene Kombinationen herleiten.

Mit jedem neu hinzutretenden Merkmal gestalten sich die Ergebnisse einer Kreuzung nun immer komplizierter. Drei Merkmalspaare ergeben schon neuerlei Keimzellen und 64 Kombinationen derselben. „Sind es noch mehr, so werden die Verhältnisse bald fast unüberschaubar. Schon bei 10 Merkmalspaaren werden über tausenderlei (1024) Keimzellen gebildet, die über eine Million Kombinationen zulassen und bei Dominanz des einen Merkmals über das andere als zweite Generation über tausenderlei schon äußerlich verschiedene und fast 60000 innerlich verschiedene Nachkommen geben.“ Zur Berechnung dieser Verhältnisse stellt CORRENS (XII 1905, S. 42) folgende Formel auf: „n Merkmalspaare (mit je einem dominierenden Paarling) geben  $2^n$ erlei Keimzellen, welche  $(2^n)^2$ erlei Kombinationen zulassen und  $2^n$  äußerlich verschiedene,  $3^n$  innerlich, ihren Anlagen nach, verschiedene Nachkommen liefern“. Man ersieht hieraus, welche kolossalen Dimensionen ein vollständiger Versuch mit der wachsenden Zahl der Merkmalspaare annehmen muß.

Von dieser dritten, zuletzt besprochenen MENDELSCHEN Regel gibt es nun aber, wie zuerst BATESON und PUNNET gezeigt haben, Ausnahmen, die in theoretischer Hinsicht von der größten Bedeutung sind. Anstatt daß der Dihybrid Aa Bb viererlei Keimzellen AB, aB, Ab, ab in gleichem Verhältnis bildete, brachte er in einigen, von den genannten Forschern untersuchten Fällen nur zwei Sorten von Keimzellen hervor, und zwar diejenigen Kombinationen, die bereits in den elterlichen Gameten enthalten waren, die durch ihre Vereinigung den Bastard gebildet hatten. War z. B. der Dihybrid nach dem Schema  $AB \text{♀} \times ab \text{♂}$  gebildet, so lieferte er nur die Gameten AB und ab, nicht dagegen Ab und aB; war er dagegen durch die Vereinigung von  $Ab \times aB$  entstanden, so produzierte er nur die Keimzellen Ab und aB. Man spricht daher von einer Koppelung bestimmter gleichelterlicher Faktoren, die die freie Spaltung und Umkombination derselben hindert; beim Löwenmaul (BAUR) und namentlich bei der Fruchtfliege Drosophila (MORGAN und seine Schule) kennen wir bereits eine große Anzahl Erbfaktoren, die „gekoppelt“ vererbt werden.

Nachdem wir so die Haupttatsachen des Mendelismus kurz dargestellt haben, wollen wir uns zunächst die Frage vorlegen, ob wir nicht bereits einen Mechanismus kennen, der uns ungezwungen die Vererbungsweise der Erbfaktoren zu erklären vermag. SUTTON hat zuerst (1902) darauf hingewiesen, daß wir in der Verteilung der Chromosomen beim Reifeprozess der Keimzellen einen solchen Mechanismus besitzen, der allen Forderungen der MENDELSCHEN Vererbungsgesetze gerecht wird.

Nehmen wir nämlich an, daß die Gene als materielle Träger der nach den MENDELSCHEN Regeln vererbaren Anlagen in den Chromosomen lokalisiert sind, und zwar je ein Gen- oder Anlagepaar in je einem homologen, gleichfalls ein Paar bildenden Chromosom des Bastards, so werden uns die Spaltungsregeln aus dem Verhalten der Chromosome bei der Reifung der Geschlechtszellen ohne weiteres verständlich. Denn die mikroskopische Forschung hat ja in einer Reihe von Fällen, die der Beobachtung besonders günstig sind, mit aller Deutlichkeit gezeigt, daß bei der Reduktionsteilung homologe Chromosome väterlicher und mütterlicher Herkunft sich stets voneinander trennen und in zwei verschiedene Keimzellen zu liegen kommen.

Haben wir einen Dihybriden vor uns, so können die zwei von Vater und Mutter ererbten Genpaare entweder in zwei verschiedenen Chromosomenpaaren oder aber in einem einzigen lokalisiert sein. Trifft die erste Annahme zu, so erhalten wir das Resultat, das nach der dritten Mendelregel zu erwarten ist, eine freie Kombination der von den beiden Eltern ererbten zwei verschiedenen Anlagepaare. Denn es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß etwa die Chromosomen mütterlicher Herkunft bei der Reduktionsteilung des Bastards alle zusammenblieben und nach dem entgegengesetzten Spindelpol wanderten wie die väterlichen Chromosomen. Im Gegenteil spricht schon die theoretische Betrachtung durchaus zu Gunsten einer Gruppierung, bei welcher Chromosome väterlicher und mütterlicher Herkunft unabhängig von ihrer Herkunft auf die beiden Spindelpole der Reduktionsteilung verteilt werden, zumal wenn wir mit G. HERTWIG (1921) annehmen, daß die etwa vorhandenen geschlechtlichen Unterschiede zwischen den Chromosomen väterlicher und mütterlicher Herkunft vorher durch die Konjugation ausgeglichen worden sind (vgl. Kap. XI, S. 394).

Neuerdings sind auch direkte mikroskopische Beweise für eine freie Kombination der väterlichen und mütterlichen Chromosomen von VOINOV, WENRICH, ROBERTSON und MISS CAROTHERS erbracht worden, von denen einer hier besprochen sei. Miss CAROTHERS (1917) untersuchte die Spermio-genese einer Heuschreckenart aus der Gattung *Brachystola*, die im männlichen Geschlecht außer einem unpaaren Geschlechtschromosom noch ein Chromosomenpaar besitzt, dessen Partner ungleich groß sind. Bei der Reduktionsteilung gelangte das kleinere Chromosom dieses ungleichen Chromosomenpaares in 48,7 % der 300 untersuchten Fälle an den gleichen Pol wie das unpaare Geschlechtschromosom, in 51,3 % kam es dagegen an den entgegengesetzten Pol zu liegen, so daß dann das größere Chromosom mit dem Geschlechtschromosom zusammen in den reduzierten Kern gelangte.

Anders muß sich dagegen das Resultat gestalten, und es kann keine freie Kombination stattfinden, wenn bei einem Dihybriden die beiden gleichelterlichen Gene in je einem einzigen homologen Chromosom väterlicher bzw. mütterlicher Herkunft lokalisiert sind. Denn dann müssen die beiden Gene, die von den gleichen Eltern stammen, bei der Reduktionsteilung zusammenbleiben, wie es tatsächlich bei den soeben besprochenen Fällen von Faktorenkoppelung beobachtet worden ist.

Mit Recht erblickt daher MORGAN (1921) in diesen Ergebnissen der Genetik den überzeugendsten Beweis für die Richtigkeit der Kernidioplasmatheorie. Denn die Forderungen der durch den Mendelismus erschlossenen Genverteilung bei der Keimzellbildung finden durch die einfache Annahme der Lokalisation der Gene in den Chromosomen als Träger der Vererbungssubstanz ihre völlige Erklärung. Ganz schlüssig würde allerdings die Beweiskette erst dann sein, wenn es sich in einer größeren Anzahl von Fällen herausstellen sollte, daß die Zahl der völlig frei kombinierbaren Merkmale stets mit der Anzahl der Chromosomenpaare übereinstimmt. Bisher ist nur gezeigt worden, daß sie in keinem Fall höher als die haploide Chromosomenzahl ist, und daß bei *Drosophila* die Zahl der Koppelungsgruppen tatsächlich gleich der haploiden Chromosomenzahl = 4 ist. Es wäre von großer Bedeutung, wenn bei weiterer Forschung auch bei anderen Pflanzen und Tieren das gleiche Ergebnis gewonnen werden könnte.

Stehen so die Ergebnisse der cytologischen und der experimentellen Erbforschung, die größtenteils unabhängig voneinander gewonnen wurden, in bester Harmonie, so versprechen neue Ergebnisse der Genetik noch weitere Einblicke in die Chromosomenstruktur und ihren Verteilungsmechanismus, ohne daß bisher die mikroskopische Forschung die morphologischen Grundlagen mit genügender Sicherheit geliefert hätte. Es sind dies die jetzt noch kurz zu besprechenden Erscheinungen, die der „unvollkommenen Faktorenkoppelung“ und dem Faktorenaustausch (Crossing-over) zugrunde liegen.

Während bei einem männlichen *Drosophila*-Dihybriden  $AB \times ab$  die Koppelung zwischen den gleichelterlichen Genen, falls eine solche überhaupt besteht, stets eine vollständige ist, und daher nur Gameten  $AB$  und  $ab$  gebildet werden, kommen bei dem weiblichen Dihybriden gleicher Abstammung auch Gameten von dem Typus  $Ab$  und  $aB$  zur Ausbildung, wenn auch in geringerer Anzahl als 25 %, wie es der Fall sein müßte, wenn der Dihybrid bei völlig freier Genkombination viererlei Gameten in gleichem Prozentverhältnis bildete. Im weiblichen Geschlecht besteht also bei *Drosophila* keine absolute Koppelung, sondern nur eine relative. Es hat sich ferner zeigen lassen, daß der Austausch zwischen zwei im männlichen Geschlecht absolut gekoppelten Genpaaren im weiblichen Geschlecht immer in einem ganz bestimmten Prozentsatz geschieht. Ist nun der Austauschwert von  $AB = 10\%$  und zwischen  $B$  und einem dritten Erbfaktor  $C = 5\%$ , so ist der Austauschwert von  $A$  und  $C$  entweder gleich der Summe oder der Differenz der Austauschwerte von  $AB$  und  $BC$ . Nach MORGAN läßt sich diese Erscheinung nur so erklären, daß die Gene in den homologen Chromosomen linear angeordnet sind und bei dem Faktorenaustausch, der zwischen denselben stattfinden muß, die relative Distanz zwischen den einzelnen Genen über die Austauschhäufigkeit entscheidet. Liegt in dem soeben angenommenen Fall das Gen  $C$  zwischen den Genen  $A$  und  $B$ , so wird der Austauschwert von  $A$  und  $C$  5 % betragen, liegt dagegen  $C$  von  $A$  betrachtet jenseits  $B$ , so ist der Austauschwert von  $AC$  gleich der Summe der Austauschwerte  $AB$  und  $BC = 15\%$ . Je benachbarter also zwei Gene in einem Chromosom liegen, um so geringer ist ihr Austauschwert, um so fester ihre relative Koppelung. Gene, die weit voneinander entfernt im selben Chromosom liegen, sind dagegen nur lose miteinander gekoppelt. Auf Grund dieser Vorstellungen und durch Vererbungsexperimente ermittelter Koppelungsdaten haben MORGAN und seine Mitarbeiter richtige topographische Chromosomenkarten für *Drosophila* ausgearbeitet, in denen die relative Distanz der einzelnen Gene für jedes Chromosom verzeichnet ist.

Über den Austauschmechanismus der Gene homologer Chromosomen können wir vorläufig nur Vermutungen äußern. MORGAN nimmt an, daß die homologen Chromosome väterlicher und mütterlicher Herkunft vor der Reduktionsteilung parallel miteinander konjugieren und sich dabei umwickeln, wobei dann ein Austausch von einzelnen Chromosomenstücken, ein „Crossing-over“ stattfinden soll (vgl. S. 314 und das Schema von H. J. MÜLLER). Die cytologischen Beobachtungen von JANSSENS (1909), der eine solche Umwicklung der Chromosomen bei *Batraea josephi* beschreibt, sind indessen nicht ohne Widerspruch geblieben und an anderen Objekten auch nicht bestätigt worden.

Neuerdings hat SEILER (1921 und 1922) bei mehreren Schmetterlingsarten beobachtet, daß einzelne Chromosome zeitweilig in mehrere Stücke aufsplintern, und zwar nur in einem Geschlecht, während im anderen Geschlecht dieser Zerfall der „Sammelchromosome“ in die Einzelstücke unterbleibt. SEILER und HANDEL (1921) halten es auf Grund dieser Beobachtung für möglich, daß der Austausch von homologen Chromosomensegmenten sich im Gefolge einer solchen Aufsplitterung von Sammelchromosomen, wenn dieselbe nämlich zur Zeit der Reduktionsteilung erfolgt ist, vollzieht. Es sind weitere Untersuchungen abzuwarten, ob es sich bei dieser Chromosomenaufsplitterung um eine häufiger zu beobachtende, allgemein verbreitete Erscheinung handelt, und ob namentlich bei *Drosophila* ein solcher zeitweiliger Zerfall ganzer Chromosome in einzelne Bruchstücke während der Oogenese sich wird feststellen lassen.

## DREIZEHNTES KAPITEL.

### **Die Entfaltung der Erbanlagen und die Rolle des Kerns im Stoffwechsel der Zelle.**

Nachdem wir in dem vorangehenden Kapitel die Argumente kennen gelernt haben, die dafür sprechen, daß das Idioplasma oder die Erbmasse in dem Zellkern, und zwar speziell in seinen Chromosomen lokalisiert ist, wollen wir jetzt die Frage untersuchen, in welcher Weise das Idioplasma wirksam wird und die spezifischen Eigenschaften und Charaktere der Eizelle und aller ihrer Abkömmlinge bestimmt. Ist die Kernidioplasmatheorie richtig, so ist eine Entfaltung der Erbanlagen nur so denkbar, daß der Kern mit dem Protoplasma in wechselseitige Beziehungen tritt und dasselbe in seinen Lebensäußerungen maßgebend beeinflußt. Es sollen daher in diesem Kapitel alle die Tatsachen zusammengestellt werden, die uns über die Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma bekannt sind, und die uns so gleichzeitig einen Einblick tun lassen in die Rolle, die der Kern als Zellstoffwechselorgan spielt.

#### **Die Kernplasmarelation.**

Wir untersuchen zunächst die quantitativen Wechselwirkungen, für die R. HERTWIG den Namen „Kernplasmarelation“ eingeführt hat. R. HERTWIG hat hierfür Beobachtungen an Protozoen, die lange Zeit hungerten, verwertet. Bei solchen Arten, die viele Hunderte von Kernen haben, wie *Actinosphaerium* und *Dileptus*, nimmt einmal das Protoplasma ab, so daß die Tiere immer kleiner werden, außerdem aber werden auch einzelne Teile der gesamten Kernmasse, wie man mikroskopisch nachweisen kann, aufgelöst, während andere intakt bleiben. „Ein *Dileptus* riesig hat so enorm viele Kernstücke, daß man sie nicht zählen kann, wohl über 1000; *Dileptus* zwerge nur etwa 50—100. Bei der Reduktion der Körpergröße sind die meisten Kernstücke resorbiert worden.“ Ähnlich verhält sich *Actinosphaerium*, bei dem sich feststellen läßt, daß von den Hunderten von Kernen nur schließlich noch einige wenige, 1—2 in extremen Fällen, vorhanden sind. „Schwund des Plasma ist hier also“, wie R. HERTWIG bemerkt, „die Veranlassung zu einer Reduktion des Kernmaterials geworden.“ Er glaubt ein solches Verhalten nur durch die Annahme erklären zu können, „daß jeder Zelle normalerweise eine bestimmte Korrelation von Plasma- und Kernmasse zukommt“.

Ebenso sprechen zahlreiche Beobachtungen an vielzelligen Organismen für das Bestehen einer „Kernplasmarelation“, die für jede Zellart eine ganz gesetzmäßige zu sein scheint. Schon 1893 hat O. HERTWIG

auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht: „Die Größe, welche ein Kern erreicht, steht in der Regel in einer gewissen Proportion zu der Größe des ihn umhüllenden Protoplasmakörpers. Je größer dieser ist, um so größer ist der Kern. So finden sich in den großen Ganglienzellen der Spinalknoten auffallend große, bläschenförmige Kerne. Ganz riesige Dimensionen aber erreichen sie in unreifen Eizellen, und zwar in einem ihrer Größe entsprechenden Maßstabe.“

Neuerdings haben namentlich CONKLIN (1912), GODLEWSKI (1918) und O. HARTMANN (1919) diese wechselseitigen Beziehungen zwischen Kern und Plasma eingehend studiert: als besonders schlagendes Beispiel, wie sehr die Kerngröße von dem umgebenden Plasma abhängig ist, nennt GODLEWSKI die verschiedene Größe der Kerne des reifen Eies und des zweiten Richtungskörpers. Trotzdem beide die gleiche Chromosomenzahl enthalten, ist z. B. beim Seestern der ganze Richtungskörper, also Kern und Plasma, kleiner als der Kern des reifen Eies. CONKLIN führt ferner noch zahlreiche Beispiele an, die deutlich zeigen, daß von der Qualität des Plasmas in den verschieden differenzierten Gewebszellen die Kerngröße in hohem Grade abhängig ist. Außerdem ist schon lange bekannt, daß die Kerngröße auch mit dem Funktionszustand der Zelle wechselt, was sich namentlich an den Kernen der Speicheldrüsen leicht nachweisen läßt, wenn dieselben einmal im Ruhestadium, dann in der Tätigkeit zur Untersuchung gelangen.

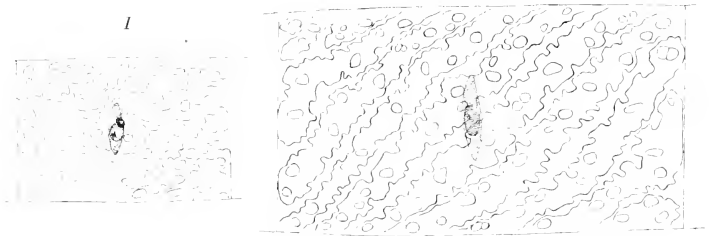
Von großem Interesse ist schließlich, daß durch äußere Einflüsse, namentlich verschiedene Temperaturen, die Kernplasmarelation in typischer Weise abgeändert werden kann. Nach den übereinstimmenden Beobachtungen von RH. ERDMANN, CHAMBERS, KÖHLER und O. HARTMANN reduziert die Wärme die Zell- und Kerngröße, letztere jedoch stärker, so daß das Gleichgewicht zwischen Kern und Plasma zugunsten des letzteren verschoben wird. Diese Umregulierung der Kernplasmarelation durch die Temperaturerhöhung erfolgt nach O. HARTMANN nicht nur bei wachsenden Zellen, sondern auch bei ausdifferenzierten, ruhenden Gewebszellen, nur daß bei diesen die Zellgröße relativ wenig abnimmt, dagegen die Kerne stets eine wesentliche Verkleinerung erfahren, wodurch auch hier die für die Wärme typische Kernplasmarelation hergestellt wird.

Sehr beweisend für das Bestehen von quantitativen Beziehungen zwischen Kern und Plasma im Sinne einer gesetzmäßigen Kernplasmarelation sind ferner die Experimente, welche es ermöglichen, daß Eizellen bald mit einem einfachen Chromosomensatz, also mit einem haploiden Kern, bald mit einer doppelten, dreifachen oder gar vierfachen Chromosomengarnitur sich entwickeln. Es ist besonders wichtig und sei gleich hier ausdrücklich hervorgehoben, daß durch derartige Eingriffe, die das genannte Resultat zur Folge haben, an dem wechselseitigen Verhältnis der einzelnen verschiedenen Chromosomen eines Sortimentes nichts geändert wird, vielmehr dieselben stets alle vollzählig, nur das eine Mal einfach, das andere Mal doppelt, drei- oder vierfach im Kern vorhanden sind. Durch Vergleich läßt sich dann feststellen, daß die Zellen völlig normal bleiben, daß aber entsprechend der Zahl der vollständigen Chromosomensortimente die Kerngröße und Hand in Hand mit ihr die Plasmamenge proportional anwächst.

GERASSIMOW hat auf Zellen von *Spirogyra bellis* im Momente der Zweiteilung Kälte einwirken lassen und dadurch häufig das Endergebnis

so abgeändert, daß von den sich bildenden Tochterzellen die eine keinen Kern erhält, die andere dagegen entweder beide durch Teilung entstandene Tochterkerne oder einen einzigen großen Kern einschließt, der das gesamte, beiden Tochterkernen entsprechende Material in sich vereinigt. Wenn solche abnorme Zellen, welche doppelt so viel Kernmasse als normale Spirogyra-Zellen haben, längere Zeit weiter gezüchtet werden, so läßt sich jedesmal feststellen, daß sie bald stärker zu wachsen beginnen als die übrigen Zellen des Fadens, daß sie infolge einer sich einstellenden Ausbuchtung ihrer Seitenwände eine aufgetriebene Tonnen-

## II



## III

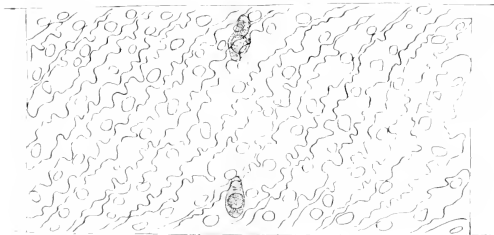


Fig. 335. I Gewöhnliche Zelle von *Spirogyra bellis*. II Infolge der Kältewirkung entstandene große Zelle mit einem einfachen großen Kern, der doppelt so viel Kernmasse als ein Normalkern besitzt. III Unter gleichen Bedingungen entstandene große Zelle mit zwei Kernen. 4. Juni 1900. Vergr. 315. Nach GERASSIMOW. Von dem Inhalt der Zellen sind nur die Konturen der

Chlorophyllbänder einer während der Beobachtung oberen Hälfte der Zelle mit den äußeren Konturen der Stärkehüllen um die Pyrenoide herum und die Konturen der Kerne mit den Nukleolen abgebildet. Alle Abbildungen sind mit Hilfe der Kamera von lebenden Zellen abgezeichnet worden.

form annehmen, daß ihre Chlorophyllbänder um den Kern herum stärker entwickelt werden, daß ihre nächste Teilung sich verspätet und nun wieder Tochterzellen liefert, welche ebenfalls an Größe ihres Kernes und des Protoplasmakörpers normale *Spirogyra*-Zellen übertreffen (Fig. 335). Es ist dies der Fall sowohl bei Zellen mit doppelter Kernmasse, als auch mit zwei kleineren Kernen. GERASSIMOW, welcher an seinem Beobachtungsmaterial genaue Berechnungen über die relative Größe der Kerne und Zellen, ihre Länge, Dicke und Volumina angestellt hat, gelangt zu dem Ergebnis, daß „eine unzweifelhafte Abhängigkeit des normalen Wachstums der Zelle von der Tätigkeit des Kerns besteht



und daß unter sonst gleichen Bedingungen die Größe der Zelle eine Funktion der Menge ihrer Kernsubstanz ist“.

Zu dem gleichen Ergebnis auf tierischem Gebiet führen die Versuche, die zuerst von BOVERI, dann von HERBST u. a. am Seeigeli, von G., O. und P. HERTWIG an Amphibien- und Fischeiern angestellt wurden. Wir haben diese Experimente schon im Kap. XI bei der künstlichen Parthenogenese, bzw. Merogonie, besprochen. Es gelingt, wie auf S. 358 gezeigt wurde, dem Experimentator, Eier mit einem einzigen Chromosomensortiment, also mit haploidem Kernapparat, zur Entwicklung zu veranlassen, andererseits kann er, wie z. B. HERBST es getan hat (S. 364), den haploiden Eikern vor der Besamung durch Behandlung mit  $\text{CO}_2$  zur Verdoppelung seiner Chromosomenzahl veranlassen und durch nachträgliche Befruchtung triploide Larven gewinnen. Schließlich läßt sich durch mechanische oder chemische Mittel, die auf das befruchtete Ei einwirken, die erste Plasmateilung unterdrücken. Die beiden ersten Furchungskerne verschmelzen dann oft und bilden einen tetraploiden Kern.

Es hat sich nun gezeigt, daß die als Furchungsprozeß bezeichnete Periode der Eientwicklung, die in einer Zerlegung des Plasma der Eizelle in viele entsprechend kleinere Zellen unter steter Zunahme der Kernsubstanz ohne Neubildung von Plasma besteht, stets dann ihr Ende findet, wenn die gesamte produzierte Kernmenge ein bestimmtes Verhältnis zu der Plasmamasse erreicht hat. Offenbar besitzt das reife Ei einen ganz bestimmten Vorrat an „kernbildenden“ Stoffen, die nach MASING (1910) beim Seeigel in Form von Nukleinsäuren im Ei-plasma enthalten sind und nach den Untersuchungen von SCHAXEL (1915) und namentlich von GODLEWSKI (1918) aus dem aufgelösten Keimbläschen des unreifen Eies herkommen.

Beginnt nun ein Ei mit der halben Chromosomengarnitur seine Entwicklung, so werden sich die Halbkerne einmal mehr verdoppeln und danach häufiger teilen müssen, als es bei einem Ei der Fall ist, das sich mit der diploiden Chromosomenzahl entwickelt. Umgekehrt wird ein Ei mit einem tetraploiden Kern schon einen Zellteilungsschritt früher seine Furchung beenden müssen, da für die doppelt so großen Kerne der Vorrat an „kernbildenden“ Stoffen im Protoplasma dann schon verbraucht ist.

Das haploidkernige Ei beginnt also die nächste Phase der Entwicklung, die Gastrulation, die durch eine gleichzeitige Synthese von Kern- und Plasmamaterial und dadurch bedingtes allgemeines Wachstum charakterisiert ist, mit einer gegen die Norm verdoppelten Anzahl seiner Kerne und Zellen von halber Größe; das tetraploide Ei gastruliert dagegen mit einer gegen die Norm auf die Hälfte herabgesetzten Kern- und Zellzahl von doppelter Größe. Es ist nun von großem Interesse, daß diese abnormen Kern- und Zellgrößen bei der Weiterentwicklung nicht etwa reguliert, sondern dauernd beibehalten werden.

Die Figuren 336 A u. B und Fig. 337 zeigen die Kern- und Zellgrößen von Seeigellarven mit haploiden, diploiden und tetraploiden Kernen.

Wenn endlich in ein Ei zwei Samenkern eingedrungen sind, von denen nur einer sich mit dem Eikern verbindet, während der andere abseits liegen bleibt und sich für sich weiter entwickelt (s. Kap. X), so entstehen Larven, die in einzelnen Körperregionen Kerne von ver-

schiedener Größe einschließen, je nachdem sie vom befruchteten Eikern oder vom zweiten, isoliert entwickelten Samenkern, der natürlich nur Kerne mit der halben Chromosomenzahl liefert, abstammen. Welche Kontrastverhältnisse dabei entstehen können, hat BOVERI an einer Figur (Fig. 338) gezeigt, welche ein Stück der Wimperschmür eines Pluteus darstellt, der aus einem doppelt befruchteten Ei hervorgegangen ist.



Fig. 336 A und B. A Stück von der Oberfläche eines jungen Pluteus von *Echinus microtuberculatus*, aus einem befruchteten kernhaltigen Eifragment gezüchtet. B Desgleichen von den gleichen Eltern aus einem besamten, kernlosen Eifragment gezüchtet. Nach BOVERI.

noch weiter. Ihre Kerne stammen dann aber allein vom Eikern ab und liefern infolgedessen karyokinetische Figuren mit der halben Zahl von Chromosomen, also mit 12 anstatt der für Amphibien normalen Zahl von 24. Namentlich die an Tritoneiern ausgeführten Experimente sind wertvoll und überzeugend wegen der im Vergleich mit den meisten anderen Amphibien viel bedeutenderen Größe

Wenn schon die Abhängigkeit der Größenverhältnisse zwischen Zelle, Kern und Chromosomenbestand in den Experimenten am Seeigeelei deutlich zutage tritt, so bieten doch einen noch viel schlagenderen Beweis hierfür die Radiumexperimente, welche von OSCAR GÜNTHER und PAULA HERTWIG an Amphibieneiern ausgeführt worden sind. Wie schon auf S. 361 gezeigt wurde, ist die Radiumbestrahlung gleichsam ein Reagens, welches auf das Chromatin einwirkt und es so schädigt, daß es die Fähigkeit, sich zu vermehren, verliert. Auf diese Weise kann der Experimentator durch energische Bestrahlung der Samenfäden, die uns schon in Kap. XI beschäftigt hat, den in das Ei eingedrungenen Samenkern aus dem Entwicklungsprozeß vollständig ausschalten. Trotzdem entwickeln sich solche Eier, jetzt freilich auf parthenogenetischer Grundlage,

der Kerne und ihrer Chromosomen. Da die Larven trotz intensivster Bestrahlung des zur Befruchtung verwandten Samens sich bis zum Alter von vier Wochen züchten lassen, sind sie schon sehr weit entwickelt, besitzen schon vollständig ausgebildete Extremitäten und am Schwanz einen breiten, durchsichtigen Flossensaum, der sich abtrennen und nach Färbung zu Balsampräparaten verwenden läßt (Fig. 352).

A

B

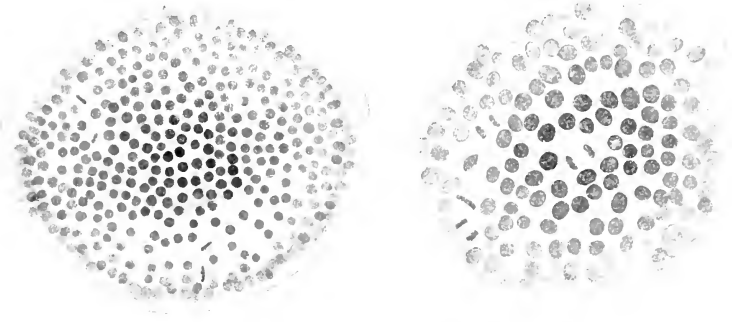


Fig. 337. A Normale Gastrula von *Strongylocentrotus lividus*, vom animalen Pol gesehen. B Gleichaltrige Gastrula von den gleichen Eltern, nach experimentell erzeugter Verdoppelung der im befruchteten Ei vorhandenen Chromosomenzahl. Nach BOVERI.

Der Flossensaum ist aber das günstigste, schon von FLEMMING viel benutzte Objekt zum Studium der Kernteilungsfiguren, die sich hier und da in den großen, flachen Epidermiszellen zerstreut finden. Bei geeigneter Lage der Muttersterne (Monaster) kann hier mit Sicherheit festgestellt werden, daß die Zahl der Chromosomen nur zwölf beträgt (Fig. 339). Es erklärt sich diese für eine somatische Zelle auf die Hälfte reduzierte, also haploide Zahl in unseren Experimenten leicht daraus, daß die bei der Eiteilung sich vermehrenden Kerne nach Ausschaltung des radiumbestrahlten Samenkerns nur aus der weiblichen Chromosomengarnitur bestehen.

Der haploide Kernzustand macht sich dann ferner auch in einer entsprechenden Verkleinerung sowohl des bläschenförmigen Kerns als auch der ganzen Zelle bemerkbar. Am schönsten sind diese Wechselbeziehungen an den roten kernhaltigen Blutkörperchen der Tritonen nachzuweisen, wie ein Blick auf ihre bei gleicher Vergrößerung aufgenommenen Abbildungen lehrt. Fig. 340 A stellt einige normale, diploidkernige, B einige haploidkernige, kleinere, ovale Blutkörperchen dar. Das gleiche gilt aber auch für die

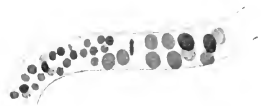


Fig. 338. Ein Stück der Wimpernschirm eines Pluteus von *Strongylocentrotus lividus* aus einem doppelt befruchteten Ei. Nach BOVERI.

Kerne von anderen Gewebszellen, von Leber-, Nerven-, Gallertzellen, quergestreiften Muskelfasern usw. Zu demselben Ergebnis führen Kernmessungen bei Frosch- und Krötenlarven, die bei entsprechenden Experimenten gezüchtet worden sind (GÜNTHER und PAULA HERTWIG).



Fig. 339.  
Mutterstern  
einer haploid-  
kernigen  
Tritonlarve.

Vom Zahlengesetz abweichende Chromosomenzahlen können auch noch aus manchen anderen Ursachen hervorgerufen werden. Bei der viel untersuchten *Ascaris megalocephala* sind hierüber die meisten Erfahrungen gesammelt worden.

Von diesem Eingeweidewurm kommen oft in demselben Wirtstier zwei Varietäten, *Ascaris megalocephala bivalens* und *univalens*, nebeneinander vor; die eine von ihnen besitzt in den Kernen der Geschlechtszellen zwei Chromosomen, die andere nur ein einziges. Mehrfach sind zwischen beiden Bastardbefruchtungen von HERLA und ZOJA beobachtet worden, und dabei konnte festgestellt werden, daß die Embryonalzellen der Bastardlarven bei der Karyokinese anstatt der für *Ascaris megalocephala bivalens* resp. *univalens* typischen Zahl von vier resp. zwei Chromosomen die anormale Dreizahl darbieten (Fig. 341).

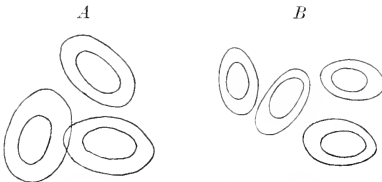


Fig. 340 A und B. Rote Blutkörperchen. A einer normalen (Fig. 353), B einer haploid-kernigen Tritonlarve (Fig. 352).

Die gleiche Zahlenveränderung kann aber auch die Folge einer anderen Störung im Entwicklungsverlauf sein. Es kann, wie von BOVERI und HERLA ermittelt worden ist, die Ausbildung einer Polzelle unterbleiben und infolgedessen das reife Ei die doppelte Chromosomenzahl wie gewöhnlich besitzen, also bei *Ascaris megalocephala univalens* zwei, bei *Ascaris megalocephala bivalens* vier. Wenn jetzt die normale Befruchtung geschieht, so erhält das befruchtete Ei im ersten Fall drei, im zweiten sechs Chromosomen, ein Verhältnis, das in der Folgezeit in allen Embryonalzellen wiederkehrt.



Fig. 342—347 gibt uns ein Beispiel nach BOVERI für *Ascaris megalocephala univalens*, Fig. 348 ein Beispiel nach HERLA für *bivalens*. In letzterem Falle kann übrigens auch die Sechszahl auf einem anderen Wege, nämlich durch Befruchtung

Fig. 341. Zweigeteiltes Ei von *Ascaris megalocephala bivalens*, das durch einen Samenkörper von *Asc. meg. univalens* befruchtet worden ist und daher Kerne mit drei Chromosomen enthält. Aus HERLA, Taf. XVII, Fig. 44.

eines normalen Eies durch zwei Samenkörper, verursacht werden.

Embryonalzellen mit einer noch höheren Chromosomenzahl können endlich bei *Ascaris* auch noch dadurch zustande kommen, daß durch abnorme Eingriffe zwei oder mehr Eier zur Verschmelzung zu einem Riesenei gebracht werden, welches außer den mehrfachen Eikernen infolge der Befruchtung zwei oder mehr Samenkerne einschließt. So teilt

ZUR STRASSEN Befunde von Doppelleiern der *Ascaris megalocephala bivalens* mit, die von zwei Samenelementen befruchtet worden sind und in deren Kernen bei der Mitose acht Chromosomen gezählt werden konnten (Fig. 349).

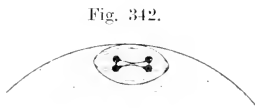


Fig. 342.



Fig. 344.

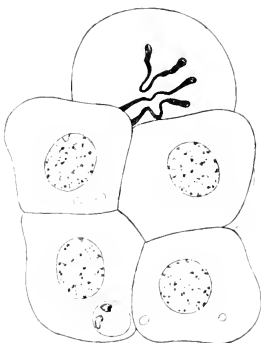


Fig. 346.

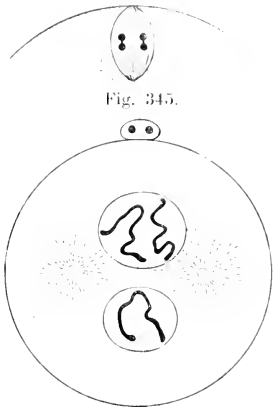


Fig. 343.

Fig. 345.

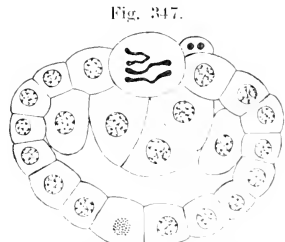


Fig. 347.

Fig. 342–347. Abnorme Eireifung von *Ascaris megalocephala univalens*, in deren Folge nur eine Polzelle gebildet wird (Fig. 342–344) und der Eikern (Fig. 345) anstatt eines Chromosoms deren zwei enthält. Infolge der Befruchtung entstehen Kerne mit drei Chromosomen (Fig. 345). Das abnorme Zahlenverhältnis macht sich auch bei der weiteren Entwicklung an den Kernen der Embryonen bemerkbar (Fig. 346 und 347).

Fig. 348. Ei von *Ascaris megalocephala bivalens*, das nur einen Richtungkörper gebildet hat und daher einen Eikern mit vier Chromosomen und zwei weitere Chromosomen vom Samenkern besitzt, so daß die Äquatorialplatte bei der Karyokinese sechs Chromosomen zählt. Nach HERLA, Taf. XVII, Fig. 54.

Fig. 348.

Fig. 349.



Fig. 349. Äquatorialplatte eines doppelt befruchteten und aus Verschmelzung zweier Eier entstandenen Doppelleies von *Ascaris megalocephala bivalens* mit acht Chromosomen, die aus Verschmelzung von zwei Ei- und zwei Samenkernen herrühren. Nach ZUR STRASSEN, Taf. XVI, Fig. 11a.

In seiner Arbeit „Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichender Chromosomenzahl“ berichtet WINKLER, daß es ihm gelungen ist, somatische Zellen von *Solanum* durch Pfropfung zur Verschmelzung zu bringen und diese dann zur Erzeugung eines neuen Individuums auf dem Wege der Adventivsproßbildung zu veranlassen. Es entstanden so tetraploidkernige Pflanzen (*Sol. nigrum gigas* und *Sol. lycopersicum gigas*), die sich von der diploidkernigen Mutterform durch deutlichen Riesenwuchs auszeichneten und in ihren Zellen eine doppelte Chromosomenzahl, 144 statt 72, aufwiesen.

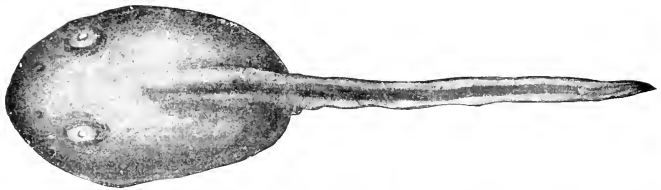


Fig. 350. 28 Tage alte normale Krötenlarve (*Bufo vulgaris*). Nach GÜNTHER HERTWIG.

Ein anderes Verfahren haben EL. und EM. MARCHAL eingeschlagen; sie haben bei Laubmoosen die Moosfrucht zerschnitten und durch Unterdrückung der auf diesem Zeitpunkt normalerweise eintretenden Reduktion bei der Regeneration aus ihrem Kallus ein Protonema mit diploider anstatt mit haploider Chromosomenzahl gezüchtet. Infolgedessen entstanden im weiteren Verlauf diploide Geschlechtszellen und aus ihrer Vereinigung tetraploide Moosrassen, deren Eigenschaften auch sonst noch mehrfach verändert waren.

Aber nicht nur im Experiment, sondern auch scheinbar spontan, als sog. Mutation, kommen solche Vermehrungen der Chromosomenzahl über die Norm vor. Wahrscheinlich unterbleibt in ganz vereinzelt Fällen aus Ursachen, die wir noch nicht klar übersehen, die normale



Fig. 351. 28 Tage alte Krötenlarve, gezüchtet aus einem Ei von *Bufo vulg.*, das durch Samen von *Rana fusca* befruchtet wurde, nachdem das Ei intensiv mit Radium bestrahlt worden war. Nach GÜNTHER HERTWIG.

Reduktion der Chromosomenzahl in den reifenden Geschlechtszellen. Je nachdem nun ein solches diploidkerniges Ei mit einem normalen, haploidkernigen oder aber mit einem ebenfalls unreduzierten diploiden Spermium befruchtet wird, entstehen triploide oder tetraploide Varietäten. Solche sind in den letzten Jahren sowohl von Botanikern als auch Zoologen mehrfach beschrieben worden; so eine triploide oder Semigigas-Form mit 21 Chromosomen und eine tetraploide oder Gigas-

Form mit 28 Chromosomen bei *Oenothera lamarckiana*, die selbst nur 14 Chromosomen besitzt (GATES, DE VRIES, LUTZ).

Ebenso unterscheiden sich, wie TISCHLER festgestellt hat, die einzelnen Rassen der EBbanane, *Musa sapientum*, als var. univalens, bivalens und trivalens, von denen die erste 16, die zweite 32 und die dritte 48 Chromosomen in ihren Kernen führt. Ebenso existiert bei der Primel eine Gigas-Form mit der tetraploiden Chromosomenzahl (GREGORY, KEEBLE).

Bei Tieren haben G. und P. Hertwig das Vorkommen triploider Froschlaryen beschrieben. Nach den Angaben von ARROM besitzt *Artemia salina* bivalens doppelt so viel Chromosomen als *Artemia salina* univalens.

Allen diesen tetraploiden Individuen ist es eigentümlich, daß nicht nur entsprechend dem verdoppelten Kernvolumen die Größe ihrer Zellen zugenommen hat, sondern daß damit auch eine vermehrte Körpergröße Hand in Hand geht, der sie ja auch den Beinamen Gigas verdanken. Interessant ist es nun, daß, wie eine Vermehrung der Chromosomen-

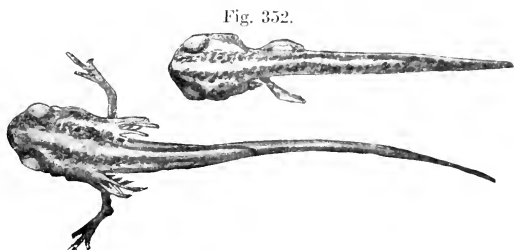


Fig. 353.

Fig. 352. 27 Tage alte Tritonzwerglarve, gezüchtet aus einem Ei von Triton vulg., das mit Samen von *Salamandra maculata* befruchtet wurde, nachdem dieser zwischen zwei sehr starken Mesothoriumpräparaten intensiv bestrahlt worden war. Nach OSCAR HERTWIG.

Fig. 353. 27 Tage alte normale Larve von Triton vulgaris. Nach OSCAR HERTWIG.

zahl zu einer Art Riesenwuchs, umgekehrt eine Verminderung der Chromosomenzahl zur Ausbildung zwerghafter Individuen führt, eine Erscheinung, auf die zuerst G. HERTWIG aufmerksam gemacht hat. Sehr schön ist dieser Zwergwuchs an einer parthenogenetischen haploidkernigen Krötenlarve (Fig. 351) und einer haploidkernigen Tritonlarve (Fig. 352) zu sehen, die im Alter von vier Wochen mit gleichaltrigen normalen Kontrolllarven (Fig. 350 und 353) abgebildet sind.

Alle hier angeführten Fälle von Abänderungen in der normalen Chromosomenzahl sind für die Zahlenkonstanz der Chromosomen insofern besonders wichtig, weil alle Tochterkerne, die im Laufe der Embryonalentwicklung aus einer Mutterzelle mit veränderter Chromosomenzahl hervorgehen, den veränderten Charakter nicht wieder verlieren. Die Zelle besitzt offenbar nicht das Vermögen, die eingetretene Störung in der Chromatinverteilung nachträglich zu regulieren, und die für jede Zellart charakteristische Kernplasmarelation wird dadurch aufrecht erhalten, daß die Plasmamenge sich nach der Kernmenge unreguliert,

Ganz anders gestaltet sich das Resultat, wenn wir einen Plasmadefekt setzen. Wenn dieser nicht den Tod der Zelle herbeiführt, so wird derselbe stets wieder ersetzt, ohne daß die Kerngröße oder gar die Chromosomenzahl beeinflußt würde. In Wachstum und Vermehrung begriffene Zellen, die einen Plasmadefekt erlitten haben, regenerieren erst denselben, ehe sie sich wieder zur Teilung anschicken.

Interessant ist es, das Schicksal von befruchteten Eiern zu verfolgen, von denen ein Stück Plasma durch Schütteln oder Zerschneiden entfernt worden ist, weil das Ei während des Furchungsprozesses keine plasmatische Substanz neu bildet, also den Defekt zunächst nicht zu ersetzen vermag. Da aber mit dem Eiplasma auch „kernbildende“ Stoffe entfernt worden sind, so muß der Kernvermehrungsprozeß schon früher beendet werden als bei einem Ei ohne solchen Plasmadefekt, und es zeigt sich, daß erwartungsgemäß das Eibruchstück die Gastrulation mit weniger Kern- und entsprechend weniger Zellensubstanz beginnt; aber die Zellgröße und die Kernplasmarelation ist genau dieselbe, ob sich die Gastrula aus einem ganzen Ei oder einem beliebig kleinen Eibruchstück bildet. Während anfangs natürlich die Gastrula aus dem Eifragment erheblich kleiner ist, wird später durch vermehrte Zellteilungen der Größenunterschied meist völlig ausgeglichen; das zeigen ja die Zwillinge, die sich aus einem einzigen Ei entwickelt haben und die trotzdem im ausgewachsenen Zustand nicht von halber, sondern von normaler Größe sind.

Zusammenfassend läßt sich das Ergebnis über die Kernplasmarelation kurz folgendermaßen formulieren: Kern und Plasma stehen in einem quantitativen, für jede Zellart charakteristischen Wechselverhältnis. Die Zahl der Chromosomen ist ausschlaggebend für die Kerngröße, diese wiederum bestimmend für die jeweilige Plasmamenge. Plasmadefekte werden stets ohne dauernde Größenveränderungen des Kerns regeneriert, dagegen setzen Veränderungen der Chromosomenzahl die Kerngröße herab und können nicht reguliert werden. Die typische Kernplasmarelation wird dann dadurch wieder hergestellt, daß sich die Plasmamenge entsprechend umstellt und der veränderten Kerngröße anpaßt.

### **Die qualitativen Wechselwirkungen zwischen Kern und Plasma.**

Schwieriger zu erforschen und auch zurzeit nur teilweise in ihren allgemeinen Umrissen erkennbar sind die qualitativen Wechselwirkungen, die der Kern und das Plasma in dem so außerordentlich komplizierten Getriebe des Zellebens aufeinander ausüben. Schon bei Besprechung der Karyokinese (S. 196) traten uns Einwirkungen des Kerns auf den Zellinhalt im ganzen äußerlich sichtbaren Verlauf, in der zu- und abnehmenden Strahlung je nach den einzelnen Stadien des Teilungsprozesses und bei der Durchschnürung selbst entgegen und ließen sich außerdem noch durch geeignete Experimente feststellen. Aber auch in der Ruheperiode spielt der Kern offenbar eine wichtige Rolle im Zellstoffwechsel; das zeigen

die Beobachtungen über die Stellung des Kerns, welche auf seine Beteiligung bei formativen und nutritiven Prozessen hinweisen.

Nach den ausgedehnten, wichtigen Untersuchungen von HABERLANDT (XIII 1887) befindet sich der Kern von jungen, sich entwickelnden



den Pflanzenzellen „meist in größerer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle, an welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert.“ Dies gilt sowohl für das Wachstum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speziell für das Dicken- und Flächenwachstum der Zellohaut. Ist mehr als eine Stelle im Wachstum bevorzugt, so nimmt der Kern eine solche zentrale Lage ein (Fig. 354 *II*), daß er von den Orten ausgiebigsten Wachstums ungefähr gleich weit entfernt ist. Zuweilen stellen Plasmastränge (Fig. 354 *II*) eine Verbindung der Kerne mit den Wachstumsstätten auf kürzestem Wege her. In der ausgebildeten Zelle behält der Kern seine frühere Lage nur in der kleinen Anzahl der Fälle bei. Gewöhnlich verläßt er den in der wach-

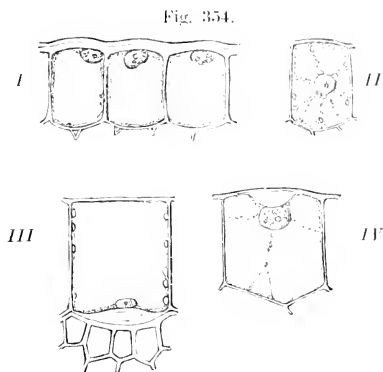
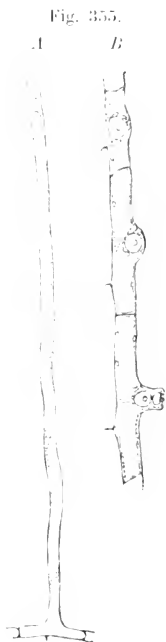


Fig. 354. *I* Epidermiszellen des Laubblattes von *Cypripedium insigne*. Nach HABERLANDT, Taf. I, Fig. 1.   
*II* Epidermiszelle von *Luzula maxima*. Nach HABERLANDT, Taf. I, Fig. 3.   
*III* Epidermiszelle der Fruchtschale von *Carex panicea*. Nach HABERLANDT, Taf. I, Fig. 14.   
*IV* Junge Epidermiszelle des Laubblattes von *Aloë verrucosa*. Nach HABERLANDT, Taf. I, Fig. 7.

Fig. 355. *A* Wurzelhaar von *Cannabis sativa*. Nach HABERLANDT, Taf. II, Fig. 26.

*B* Entstehung der Wurzelhaare von *Pisum sativum*. Nach HABERLANDT, Taf. II, Fig. 22.



senden Zelle innegehabten Platz und zeigt dann zumeist eine unbestimmte, in einzelnen Fällen jedoch aufs neue eine bestimmte Lagerung“.

Von den zahlreichen Beobachtungen, an denen HABERLANDT diese Sätze begründet, teilen wir einige lehrreiche Beispiele mit. Die Epidermiszellen vieler Pflanzen zeigen häufig Verdickungen entweder an ihrer nach außen oder nach innen gerichteten Wandfläche. Je nachdem liegt der Kern entweder der Außenwand oder der Innenwand, und zwar der Mitte der Verdickung dicht an. In sehr anschaulicher Weise lehren dies die in Fig. 354 zusammengestellten Beispiele: Nr. *I* eine Zellreihe von der Epidermis des Laubblattes von *Cypripedium insigne*; Nr. *III*

eine Epidermiszelle der Fruchtschale von *Carex panicea*; Nr. IV eine junge Epidermiszelle des Laubblattes von *Aloe verrucosa*.

Eine zweite Reihe von Beobachtungen betrifft das Wachstum ober- und unterirdischer Pflanzenhaare. Die zarten Wurzelhaare der Pflanzen zeigen ein deutlich ausgesprochenes Spitzenwachstum. Hier findet sich denn auch der Kern, solange das Wachstum andauert, stets in der Spitze (Fig. 355 A), während er in ausgewachsenen, alten Haaren sich weiter von ihr entfernt hat. Wenn ein Wurzelhaar sich aus einer Epidermiszelle neu anlegt, so geschieht dies stets durch Ausstülpung der über dem Zellkern gelegenen Partie der Außenwand (Fig. 355 B). Bei manchen Pflanzen (*Brassica oleracea*) kann sich die Zelle des Wurzelhaares verzweigen, wobei dann der einfache Kern in einen der Zweige hineinrückt. Dieser wird dann sowohl der protoplasmareichste als auch der längste, während die anderen Zweige zu wachsen aufhören.

Von den Wurzelhaaren unterscheiden sich die oberirdischen Haare dadurch, daß sie ein basipetales, interkalares Wachstum besitzen, wie HABERLANDT durch Messungen festgestellt hat. Infolgedessen liegt hier der Kern nicht in der Spitze, sondern ungefähr da, wo sich der sekundäre, basale Vegetationspunkt befindet und das Längenwachstum am längsten andauert. Unter Sternhaaren (Fig. 356) versteht man eigentümliche, einzellige Gebilde, die sich nach ihrem peripheren Ende in mehrere, in radiärer Richtung auseinanderweichende Zweige spalten. Hier liegt der Kern im Mittelpunkt der Verzweigung, solange die formativen Prozesse andauern; rückt dann aber nach beendetem Wachstum wieder näher an die Basis heran.

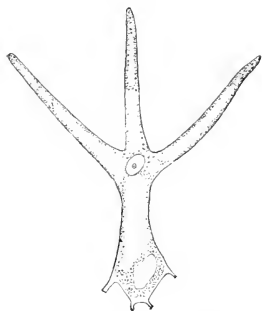


Fig. 356. Junges Sternhaar von *Aubrieta deltoidea*. Nach HABERLANDT, Taf. II, Fig. 28.

seitliche Schläuche stets unmittelbar über einem Kern, der sich in nächster Nähe der Wandung befindet. Bei *Vaucheria* und anderen vielkernigen Algen gibt es, wie bei den höheren Pflanzen, besondere Vegetationspunkte, von denen das hauptsächlichste Wachstum ausgeht; an diesen sieht man nun zahlreiche kleine Kerne der Zellulosemembran unmittelbar angelagert, dann folgt eine Schicht von Chromatophoren, während in dem übrigen Teil der Zelle die Lage gerade eine umgekehrte ist.

Noch auffälliger ist die Beziehung der Kerne zur Bildung der Zellhaut bei den Erscheinungen, die sich bei der Wundheilung von *Vaucheria* beobachten lassen. Denn jetzt treten zahlreiche kleine Kerne in dem an der Wundstelle sich ansammelnden Protoplasma auf; sie rücken also an die Oberfläche empor, die Chlorophyllkörner dagegen werden gerade in entgegengesetzter Richtung zurückgezogen. Kerne und Chlorophyllkörner tauschen so ihre Plätze gegeneinander aus. Durch diese Wahrnehmung widerlegt sich zugleich der sonst leicht zu erhebende Einwand, daß der oder die Kerne einfach

Auch Pilze und Algen liefern Belege für eine Teilnahme des Kerns an den formativen Prozessen. Beiden vielkernigen Hyphen von *Saprolegnia* bilden sich

an den Stellen vorgefunden würden, zu denen das Protoplasma in größerer Menge zuströme und sie mit sich schleppe. Denn dann wäre eine gleichzeitige entsprechende Verlagerung der viel kleineren Chlorophyllkörner noch eher zu erwarten, zumal diese ja unter dem Einfluß verschiedener Beleuchtung sehr leicht ihren Ort verändern. Von dieser Wanderung bleiben nun aber wieder die Kerne unberührt.

„Wir sehen also“, bemerkt HABERLANDT, „daß Zellkerne und Chlorophyllkörner unabhängig voneinander bestimmte Ortsveränderungen zeigen, welche, vorausgesetzt, daß dieselben passiv erfolgen, keinesfalls durch Bewegungen des gesamten Körnerplasma bewirkt werden können. Wenn nun das strömende Plasma betreffs der mitzuführenden Inhaltkörper gewissermaßen eine bestimmte Auswahl trifft, in dem einen Falle den größeren Zellkern mitschleppt, die kleineren Chromatophoren zurückläßt, im anderen Falle wieder die Chromatophoren verschiebt und die ebenso kleinen oder oft noch kleineren Zellkerne unverrückt läßt, so kann eine solche Verschiedenheit der Be-

Fig. 357.

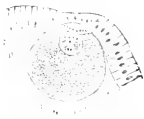
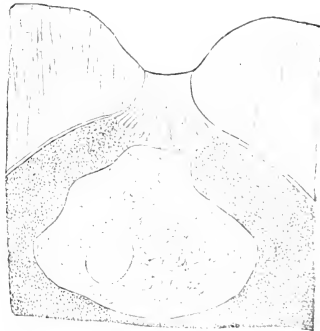


Fig. 357. Junges Ei von *Adamsia rondeleti*. Vergr. 145. Nach KORSCHULT.

Fig. 358. Querschnitt durch das periphere Ende und den Stiel einer Eizelle von *Sagartia parasifica* (nach O. und R. HERTWIG). Nach KORSCHULT, Fig. 10. Nach oben sieht man den gestreiften Stiel der Eizelle in das Epithel eindringen.

Fig. 358.



wegungserscheinungen doch nur den Sinn haben, daß durch sie bestimmte, mit der Funktion der Kerne, bzw. der Chromatophoren zusammenhängende Lagerungsweisen bezweckt werden.“

Ähnliche Beziehungen zwischen Lage und Funktion der Kerne, wie HABERLANDT für die Pflanzenzellen, haben KORSCHULT (XIII 1889) und andere für tierische Zellen nachgewiesen. Zellen, welche sich durch reichliche Aufnahme von Reservestoffen beträchtlich vergrößern, sind die Eier. Diese haben häufig das Keimbläschen an dem Orte gelagert, an dem vorzugsweise die Stoffaufnahme vor sich gehen muß. So nehmen z. B. bei einem Teil der Cölenteraten die Eier ihre Entstehung aus dem Entoderm und werden aus dem Inhalt des Gastrovaskularsystems durch Vermittlung von Entodermzellen ernährt. In Übereinstimmung mit dem oben aufgestellten Satz liegen in jungen Eiern die Keimbläschen ganz oberflächlich, und zwar an der nach der Gastralhöhle zugewandten Seite (Fig. 357). Bei manchen Aktinien (HERTWIG X 1879) reichen die Eier sogar noch lange Zeit mit einem stielartigen Fortsatz in das Darmepithel bis an seine Oberfläche heran (Fig. 358). Der Stiel läßt eine regelmäßige fibrillare Struktur erkennen,

wie sie überall da auftritt, wo ein reger Stoffaustausch stattfindet und bestimmte Bahnen einhält; der gestreifte Stiel läßt sich daher als ein besonderer Nährapparat des Eies in Anspruch nehmen. Auch hier liegt das Keimbläschen regelmäßig der Basis des Nährapparates unmittelbar an (Fig. 358). Ein ähnliches Verhalten trifft man in den schlauchförmigen Ovarien der Insekten, die in Eifächer und in Nährfächer gegliedert sind. Entweder ist hier wieder das Keimbläschen an das Nährfach dichter herangerückt, oder es zeigt das noch interessantere Verhalten, daß es nach dem Nährfach zu zahlreiche pseudopodienartige Fortsätze (Fig. 359) ausstreckt und dadurch nach der Seite, wo die Stoffaufnahme stattfindet, seine Oberfläche in auffälliger Weise vergrößert. Hier beginnt sich denn auch der Dotter in der Umgebung des Keimbläschens in zahlreichen dunklen Körnchen abzuschleimen, welche von den Nährzellen zugeführt worden sind. Bei den meisten Tieren werden die Eier durch Ver-

Fig. 359.

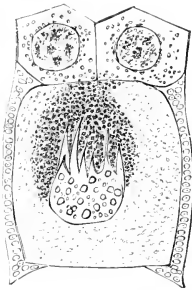


Fig. 360.

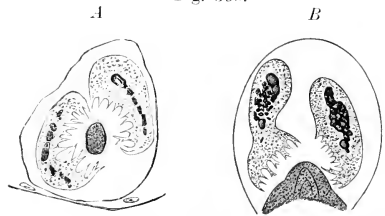


Fig. 359. Ein Eifollikel von *Dytiscus marginalis* mit angrenzendem Nährfach, in welchem eine reichliche Körnchenausscheidung stattfindet. Das Keimbläschen des Eies sendet Fortsätze aus nach der Richtung der Körnchenaufhäufung. Nach KORSCHULT.

Fig. 360. A Querschnitt einer sezernierenden Doppelzelle aus dem Eifollikel von *Nepa cinerea*. Die Bildung des Strahles ist noch im Gange. Vergr. 270 fach. Nach KORSCHULT.

B Längsschnitt einer Doppelzelle aus dem Eifollikel von *Nepa*. Bildung der Basis des Strahles. Vergr. 195fach. Nach KORSCHULT.

mittlung des Follikel-epithels ernährt. KORSCHULT findet dementsprechend, daß bei Insekten die Kerne der Follikelzellen, solange die Bildung des Dotters und des Chorions vor sich geht, unmittelbar an der nach dem Ei gerichteten Oberfläche liegen, dagegen nach Fertigstellung des Chorions in die Mitte der Zelle zurückweichen.

Noch frappanter ist das Verhalten der Kerne in den sog. Doppelzellen, welche strahlenartige Chitinfortsätze an dem Chorion der Eier von Wasserwanzen (*Ranatra* und *Nepa*) erzeugen (Fig. 360 A, B). Die Protoplasmakörper der beiden Zellen, welche einen Strahl zwischen sich ausscheiden, verschmelzen. Während der Ausscheidung schicken die beiden überaus großen Kerne an der nach dem Strahl zugekehrten Seite zahlreiche feine Fortsätze aus.

Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen ziehen HABERLANDT und KORSCHULT folgende, die Funktion des Zellkerns betreffende Schlüsse:

1. „Die Tatsache, daß der Kern gewöhnlich bloß in der jungen, sich erst entwickelnden Zelle eine bestimmte Lagerung zeigt, weist darauf

hin, daß seine Funktion hauptsächlich mit den Entwicklungsvorgängen der betreffenden Zelle zusammenhängt" (HABERLANDT).

2. „Aus der Art seiner Lagerung ist zu schließen, daß der Kern beim Wachstum der Zelle, speziell beim Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut, eine bestimmte Rolle spielt. Damit ist nicht ausgeschlossen, daß er in der ausgebildeten Zelle eventuell noch andere Funktionen zu erfüllen hat" (HABERLANDT).

3. Der Kern ist wie bei der Abscheidung, so auch bei der Nahrungsaufnahme der Zelle beteiligt. Außer in der Lage, kann sich dies auch darin kundgeben, daß der Kern nach dem Ort der Abscheidung und der Stoffaufnahme seine Oberfläche durch Ausstrecken zahlreicher Fortsätze vergrößert.

Noch wichtiger und beweisender als diese rein auf morphologische Beobachtungen gestützten Untersuchungen von KORSCHULT und HABERLANDT sind aber die

### Experimente, aus denen sich auf eine Wechselwirkung von Kern und Protoplasma schließen läßt.

Zunächst hat man Einzellige und isolierte Zellen vielzelliger Organismen in kernlose und kernhaltige Stücke zerlegt und für weiteres Schicksal vergleichsweise untersucht. Diese schon vor einer längeren Reihe von Jahren von GRUBER (1884—1886), KLEBS (1887), NUSSBAUM (1886), HOFER (1889) und VERWORN (1891) erfolgreich durchgeführten Experimente sind neuerdings dadurch ergänzt worden, daß nicht ganze Kerne, sondern nur einzelne Chromosomen aus einer Chromosomengarnitur entfernt und so das normale Verhältnis der Chromosomen zueinander abgeändert wurde (BOVERI 1907, BRIDGES 1922, WINKLER 1921). Ebenfalls in den letzten Jahren sind dann Versuche angestellt worden mit dem Ziel, die Rolle des Kerns bei dem Entwicklungsprozeß direkt zu erforschen (BOVERI 1889 und 1918, BALTZER 1921, HERBST 1914, GODLEWSKI 1906, G. O., P. HERTWIG 1912—1922).

Die ersten Entkernungsexperimente an pflanzlichen niederen Organismen hat KLEBS angestellt. Er zerlegte durch Plasmolyse in 16proz. Zuckertlösung die Zellen von Spirogyrafäden in ein kernhaltiges und mehrere kernlose Stücke. Obwohl die letzteren zuweilen sechs Wochen am Leben blieben, ehe sie zerfielen, zeigte sich doch in ihrer Lebensfunktion ein großer Unterschied im Vergleich zu den kernhaltigen Teilstücken. Die kernhaltigen Stücke fuhren fort zu wachsen und umgaben sich mit einer neuen, durch Kongorot leicht nachweisbaren Zellhaut. Die kernlosen dagegen blieben vollständig kuglig, vergrößerten sich nicht und konnten keine Zellhaut bilden. Wie sehr dieser Prozeß vom Vorhandensein des Kerns beeinflusst wird, geht in auffälliger Weise daraus hervor, daß, wenn die durch Plasmolyse erhaltenen Teilstücke nur noch durch eine feine Plasmabrücke verbunden sind, dieser Zusammenhang schon genügt, um das kernlose Stück zur Abscheidung von Zellulose zu befähigen.

Indessen gehen im Protoplasma gewisse Stoffwechselprozesse auch ohne Anwesenheit des Zellkerns vor sich: z. B. assimilieren die kernlosen Stücke noch und vermögen sowohl Stärke aufzulösen, als auch neu zu bilden, vorausgesetzt, daß sie einen Teil des Chlorophyllbandes besitzen. Wenn sie längere Zeit im Dunkeln gehalten sind,

werden sie stärkefrei durch Verbrauch der vorher abgelagerten Körnchen. In das Licht zurückgebracht, füllen sich die Chlorophyllbänder wieder mit neu assimilierter Stärke. Diese wird sogar reichlicher als beim kernhaltigen Teil angesammelt, wahrscheinlich aus dem naheliegenden Grunde, weil der Verbrauch der Stärke bei dem Darniederliegen allen übrigen Lebensfunktionen auf ein Minimum herabgesetzt ist. Kernlose Teilstücke von *Funaria hygrometrica* zeigen ein etwas abweichendes Verhalten, indem sie zwar Stärke auflösen, aber keine neue bilden können, trotzdem sie sechs Wochen am Leben bleiben. Beim Zerschneiden von *Vaucheria* erhält man größere und kleinere Protoplastmklumpen teils mit, teils ohne Kern. Die Lebensfähigkeit derselben, sowie das Abscheiden einer neuen Zellulosehülle ist an das Vorhandensein von mindestens einem Zellkern geknüpft (HABERLANDT 1887).

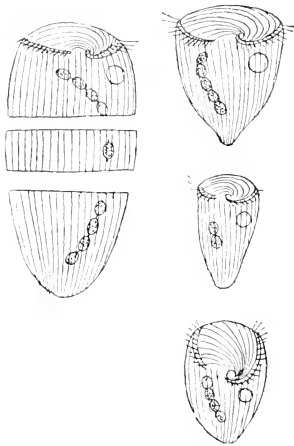


Fig. 361. *Stentor*, in drei kernhaltige Teilstücke zerschnitten (links); die daraus hervorgegangenen drei regenerierten *Stentoren* (rechts). Nach GRUBER und HÄCKER, Praxis und Theorie usw.

Sehr ähnliche Ergebnisse wie bei Pflanzen sind durch Zerstückerlungen von Amöben, Rhizopoden und Infusorien (Fig. 361) gewonnen worden. Zunächst hat sich auch bei ihnen gezeigt, daß gewisse Lebenserscheinungen des Protoplasmas, wie namentlich die Bewegungsfähigkeit und teilweise die Reizbarkeit, ziemlich unabhängig vom Kern vor sich gehen.

So fand VERWORN bei *Diffugia*, daß selbst kleine kernlose Teilstücke in der für das unverletzte Rhizopod charakteristischen Weise lange, fingerförmige Pseudopodien ausstreckten und noch nach fünf Stunden ihre Bewegungen fortsetzten. Auch waren sie noch vollkommen reizbar und reagierten auf mechanische, galvanische und chemische Reize durch Kontraktion ihres Körpers.

Protisten, welche besondere lokomotorische Organe, wie Cilien, Wimpern, Cirrhen usw. entwickelt haben, lassen nach VERWORN bei Teilungsversuchen eine vollständige Autonomie und Unabhängigkeit der Cilien vom Kern erkennen. Bei *Laecymaria* führt jeder des Kerns beraubte Körperteil nach seiner Abtrennung vom Körper dieselben Bewegungen aus, wie zur Zeit, als er noch mit ihm im Zusammenhang stand. Kleine Stücke von *Stylonychia*, die mit einer Anzahl Bauchwimpern versehen sind, machen mit diesen noch die eigentümlichen Laufbewegungen. Selbst bei einem kleinsten Plasmastückchen, das nur eine einzige Sprungeirre besitzt, fährt diese in ihren charakteristischen Bewegungen fort. Wenn sie nach hinten gerichtet war, wird sie von Zeit zu Zeit plötzlich nach vorn geschneilt, wodurch dem Teilstück ein kurzer Ruck nach rückwärts erteilt wird; darauf kehrt sie selbst wieder in die Ruhelage zurück usw. Ferner zeichnen sich die kontraktilen Vakuolen der Protisten gleich den Cilien und Cirrhen durch vollständige

Autonomie aus. Denn auch an kernlosen Stücken kann man sehen, wie sie sich tagelang rhythmisch kontrahieren (VERWORX).

Entsprechende Beobachtungen an kernlosen Fragmenten von Flimmerzellen höherer Organismen hat PETER (1899) gemacht, wie bereits früher (S. 146) erwähnt worden ist. In gleicher Richtung lassen sich ferner die Beobachtungen von G. und O. HERRWIG verwerten, daß Samenfäden, deren Kern durch intensive Radiumbestrahlung abgetötet war, doch noch lebhaftere Beweglichkeit zeigten, und daß ferner Eizellen, deren Kern gleichfalls durch Bestrahlung aufs schwerste geschädigt war, trotzdem sich normal besamen ließen und durch Kontraktion und das Abscheiden einer Befruchtungsmembran auf das Eindringen des Spermatozoons reagierten.

Schließlich zeigen auch die kernlosen roten Blutkörperchen und Lungenepithelzellen der Säugetiere, daß diese Zellen auch ohne Anwesenheit eines Kerns eine allerdings ganz beschränkte Spezialfunktion, den Gastransport bzw. -austausch längere Zeit zu erfüllen vermögen.

Im Gegensatz hierzu macht sich im Protozoenexperiment bei der Verdauung ein erheblicher Unterschied zwischen kernlosen und kernhaltigen Teilstücken bemerkbar. Während von diesen gefressene kleinere Infusorien, Rädertierchen usw. in der normalen Weise verdaut werden, hat bei jenen die Verdauung sowohl der Zeit nach, als auch an Intensität eine erhebliche Abnahme erfahren. Man kann hieraus schließen, daß es dem Protoplasma nur unter der Mitwirkung des Kerns möglich ist, verdauende Sekrete zu produzieren (HOFER, VERWORX). Besonders wichtig ist aber, daß, wie NUSSBAUM, GRUBER, HOFER und VERWORX in übereinstimmender Weise mitgeteilt haben, nur kernhaltige Teilstücke die verloren gegangenen Organe wieder durch Neubildung ersetzen und sich zu einem normalen Individuum, das wächst und sich vermehrt, umgestalten (Fig. 361). Kernlose Teile, selbst wenn sie größer als die kernhaltigen sind, können sich weder ergänzen noch wachsen, wohl aber längere Zeit, oft mehr als 14 Tage, eine Art von Scheindasein führen; schließlich zerfallen sie. Die formative Tätigkeit des Protoplasmas scheint daher in erster Linie unter dem Einfluß des Kerns zu stehen.

Waren bei den bisher besprochenen Versuchen die ganzen Kerne entfernt worden, so ist man neuerdings auch dazu übergegangen, den Einfluß des Fehlens einzelner Chromosome und abnormer Chromosomenkombinationen näher zu analysieren. BOVERI hat als erster in seinen Dispermieversuchen beim Seeigel diesen Weg beschritten; über seine Resultate ist auf S. 316 bereits berichtet worden. Das Endergebnis war, daß eine abnorme Chromosomenkombination, wie sie als Folge der Dispermie häufig auftritt, für die Erkrankung der Furchungszellen im Beginn der Gastrulation, also mit dem Einsetzen des Plasmawachstums, verantwortlich zu machen ist. Sehr interessante Beobachtungen von BRIDGES (1922) an *Drosophila* mit abnormem Chromosomenbestand lassen sich in gleicher Richtung verwerten. BRIDGES konnte den Nachweis führen, daß, wenn in dem diploiden Chromosomensatz, der bei *Drosophila* aus vier ungleich großen Chromosomenpaaren besteht, abnormerweise ein einzelnes, und zwar das kleine runde, sog. vierte Chromosom anstatt doppelt nur einmal vorhanden ist, dieses Haplo-

IV-Exemplar nach der Nomenklatur von BRIDGES, sich in einer ganzen Reihe von Eigenschaften von einem normalen Tier unterscheidet. Haploide bei dem zweiten oder dritten Chromosom soll sogar tödlich wirken. Nach BRIDGES haben wir anzunehmen, daß die einzelnen Chromosome mit ihren Genen in ihrer Wirksamkeit auf das Plasma gegenseitig genau „ausbalanciert“ sind, daß daher der Defekt eines einzelnen Chromosoms aus einer vollständigen Garnitur den normalen Gleichgewichtszustand verschiebt und damit das Endresultat beeinflusst. Weitere Beobachtungen dieser Art werden wir noch im Kapitel über die Geschlechtsdifferenzierung anführen. Sie sprechen dafür, daß auch der als „männlich“ und „weiblich“ bezeichnete Zustand von Zellen und Organen das Resultat von verschiedenen Gleichgewichtszuständen ist, in dem sich die geschlechtsbestimmenden Erbfaktoren jeweilig befinden.

Sehr wichtige Einblicke in die Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma haben uns ferner die Experimente ermöglicht, welche die Rolle des Kerns im Entwicklungsprozeß verfolgen; sie sind von G. HERTWIG (1922) zum Gegenstand einer eingehenden kritischen Untersuchung gemacht worden. Hier sind zunächst die Radiumversuche an tierischen Keimzellen zu nennen, über deren Resultate der Leser bereits auf S. 232 und 361 unterrichtet ist. Weitere Angaben über die Radiumwirkung auf den vielzelligen Organismus finden sich ferner im Kap. XXI. Aus ihnen läßt sich der Schluß ziehen, daß der Kern bei der Differenzierung der Gewebe maßgebend beteiligt ist; wird doch die Ausbildung von Nervenzellen, von Sinneszellen (augenlose Radiumlarven), von Muskelgewebe nicht zu Ende geführt oder unterbleibt ganz, wenn der Kernapparat infolge der Radiumbestrahlung nicht normal funktioniert.

Bemerkenswert ist ferner die Beobachtung, daß nicht nur die Plasmadifferenzierung abnorm verläuft, sondern gleichzeitig auch der Kern Zerfallserscheinungen aufweist, und daß ferner nicht alle Zellen des Embryo, die sämtlich das „Radiumchromatin“ in ihren Kernen führen, gleichzeitig erkranken, so daß z. B. die Kerne der Bindegewebs- und Hautepithelzellen noch intakt, die Kerne der Retina oder des Zentralnervensystems dagegen schon aufs schwerste morphologisch verändert sind. G. HERTWIG gibt hierfür folgende Erklärung: „Die einzelnen Kerne des Embryo verhalten sich verschieden, weil ihre funktionelle Beanspruchung in den verschiedenen Zellen bzw. Zellkomplexen eine ganz verschiedene ist. Erst wenn das Radiumchromatin funktionell dadurch in Anspruch genommen wird, daß es in wechselseitige Beziehungen zum Protoplasma tritt, dann zeigen sich die Folgen seiner krankhaften Beschaffenheit im abnormen Verlauf dieser Reaktionen, die schließlich den Zerfall des Radiumchromatins zur Folge hat.“

Zu ähnlichen Schlüssen führen die Versuche, bei denen der Experimentator den Kern durch Bastardierung in ein ihm fremdes Plasmamilieu versetzt und seine Reaktionen mit demselben studiert. Wenn man unkernete Eier von Seeigeln (BOVERI 1896 und 1918) und Amphibien (G. HERTWIG 1913, P. HERTWIG 1921, 1922, BALTZER 1921) mit artfremden Samen befruchtet, so läßt sich genau bestimmen, wie weit der artfremde Samenkern für sich allein die Entwicklung zu leiten vermag. Meist kommt dieselbe, selbst bei nahe verwandten Arten, im Beginn der Gastrulation zum Stillstand. Aus dieser Beobachtung zieht



G. HERTWIG den Schluß, daß der Kern für die Umformung von Dotter in Plasma notwendig ist, und daß dieselbe in diesem Fall unterbleibt, weil der artfremde Kern auf die artspezifischen Reservestoffe offenbar nicht die nötige spezifische, fermentative Wirkung zu entfalten in der Lage ist.

Gibt man dem artfremden Spermakern einen artgleichen Partner mit, indem man den Eihalkern nicht entfernt, so schreitet die Entwicklung weiter fort, weil jetzt der artgleiche Eihalkern die Umwandlung von Dotter in Plasma und damit das Zellwachstum ermöglicht. Entweder kann nun die Fremdheit zwischen Spermahalkern und dem Eiplasma so groß sein, daß eine spezifische Wechselwirkung auch im weiteren Entwicklungsverlauf ausbleibt, dann entstehen, wie GODLEWSKI (1906) bei Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Antedon* ♂ gefunden hat, rein mütterliche Larven, deren Kernapparat zur Hälfte aus *Antedon*material besteht. Dasselbe erhält von der artgleichen Kernhälfte alle Bedingungen für sein Wachstum geliefert und vermag sich ungestört weiter zu vermehren, wie ein Parasit, der so lange dem Wirt ungefährlich ist, solange er nicht Gelegenheit hat, in das Lebensgetriebe bestimmend einzugreifen.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle von artfremder Bastardierung bleibt der Spermakern aber nicht dauernd an der Entwicklung unbeteiligt; sind die Beziehungen zwischen dem Spermakern und dem Eiplasma harmonisch, so entsteht ein fertiler Bastard mit mehr oder minder ausgeprägten väterlichen Charakteren; sind sie dagegen disharmonisch, so entstehen Bastardlarven mit den verschiedensten Mißbildungen und Entwicklungsstörungen, die einen hohen Grad von Übereinstimmung mit den Radiumlarven aufweisen, indem Störungen bei der Gastrulation, Defekte des Zentralnervensystems und der Augen, ferner Sterilität mit Zerfallsercheinungen an den Kernen zur Beobachtung gelangen. G. HERTWIG zieht aus diesen Versuchsergebnissen den Schluß, daß der artfremde Spermakern an den Wachstumsvorgängen, die zur Gastrulation führen, ferner an der histologischen Differenzierung der Nerven-, Sinnes- und Fortpflanzungszellen aktiv sich beteiligt, daß er aber infolge der Artfremdheit des Protoplasmas bei diesen verschiedenen Aufgaben scheitert und infolge seiner disharmonischen funktionellen Beanspruchung erkrankt und zugrunde geht.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß der Kern die ganzen Zellwachstums- und -differenzierungsprozesse, die sich bei der Entwicklung abspielen, maßgebend beeinflußt. Zugleich lehren aber auch diese Experimente, daß andererseits auch der Kern von dem Plasma beeinflusst wird: ja G. HERTWIG spricht direkt von einer „sensiblen Periode der Zellkerne“, in der sich die Kerne befinden, die an der Plasmadifferenzierung aktiv beteiligt sind und infolge dieser Tätigkeit besonders leicht vom Plasma aus verändert werden können. Im Gegensatz hierzu sind die Kerne viel stabiler, wenn sie mehr inaktiv sind, wie es in ausgewachsenen, ausdifferenzierten Zellen der Fall ist, wo viele Lebensprozesse im Protoplasma ohne Mitbeteiligung des Zellkerns sich abspielen (S. 448).

Abgesehen von den soeben angeführten Radium- und Bastardierungsexperimenten läßt sich nun noch eine ganze Reihe von Beobachtungen in gleicher Richtung verwerthen.

**Beobachtungen und Experimente über die Beeinflussung des Kerns durch das Protoplasma und die „sensible Periode der Kerne“.**

Zunächst sind hier einige Beobachtungen anzuführen, die zeigen, daß der Zellkern durch eigentümliche, charakteristische Stoffwechselprodukte, die oft mikroskopisch deutlich nachweisbar in dem Plasma der Eizelle abgelagert sind, in seiner Tätigkeit oder sogar in seiner morphologischen Struktur beeinflußt werden kann. Im 8. Kapitel ist der Prozeß der Chromatindiminution beschrieben worden. In der zweigeteilten Eizelle von *Ascaris megaloccephala* bilden sich nur in der einen Furchungszelle aus dem ruhenden Kern vier normale, schleifenförmige Chromosomen, in der anderen Zelle zeigen dagegen die vier Chromosomen einen Zerfall in zahlreiche kleine Chromatinstücke, von denen ein großer Teil bei der Kernteilung in das umgebende Plasma ausgestoßen wird. Die Ursachen für diese merkwürdige Differenz im Verhalten der beiden Furchungskerne waren anfänglich unbekannt. Am nächsten lag die Annahme, daß eine qualitativ verschiedene Chromosomenteilung in der der Diminution vorausgehenden Mitose die Ursache sei, daß von je zwei Tochterchromosomen das eine später bei der nächsten Teilung diminuiert, das andere undiminuiert bleibt. Daher wurde denn auch die Diminution von WEISMANN als ein Beweis für das Vorkommen erbungleicher Kernteilung angeführt. BOVERI hat jedoch den Nachweis erbringen können, daß diese Anschauung eine irrige ist. Beobachtungen sowohl an dispermen als an zentrifugierten *Ascariseiern* haben vielmehr gezeigt, daß die Kernteilung ganz gleichartige Tochterkerne liefert, daß dagegen im Plasma lokalisierte Faktoren den Kern so beeinflussen, daß er entweder diminuiert oder unverändert bleibt.

Noch viel eindeutiger als bei *Ascaris* tritt der bestimmende Einfluß des Plasmas bei einem anderen, vor wenigen Jahren von KAHLE beschriebenen Falle von Diminution bei der Cecidomyide *Miastor* zutage. Bei ihren parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern ist an dem einen Pol ein durch besonders dunkle Körnelung ausgezeichneter Plasmabezirk vorhanden. Die Kerne, die bei der Furchung in diesen Bezirk zu liegen kommen, erfahren nun keine Veränderung ihrer Chromosome und liefern die späteren Geschlechtszellen, ebenso wie bei *Ascaris* aus den undiminuierten Kernen die Geschlechtszellen sich herleiten lassen (S. 212—214). Alle übrigen Kerne des gefurchten *Miastoreies* stoßen dagegen beträchtliche Teile ihrer stäbchenförmigen Chromosomen in das Eiplasma während der Mitose aus und werden so diminuiert. Bei *Miastor* bestehen also direkt sichtbare Wechselwirkungen zwischen dem Kern und bestimmten Eiplasmasubstanzen; letztere können wir auch, da sie die späteren Keimzellkerne bestimmen, als Keimbahnkörper (BUCHNER) bezeichnen.

Die Erscheinung, daß schon frühzeitig, ja oft schon im unbefruchteten Ei bestimmte Plasmabezirke, die später beim Furchungsprozeß die Geschlechtszellen aus sich hervorgehen lassen, durch gewisse Einschlüsse leicht kenntlich sind, ist neuerdings häufig bei zahlreichen Insekten, bei einigen Crustaceen und vereinzelt Würmern beobachtet worden, ohne daß in diesen Fällen eine so deutliche, morphologisch sichtbare Beeinflussung des Verlaufs der Kernteilung wie bei *Miastor* damit verknüpft wäre. Häufig ist dagegen auch hier eine Lähmung der Teilungsgeschwindigkeit der Kerne in denjenigen Zellen, die den

Keimbahnkörper bei der Furchung mitbekommen, festzustellen derart, daß, während die übrigen Embryonalzellen sich noch rasch vermehren, die späteren Keimzellen eine längere Ruhepause durchmachen.

In der Fig. 362 *A* ist ein solcher, durch besondere Färbbarkeit leicht erkennbarer Keimbahnkörper an dem einen Pol eines Cladozerencies deutlich zu sehen. Bei der Vierteilung wird er einer Zelle allein zugewiesen (Fig. 362 *B*). Erst späterhin zerfällt der kompakte Körper in viele kleine Stücke und wird erst dann gleichmäßig auf die neu entstehenden Tochterzellen verteilt, die damit zu den Geschlechtszellen des neuen Individuums werden.

Ebenfalls beweisend für eine Beeinflussung des Kerns durch das umgebende Protoplasma sind ferner die Experimente von KUPELWIESER, GODLEWSKI und BALTZER über stamm- bzw. artfremde Bastardierungen über die bereits S. 380 berichtet wurde. Hier läßt sich der Einfluß des fremden Plasmas leicht nachweisen, indem der Spermakern nicht wie normal durch Flüssigkeitsaufnahme aufquillt, sondern kompakt bleibt und keine Chromosomen auszubilden vermag, oder daß, wie in den Experimenten von BALTZER und E. PINNEY bei Seeigel- und Fischkreuz-



Fig. 362 *A* und *B*. Keimbahnbestimmung bei *Polyphenus*. Nach KÜHS.

zungen, die väterlichen Chromosomen sich zwar noch normal ausbilden, sich aber bei der Mitose abnorm verhalten und so aus den Furchungskernen eliminiert werden.

Daß der Kern bei einer Schädigung des Protoplasmas ebenfalls in Mitleidenschaft gezogen werden kann und pathologische Strukturveränderungen zeigt, ist eine häufig zu beobachtende Erscheinung (vgl. Teil II, Kap. XVIII). Hier sei nur auf einige experimentelle Beobachtungen eingegangen, die zeigen sollen, daß der Kern diesen Veränderungen des Protoplasmas gegenüber nicht immer gleich stark reagiert, sondern zeitweise gegen sie empfindlicher ist, also eine sensible Periode besitzt.

STIEVE (1918, 1921) untersuchte den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke von Hülmern und Molchen. Er konnte bei beiden Tierarten übereinstimmend in der Entwicklung des Eierstockeies zwei empfindliche Abschnitte (sensible Perioden) unterscheiden: „In ihnen sind äußere, das ganze Tier treffende Schädigungen von hervorragendem Einfluß: Die Zeit von der Entstehung der Oocyte bis zur Ausbildung des gleichmäßigen Chromatingerüsts und die Zeit der Anhäufung des gelben Dotters, von der Auflösung des Chromatingerüsts bis zum Platzen des Follikels. Beide Abschnitte sind durch ihr rasches Wachstum

und die tiefgreifenden Veränderungen gekennzeichnet, die sich während ihrer Dauer an den Chromosomen abspielen. Während des Bestehens des gleichmäßigen Chromatingerüstes, also in der Zeit des äußerst langsamen Wachstums, sind dagegen die Oocyten fast ganz unempfindlich.“ Da diese letzteren beim Eintritt günstiger Lebensbedingungen zu völlig normalen, ausgebildeten Eiern sich entwickeln, so können wir den Schluß ziehen, daß bei ihnen auch der Kern nicht geschädigt worden ist, ganz im Gegensatz zu den Oocyten der sensiblen Periode, wo er deutliche Zerfallserscheinungen zeigt.

Lassen sich in den Versuchen von STEVE die Kernveränderungen direkt morphologisch nachweisen, so mußte sich TOWER (1906) zu ihrem Nachweis einer feineren Untersuchungsmethode bedienen, indem er die Nachkommen von Koloradokäfern untersuchte, die er vorher extremer Kälte ausgesetzt hatte. Nur diejenigen Nachkommen wiesen Veränderungen, namentlich der Pigmentierung, auf, deren Eltern während der Wachstumsperiode ihrer Eier die abnorme Temperatureinwirkung erfahren hatten; und diese Abänderung war in hohem Grade erblich, also nach der Kernidioplasmatheorie durch Veränderungen des Kernapparates bedingt. Eier dagegen, die vor dem Eintritt in die Wachstumsperiode oder nach beendetem Wachstum der gleichen Temperatur ausgesetzt worden waren, erwiesen sich in ihren Nachkommen völlig unbeeinflußt, ein deutliches Zeichen, daß ihr Kern keinerlei Veränderungen erfahren hatte.

Sehr beweisend für eine sensible, durch den verschiedenen Funktionszustand der Kerne bedingte Periode sind schließlich die interessanten Vererbungsstudien an Protisten von JOLLOS (1921). Er konnte zeigen, daß durch langdauernde Wärmeinwirkung bei *Paramecium* in der Regel nur das Plasma und der Makronukleus verändert wird, und so „Dauermodifikationen“ entstehen, die dann für längere Zeit gegen die Temperatur anders reagieren, als die *Paramecien* vor der Wärmebeeinflussung. Erbliche echte Mutationen (vgl. Kap. XXVII) konnten dagegen nur durch abgeänderte Außenbedingungen während einer Konjugationsperiode erzielt werden. Nur während dieses Stadiums erweist sich der Mikronukleus durch die Wärme in seiner Konstitution veränderlich, und diese „sensible Periode“ ist charakteristischerweise diejenige, wo der Mikronukleus infolge Auflösung und Schwund des Hauptkerns, der sonst die Stoffwechselfvorgänge beherrscht, selber diese Funktion übernimmt, bis er wieder durch Teilung einen neuen Makronukleus liefert.

### Die Kernidioplasmatheorie und die Entfaltung der Erbanlagen.

Gegen die Berechtigung der Kernidioplasmatheorie ist von verschiedenen Forschern, namentlich von VERWORN, der Einwand gemacht worden, daß Kern und Protoplasma in einem unlösbaren Wechselverhältnis zueinander stehen, und daß ein Teil ohne den anderen überhaupt nicht lebensfähig sei. Das Protoplasma sei daher ebenso wichtig für die Übertragung der erblichen Charaktere als der Kern. Mit Recht hat O. HERTWIG (1909) demgegenüber betont, daß ebenso wie im vielzelligen Organismus die einzelnen Organe mit bestimmten Funktionen betraut sind, und wir die Niere als Exkretionsorgan, das Auge als Lichtsinnesorgan und das Gehirn als Denkorgan mit Recht bezeichnen,

obgleich sie untereinander auch in einem dauernden, gesetzmäßigen Abhängigkeitsverhältnis stehen, auch das Protoplasma und der Kern im Haushalt der Zelle ihnen eigentümliche, besondere Funktionen haben müssen; daß daher der Kern der eigentliche Träger der Vererbungssubstanz sein kann, wenn er selbst als solcher nur im Zusammenhang des Ganzen zu wirken in der Lage ist. Aufgabe des Biologen ist es, die Partialfunktionen des Protoplasmas und des Kerns möglichst in ihre Einzelheiten zu verfolgen und zu sehen, ob die Resultate derartiger Untersuchungen mit der Kernidioplasmatheorie in Harmonie stehen. Wir glauben, daß dies nach den im XIII. Kapitel angeführten Tatsachen durchaus der Fall ist. Wir haben gesehen, daß einzelne Teilfunktionen differenzierter Zellen allein im Protoplasma unabhängig vom Kern ablaufen, so die Lokomotion, die Kontraktilität, die Reizleitung; andererseits aber haben wir feststellen können, daß der Zellstoffwechsel unter dem richtenden Einfluß des Kerns sich abspielt, daß der Kern maßgebend beim Wachstum, der Regeneration und der Differenzierung des Protoplasmas beteiligt ist.

Schließlich sei noch ein wichtiger Punkt hervorgehoben. Die Vererbungssubstanz muß relativ stabil sein, da sie ja das konservative Element in der Entwicklung und Umwandlung der Arten darstellt. Alle Einflüsse der Umwelt wirken zunächst auf das Protoplasma und durch dessen Vermittlung erst auf den im Zellinnern relativ geschützten Kern ein. Dieser ist nun, wie wir zu zeigen uns bemüht haben, gegen Plasmaeinflüsse nur in ganz bestimmten Perioden empfindlich, vornehmlich dann, wenn er funktionell Arbeit leistet und dabei besonders rege Stoffwechselbeziehungen zum Protoplasma unterhält. Wenn wir auf dem Boden der Kernidioplasmatheorie stehen, so wird in ihrem Lichte uns die Tatsache auch recht verständlich, daß erbliche Mutationen so schwer auslösbar sind (vgl. Kap. XXVII); denn bei den höhertierischen Organismen treten die Zellen, die später die Fortpflanzungszellen liefern, oft schon auf frühen Entwicklungsstadien in eine längere Ruheperiode ein, und die Kerne der Keimzellen leisten eigentlich nur funktionelle Arbeit während der Wachstumsperiode und ihrer speziellen histologischen Differenzierung in männliche und weibliche Fortpflanzungszellen (G. HERTWIG 1921).

Während der vielzellige tierische Organismus seine Fortpflanzungszellen durch Ausbildung einer besonderen Keimbahn möglichst den Einwirkungen der Außenwelt entzieht, indem er ihre Kerne von der differenzierenden Zelltätigkeit fernhält und sie nur auf eine kurze (sensible) Periode beschränkt, sehen wir bei den einzelligen Infusorien zwei Kerne ausgebildet, einen Makronukleus, der die Zelldifferenzierung und den Zellstoffwechsel reguliert und daher durch das Protoplasma relativ leicht beeinflussbar ist, und einen Mikronukleus, der als „Geschlechtskern“ dieser Tätigkeit entzogen und so gegen die modifizierenden Einflüsse des Protoplasmas geschützt ist. So führt uns auch diese Betrachtungsweise wieder dazu, den Kern als den Träger des Idioplasmas anzusprechen. In ihm, und zwar speziell in seinen Chromosomen, sind die Gene lokalisiert, die zeitweise aktiv werden und die Differenzierung des Plasmas maßgebend beeinflussen.

In welcher Weise allerdings die Einzelanlagen sich entfalten und die speziellen Eigenschaften oder den Charakter einer Zelle oder eines Zellkomplexes bestimmen, diese Frage ist noch nicht spruchreif. Hier

sollen nur noch kurz einige Ergebnisse neuerer Erbforschung angeführt werden, die uns gewisse Richtlinien geben, wie wir uns die komplizierten Beziehungen zwischen den Genen und den entfalteteten Erbcharakteren etwa vorzustellen haben.

So kam einmal ein einziges Gen einer größeren Anzahl von äußerlich beim erwachsenen Individuum zutage tretenden Eigenschaften zugrunde liegen. Folgendes von BAUR angeführte Beispiel ist hierfür recht lehrreich.

Eine weißblühende Löwenmaulpflanze unterschied sich nicht nur in der Blütenfarbe von einer anderen Löwenmaulpflanze, mit der sie gekreuzt wurde: sie war gleichzeitig wesentlich schwächer, wuchs langsamer, war empfindlicher gegen Frost und Parasiten und zeigte ferner noch einen weißlichen Saum an den Laubblättern. Man hätte nun erwarten können, daß alle diese Unterschiede, die weiße Blütenfarbe, der weißliche Blattrand, die Empfindlichkeit gegen Frost, der langsame Wuchs unabhängig voneinander gemendelt hätten; daß also z. B. in der  $F_2$ -Generation Pflanzen aufgetreten wären, die wohl die weiße Blütenfarbe, dafür aber hohen raschen Wuchs aufwiesen. Das war nun aber nicht der Fall. Die  $F_2$ -Generation verhielt sich nicht wie bei einer polyhybriden, sondern wie bei einer monohybriden Kreuzung; eine in  $F_2$  weißblühende Pflanze zeigte immer den ganzen Eigenschaftskomplex, Schwächlichkeit, Frostempfindlichkeit, weißlichen Blattrand. Dieser Eigenschaftskomplex mendelte in allen Kreuzungen gemeinsam als eine Einheit. Man muß also schließen, daß die scheinbar vielerlei Merkmale auf nur einem einzigen, mendelnden, idioplasmatisch bedingten Grundmerkmal oder Gen beruhen.

Das Verständnis erleichtert folgende von BAUR gegebene Erklärung. Danach fehlt der weißblühenden Pflanze ein Gen, das die Grundlage für die Blütenfarbstoffe bildet, wahrscheinlich aber auch gleichzeitig für einen Teil der Farbstoffe der grünen Blattchromatophoren zu ihrer Ausbildung notwendig ist. Deshalb zeigt die weißblühende Pflanze gleichzeitig eine herabgesetzte  $CO_2$ -Assimilation und deshalb wieder eine verminderte Wüchsigkeit. „Der eine idioplasmatisch bedingte Defekt hat also einen ganzen Eigenschaftskomplex zur Folge.“

Ein anderes derartiges Beispiel sei noch aus der tierischen Vererbungslehre angeführt. Bei Mäusen, Ratten und Kaninchen existiert ein gewisser Grundfaktor für Pigmentierung, dessen Fehlen bewirkt, daß die Tiere nicht nur eine unpigmentierte Haut, sondern auch weiße Haare und rote (pigmentlose) Augen besitzen. Gleichzeitig sind diese Albinos auch entschieden weniger widerstandsfähig gegen alle möglichen Infektionskrankheiten. Ein einziges Gen, d. h. ein mendelnder idioplasmatischer Unterschied, kann sich also in ganz verschiedenen Organen und in ganz verschiedener Weise äußern. Zur Illustration des eben Gesagten mögen ferner die Ähren zweier nur in einer Erbinheit verschiedenen Hafersippen dienen, die in Fig. 363 abgebildet sind.

Umgekehrt kann nun aber auch ein und dieselbe Außeneigenschaft nicht bloß von einem, sondern gleichzeitig von vielen Genen beeinflusst werden. Beispiele dieser Art hat uns namentlich NILSSON-EHLE beim Weizen kennen gelehrt. Hier wird die rote Kornfarbe durch drei verschiedene mendelnde Erbinheiten hervorgerufen. Infolgedessen gewinnt man bei der Kreuzung mit einer weißkörnigen Weizenart Resultate wie bei einem Trihybriden. Da nun schon eines dieser Gene für rote Farbe

genügt, um die Samenkörner, wenn auch weniger intensiv rot zu färben, weil rot dominant ist, so entstehen in der  $F_2$ -Generation durch Kombination der acht verschiedenen vom Bastard  $F_1$  gebildeten Keimzellen 64 neue Kombinationen, von denen nur eine einzige keins von den drei verschiedenen Genen für Rot enthält, also rein weiße Körner hervorbringt.

Neben diesen häufig vorkommenden Fällen, wo mehrere gleichsinnig wirkende Erbfaktoren ein Außenmerkmal beeinflussen, sind durch die Forschungen von CORRENS, BATESON, TSCHERMAK, CRÉNOT, BAUR und anderen ebenso zahlreiche Beispiele bekannt, wo erst durch das Zusammenwirken von mehreren, an und für sich verschieden wirkenden Genen ein neues, scheinbar einheitliches Außenmerkmal hervorgebracht wird. Diese Tatsache erklärt uns, warum bei der Kreuzung zweier rein züchtender Pflanzen- oder Tiervarietäten nicht allzu selten der Bastard scheinbar ganz neue, keinem der Eltern zukommende Eigenschaften aufweist, so z. B. zwei hellgefärbte Rassen einen dunklen Bastard  $F_1$  liefern. Die durch Inzucht gewonnene  $F_2$ -Generation ergibt dann häufig eine Spaltung in neun dunkel- und sieben hellgefärbte Exemplare; es



Fig. 363. Haferähren nach Nilsson-Ehle. *a* und *b* Ähren zweier nur in einer Erbinheit verschiedenen Sippen. Diese eine Einheit äußert sich in der Stärke und der Form der Grannen und der Behaarung. *c* Ähre einer in dieser Erbinheit heterozygoten Pflanze.

muß sich also um einen Fall von Dihybridismus handeln. Ein von BAUR analysierter Fall vom Löwenmaul soll diese Verhältnisse noch näher beleuchten. Eine elfenbeinfarbige und eine weiße Pflanze geben miteinander gekreuzt einen rosa Bastard. Nach BAUR besitzt nun die elfenbeinfarbige Pflanze die Fähigkeit, einen gelben Farbstoff in den Blüten auszubilden; die weiße Pflanze aber hat diese Fähigkeit nicht. Nennen wir das Gen für gelben Stoff *B*, so lautet für die elfenbeinfarbige Pflanze die Formel *BB*, für die weiße dagegen *bb*. Der elfenbeinfarbigen Pflanze geht dagegen die Fähigkeit ab, einen Stoff auszubilden, der die gelbe Farbe in rot umwandelt. Die weiße Pflanze hat dagegen diese Fähigkeit. Bezeichnen wir das Gen hierfür mit *F*, so kommt der weißen Pflanze die Formel *FF*, der elfenbeinfarbigen die Formel *ff* zu. Der Bastard hat hiernach die Formel *BbFf*; da in ihm die beiden vorher getrennten Gene *B* und *F* gleichzeitig vorhanden sind, so blüht er rot. Er bildet vier verschiedene Keimzellen: *BF*, *Bf*, *bF* und *bf*, aus deren Vereinigung in  $F_2$  16 Kombinationen sich ergeben,

von dem einen rot, drei elfenbeinfarbig und vier weiß blühen, wie es tatsächlich in dem Versuch von BAUR auch der Fall war.

Selbst noch ist noch erwähnenswert, daß häufig ein bestimmtes Gen im Cytoplasma bei der Entwicklung sich nicht manifestieren kann, weil die betreffende Außeneigenschaft durch eine andere Außeneigenschaft, die durch ein anderes Gen bedingt ist, verdeckt wird. Die letztere wird dann als epistatische, die nicht sichtbare als hypostatische bezeichnet. So verdeckt häufig eine dunkle Färbung eine hellere. Kreuzen wir ein solches tatsächlich doppelt gefärbtes Individuum mit einem ungefärbten, so spaltet der  $F_1$ -Bastard wie ein Dihybrid, und die hypostatische Färbung kommt bei drei von den verschiedenen 16  $F_2$ -Kombinationen rein zur Geltung, weil in ihnen das epistatische, verdeckende Merkmal fehlt.

Die hier gegebenen kurzen Ausführungen mögen genügen. Sie zeigen, daß die Beziehungen zwischen den Genen, die wir uns als ultramikroskopische Elementarteilchen mit eigener Wachstums- und Teilungsfähigkeit vorzustellen haben, und dem sichtbaren Endresultat des Entwicklungsprozesses sicherlich äußerst komplizierte sind. Mit Recht sagt H. J. MULLER (1922), ein Mitarbeiter MORGANS: Each of these effects, which we call a „character“ of the organism, is the product of a highly complex, intricate, and delicately balanced system of reactions, caused by the interaction of countless genes; and every organic structure and activity is therefore liable to become increased, diminished, abolished or altered in some other way, when the balance of the reaction system is disturbed by an alteration in the nature of the relative quantities of any of the component genes of the system.“



## Literaturverzeichnis I. Hauptteil.

### Lehr- und Handbücher.

- Aberhalden, E.**, Lehrbuch der physiol. Chemie, Berlin-Wien, 3. Aufl. 1916.  
**Bateson, W.**, Mendels Principles of heredity, Cambridge 1909.  
**Baur, E.**, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin 1911, 3. Aufl. 1919.  
**Bernard, Claude**, 1878, Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux, 1885, 2. Aufl.  
**Buchner, P.**, Praktikum der Zellenlehre, Berlin, Bornträger, 1915.  
**Delage, Yves**, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale, Paris 1895.  
**Dürken, B.**, Einführung in die Experimentalzoologie, Berlin 1919.  
**Ernst, P.**, Die Pathologie der Zelle, Hdbuch Allg. Pathol. Bd. III, 1, 1915.  
**Goldschmidt, R.**, Einführung in die Vererbungswissenschaft, Leipzig 1911, 3. Aufl. 1920.  
**Gurwitsch, A.**, Vorlesungen über allgem. Histologie, Jena 1913.  
**Haeckel, E.**, Generelle Morphologie, 1866.  
**Haecker, V.**, Allgemeine Vererbungslehre, Braunschweig 1911, 3. Aufl. 1921.  
**Heidenhain, M.**, Plasma und Zelle, 1. Lief. 1907, 2. Lief. 1911.  
**Henneguy, F.**, Leçons sur la cellule, 1896.  
**Hertwig, Oskar**, Lehrb. d. Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. Wirbeltiere, 10. Aufl. 1915.  
**Hertwig, Richard**, Lehrbuch der Zoologie, 13. Aufl. 1922.  
**Höber, R.**, Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe, Leipzig, 4. Aufl. 1914.  
**Johannsen, W.**, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 1. Aufl. Jena 1909.  
**Kassowitz, A.**, Allgemeine Biologie, 1899.  
**Lang, Arnold**, Experimentelle Vererbungslehre, Jena 1914.  
**Meyer, Arthur**, Morph. u. phys. Analyse der Zelle der Pflanz. u. Tiere, Jena 1920.  
**Morgan, Th. H.**, Die stoffliche Grundlage der Vererbung, Deutsche Ausgabe von H. Nachtsheim, Berlin 1921.  
**Nägeli, C.**, Mechanisch-physiolog. Theorie der Abstammungslehre, Leipzig 1884.  
**Nußbaum, Karsten, Weber**, Lehrbuch der Biologie f. Hochschulen, Leipzig 1911.  
**Petersen, H.**, Histologie und mikroskopische Anatomie, Bergmann 1922.  
**Pfeffer, W.**, Pflanzenphysiologie, 1881, 2. Aufl. von Bd. 1 1897, 2. Aufl. von Bd. 2 1904.  
**Plate, L.**, Vererbungslehre, Leipzig 1913.  
**Sachs, J.**, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen, 1865, -- Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882.  
**Spencer, Herbert**, Prinzipien der Biologie, Bd. 1 u. 2, 1876 u. 1877.  
**Strasburger, Jost, Schenk, Karsten**, Lehrbuch der Botanik, 11. Aufl. 1921.  
**Verworn, M.**, Allgemeine Physiologie, Jena, 6. Aufl. 1915.  
**Wilson, E.**, The cell in development and inheritance, II. Ausgabe, 1900.  
**Winterstein, H.**, Handbuch der vergleichenden Physiologie, G. Fischer, 1913--1922.

### Literatur Kap. I.

- Arnold, Fr.**, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, 2. Teil, Zürich 1842, Handbuch der Anatomie des Menschen, 1845.  
**De Bary, Myxomyceeten**, Zeitschr. f. wiss. Zool, 1859.  
**Beale, Lionel, S.**, Die Struktur der einfachen Gewebe des menschlichen Körpers, Übersetzt von Carus, 1862.  
**Bischoff, J.**, Entwicklungsgeschichte des Kaninchenweibes, 1842.  
**Brown, R.**, Observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae, Transactions of the Linnean society, London 1833.  
**Brücke, A.**, Die Elementarorganismen, Wiener Sitzungsber. Bd. 44, 2. Abt. 1861.  
**Cohn, W.**, Nachträge z. Naturgesch. des Protococcus pluviatilis, Nova acta, Vol. 22, 1850.  
**Corti, Bonaventura**, Osservazioni microsc. sulla Tremella e sulla circolazione del fluido in una pianta acquaiola, 1774.

- Haeckel, Die Radiolarien. 1862. — Studien über die Moneren. 1870.  
 Henle, Symbiote ad anatomiam villorum intestinalium. 1837.  
 Hertwig, Oskar, Die Geschichte der Zelltheorie. Deutsche Rundschau.  
 Huxley, On the cell theory. Monthly Journ. 1853.  
 Kölliker, Die Lehre von der tierischen Zelle. Schleiden u. Nägeli, Wissenschaftl. Botanik. Heft 2. 1845. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1889.  
 Malpighi, Anatomia plantarum. 1674.  
 Meyen, Phytotomie. Berlin 1830.  
 v. Mohl, H., Über die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Teilung. Dissert. Tübingen 1835. Flora 1837. — Über die Saftbewegung im Innern der Zellen. Bot. Zeitung. 1846. — Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Wagners Handwörterbuch der Physiologie. 1851.  
 Müller, J., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. 1835.  
 Oken, Lehrbuch der Naturphilosophie. 1809.  
 Purkinje, Bericht über die Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Prag im September 1837. Prag 1838. S. 174. — Übersicht der Arbeiten und Verhandlungen der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur im Jahre 1839. Breslau 1840. — Jahrbücher für wissenschaftliche Kritik. 1840. Nr. 5. S. 33.  
 Remak, Über extrazelluläre Entstehung tierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Teilung. Müllers Archiv. 1852. — Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. 1855.  
 Sachs, Geschichte der Botanik. 1875.  
 Schleiden, Matthias, Beiträge zur Phytogenese. Müllers Archiv. 1838. — Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 2. Aufl. 1845.  
 Schultze, Max, Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzelle. 1863. — Über Muskelkörperchen und was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861.  
 Schwann, Th., Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. 1839.  
 Treviranus, L. C., Vom inwendigen Bau der Gewächse. 1806.  
 Virchow, R., Die Cellularpathologie. 1858. 2. Aufl. 1862.  
 Wolff, Casp. Friedr., Theorie von der Generation. 1764.

### Literatur Kap. II u. III.

- Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.  
 Arnold, Jul., Über feinere Struktur der Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen. Virchows Archiv. Bd. 77. 1879. — Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. Jena 1914.  
 Auerbach, Organologische Studien. Heft 1. 1874.  
 Backman, E., u. Runnström, J., Der osmotische Druck während der Embryonalentwicklung von Rana temp. Pflügers Arch. Bd. 144. 1912.  
 Balbiani, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zoolog. Anz. 1881. S. 637.  
 Ballowitz, Über das Epithel der Membrana elastica post. des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 56. 1900. — Zur Kenntnis der Zellsphäre. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg. 1898.  
 Bechhold, Die Kolloide in Biologie und Medizin. Dresden. 2. Aufl. 1919.  
 van Beneden et Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'ascaride mégalocéphale. Leipzig 1887.  
 Bialeszewicz, K., Über das Verhalten des osmotischen Druckes während der Entwicklung der Wirbeltierembryonen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34. 1912.  
 Born, Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43. 1894.  
 Boveri, Zellenstudien. Heft 1: Die Bildung der Richtungskörper 1887; Heft 2: Die Betrachtung und Teilung des Eies von Asc. meg. 1888; Heft 3: Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz usw. 1890; Heft 4: Über die Natur der Centrosomen 1901.  
 Breßlau, E., Über das spezifische Gewicht des Protoplasmas und die Wimperkraft der Turbellarien und Infusorien.  
 Bütschli, Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sogenannten Cilioflagellaten und der Noctiluca. Morphol. Jahrbuch. Bd. 10. 1885. — Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890. — Über die

- Struktur des Protoplasma. Verhandlungen des Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 4. Heft 3. 1889. Heft 4. 1890. — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. 1892. — Untersuchungen über Strukturen. Leipzig 1898.
- Carnoy**, Mehrere Abhandlungen in *La Cellule. Recueil de cytologie et d'histologie générale.* — *La cytodierèse chez les arthropodes.* T. 1. 1885. — *La vésicule germinative et les glob. polaires chez divers nématodes.* Conférence donnée à la société belge de microscopie. T. 3.
- Carnoy et Lebrun**, *La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens.* *La Cellule.* T. 12. 1897. — *Axolotl et Triton.* *La Cellule.* T. 14. 1898. — *Les globules polaires des Urodèles.* *La Cellule.* T. 16. 1899.
- Cohnheim, O.**, *Chemie der Eizweikörper.* Braunschweig. 3. Aufl. 1911. Handwörterbuch d. Naturwissenschaften. Jena. 1918. Bd. 3.
- Czapek**, *Biochemie der Pflanzen.* G. Fischer. 1905.
- Engelmann**, Über den faserigen Bau der kontraktiven Substanzen. *Pflügers Archiv.* Bd. 26. 1881.
- Fischer, Alrod**, *Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma.* Kritische Untersuchungen über Technik und Theorie in der neueren Zellforschung. Jena 1899.
- Fischer, E.**, Untersuchungen über Aminosäuren, Peptide und Proteine. Berlin 1906.
- Flemming**, *Zellsubstanz, Kern und Zellteilung.* Leipzig 1882. — Über Teilung und Kernformen bei Leukoeyten und über deren Attraktionssphären. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 37. 1891. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Teil. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 37. 1891. — Attraktionssphären und Zentralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. *Anat. Anz.* Bd. 6. 1891.
- Fol**, *Lehrbuch der vergleich. mikroskop. Anatomie.* Leipzig 1884.
- Frommann**, *Zur Lehre von der Struktur der Zellen.* Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Nat. Bd. 9. 1875. — *Zelle.* *Realenzyklopädie der gesamten Heilkunde.* 2. Aufl. 1890.
- Gerlach, J.**, *Mikroskopische Studien.* Erlangen 1858.
- Gurwitsch**, *Idiozom und Zentralkörper im Ovarialei der Säugetiere.* *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 56. 1900.
- Hartmann**, *Studien am tierischen Ei: 1. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis.* *Zoolog. Jahrb.* Bd. 15. 1902.
- Häcker**, *Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen.* *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 41 u. 42. 1893.
- Heidenhain und Cohn**, Über die Mikrozentren in den Geweben des Vogelembryos. *Morphol. Arbeiten.* Bd. 7. 1897.
- Heidenhain, Martin**, Über Kern und Protoplasma. *Festschrift für Kölliker.* 1892.
- Heißbrunn, L. V.**, *Protoplasmatic Viscosity Changes During Mitosis.* *Journ. exp. Zool.* Vol. 34. 1921.
- Heitzmann, C.**, Untersuchungen über Protoplasma. *Wiener Sitzungsber. mathem.-naturw. Klasse.* Bd. 67. 1873.
- Hertwig, Richard**, Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. *Morphol. Jahrb.* Bd. 2. 1876.
- Hertwig, Oskar**, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. *Morphol. Jahrb.* Bd. 1. 2. 4. 1875. 1876. 1878. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 36. 1890.
- Hofmeister**, *Die Lehre von der Pflanzenzelle.* Leipzig 1867.
- Klein, E.**, *Observations on the structure of cells and nuclei.* *Quarterly Journal of microscopical Science.* Vol. 18. 1878. S. 315.
- Kölliker**, *Handbuch der Gewebelehre.* 1889.
- Kossel**, *Zur Chemie des Zellkerns.* *Zeitschr. f. physiol. Chemie.* Bd. 7. 1882. — Untersuchungen über die Nukleine und ihre Spaltungsprodukte. *Straßburg 1881*; ferner: *Zeitschrift für physiologische Chemie.* Bd. 41, 49, 60, 78.
- Kupffer, C.**, Über Differenzierung des Protoplasma in den Zellen tierischer Gewebe. *Schriften des naturwissenschaftl. Vereins für Schleswig-Holstein.* Bd. 1. Heft 3. 1875.
- Leydig**, *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere.* Bonn 1883. — *Zelle und Gewebe.* Bonn 1885.
- List**, Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe. *Mitteil. aus der zool. Station zu Neapel.* Bd. 12. 1897. — Untersuchungen über das Kloakenepithel der Plagiostomen. *Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. zu Wien.* Bd. 92. 3. Abt. 1885.
- Meves**, Über die Frage, ob die Centrosomen Boveris als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. *Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Halle 1902.* — Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera.* *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 61. 1903.

- Miescher, Verhandl. der Naturforschenden Gesellschaft in Basel. 1874. — Die histochemischen und physiologischen Arbeiten von Miescher. Leipzig 1897.
- Montgomery, Comparative cytological studies, with especial reference to the morphology of the nucleolus. Journ. of Morphology, Vol. 15. 1899.
- Morgan, T. H., The production of artificial astrosphaeres. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896. — The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs of *Arbacia* etc. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 8. 1899.
- Obst, P., Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 66. 1899.
- Pflüger, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Teilungsercheinungen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 22. 1883.
- v. Rath, Über eine eigenartige polyzentrische Anordnung des Chromatins. Zool. Anz. 1890.
- Rauber, Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Morphol. Jahrb. Bd. 8. 1882.
- Reinke und Rodewald, H., Studien über das Protoplasma. Untersuchungen aus dem botanischen Institut der Universität Göttingen. Heft 2. 1881.
- Retzius, Gustav, Biologische Untersuchungen. Bd. 1—16. 1890—1911.
- Rhumbler, Ludwig, Das Protoplasma als physikalisches System. Ergebnisse der Physiologie von Asher u. Spiro. Wiesbaden 1914.
- Schewiakoff, Über einen neuen bakterienähnlichen Organismus. Hab.-Schrift Heidelberg 1893 und Naturh.-Verein Heidelberg 1893.
- Schiefferdecker und Kossel, Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers. 1891.
- Schmitz, Untersuchungen über die Struktur des Protoplasma und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. Niederh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. Bonn 1880.
- Schwarz, Frank, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasma. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. 5. Breslau 1887.
- Solger, Zur Kenntnis der Pigmentzellen. Anat. Anz. 6. Jahrg. 1891.
- Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. 2. Aufl. Jena 1876. — Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. Bd. 10. 1876. — Das botanische Praktikum. 2. Aufl. 1887.
- Verworn, Allgemeine Physiologie. 1. Aufl. Jena 1895. 6. Aufl. 1915.
- Weber, F., Die Plasmaviskosität pflanzl. Zellen. Sammelreferat. Zeitschr. f. all. Physiol. Bd. 18. 1918.
- Wiesner, Elementarstruktur und Wachstum der lebenden Substanz. 1892.
- Wilson, E. B., Experimental studies on cytology. I. A. cytological study of artificial parthenogenesis in sea-urchin eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 12. 1901. — On protoplasmic structure in the eggs of echinoderms and some other animals. Journ. of Morphol. Vol. 15. Suppl. 1899.
- Zacharias, Über den Zellkern. Botan. Zeit. 1892. S. 639. — Über Eiweiß, Nuklein und Plastin. Botan. Zeit. 1883. — Über den Nucleolus. Botan. Zeit. 1885. — Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Botan. Zeit. Bd. 45. 1887. — Über die Zellen der Cyanophyceen. Bot. Zeit. 1890.
- Zimmermann, Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 52. 1898.
- Zsigmondy, R., Kolloidchemie. Leipzig. 2. Aufl. 1918.

Wegen weiterer Literaturangaben vergleiche man noch die anfangs genannten Lehr- und Handbücher.

#### Literatur Kap. IV.

- Balbani, Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Geophiles. Zool. Anz. 1883. Nr. 155. 156.
- van Bambeke, Ch., Contributions à l'histoire de la constitution de l'oeuf. Elimination d'éléments nucléaires dans l'oeuf ovarien de *Scorpaena*. Arch. d. Biol. T. 13. 1893.
- Baumann, Über den von O. Löw und Th. Bokorny erbrachten Nachweis von der chemischen Ursache des Lebens. Pflügers Arch. Bd. 29. 1882.
- Benda, C., Die Mitochondrialfärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verh. d. Anat. Gesellsch. 15. Vers. in Bonn 1901. — Die Mitochondria. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. 12. 1902. 1903.
- Befth, A., Gewebespermeabilität und H-Ionenkonzentration. Wiener med. Wochenschr. 1916.
- Biedermann, W., Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Handb. d. vergl. Physiol. von Winterstein. Jena, G. Fischer. 1911. (Mit ausf. Literaturverzeichnis.)

- Buchner, E.**, Alkohol, Gärung ohne Hefezellen. Ber. d. deutsch. chem. Gesellsch. Bd. 34, 1901. — Zymosegärung. 1903.
- Bunge**, Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie. Leipzig 1889.
- Ehrlich, P.**, Über die Methylblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1887. — Beiträge zur experiment. Pathologie u. Chemotherapie. Leipzig 1909.
- Engelmann**, Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen. Botan. Zeit. 1881. — Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen usw. Pflügers Arch. Bd. 25. 1881.
- Fischel, A.**, Untersuchungen über vitale Färbung. Anat. Hefte, Bd. 16. 1901.
- Goldmann, E.**, Die äußere und innere Sekretion des Organismus im Lichte der vitalen Färbung. Tübingen, Laupp, 1909 u. 1912.
- Goldschmidt, Rich.**, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 21. 1904. — Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 5. 1904.
- Gottschalk, A.**, Über den Begriff des Stoffwechsels in der Biologie. Abh. d. theor. Biol. Heft 12. Berlin, Bornträger, 1921.
- Gräper, L.**, Beobachtungen über Wachstumsvorgänge an Reihenaufnahmen lebender Hühnerembryonen nebst Bemerkungen zur vitalen Färbung. Arch. f. Entw.-Mechan. 33. 1911.
- Haeckel**, Die Radiolarien. 1862.
- Heidenhain, M.**, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. Bd. 16. 1899. — Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmascleiten. Anat. Anz. Bd. 18. 1900. — Struktur der kontraktilen Materie. (Die sogenannten Interzellularbrücken.) Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. 10. 1900, 1901.
- Heidenhain, R.**, Physiologie der Absonderungsvorgänge. Handbuch der Physiologie. Bd. 5. 1881.
- Henneguy**, Le corps vitellin de Balbiani dans l'oeuf des vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Phys. Année XXIX. 1893.
- Hertwig, G. und P.**, Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. 1913.
- Hertwig, G. u. Lipschitz, W.**, Mechanismus der Giftwirkung arom. Nitroverbindungen. Beeinflussung der Lebensfunktionen isol. Zellen. Pflügers Arch. Bd. 183. 1920. Erhaltung der Funktionen aerober Zellen bei Ersatz des freien Sauerstoffes durch chem. gebundene Pseudoanoxybiose. Pflügers Arch. Bd. 191. 1921.
- Hertwig, Gskar und Richard**, Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jenaische Zeitschr. f. Nat.-Wiss. 24. 1890.
- Hertwig, Richard**, Der Organismus der Radiolarien. 1879. — Eizelle und Befruchtung. Handb. d. vergleich. u. experiment. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere von O. Hertwig, 1903. — Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenk. Bd. 1. 1902. — Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1907.
- Heß**, Untersuchungen zur Phagozytenlehre. Virchows Arch. Bd. 109. 1887.
- Hüber, R.**, Beobachtungen zur physik. Chemie der Vitalfärbung. Biochem. Zeitschr. 67. 1914. — Die physik. Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig. 4. Aufl. 1914.
- Kniep, H.**, Photosynthese. Handwörterb. d. Naturwissenschaften. Jena. Bd. 7. 1912. (Mit Literaturverzeichnis.)
- Langhans**, Beobachtungen über Resorption der Extravasate und Pigmentbildung in denselben. Virch. Arch. Bd. 49. 1870.
- Lewitsky, G.**, Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Berichte d. Deutsch. bot. Ges. Jahrg. 1910. Bd. 28. 1911.
- Lipschitz, W.**, Der Zusammenhang von Zellatmung und Giftwirkung. Mediz. Klinik 1920. Forschungsprobleme und -ergebnisse auf dem Gebiet der Zellatmung und der biol. Oxydationen. (Referat mit Literaturverzeichnis.) Klin. Wochenschr. Bd. 1. 1922.
- Lipschitz, W. u. Gottschalk, A.**, Die Reduktion der arom. Nitrogruppe als Indikator von Teilvergängen der Atmung und Gärung. Pflügers Arch. Bd. 191. 1921.
- Loeb, J.**, Die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
- Löw und Bokorny**, Die chemische Ursache des Lebens. München 1881.
- Marehand**, Über die Bildungsweise der Riesenzellen um Fremdkörper. Virchows Arch. Bd. 93. 1883.
- Metschnikoff, Elie**, Untersuchungen über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arbeit. d. zoolog. Inst. in Wien. Bd. 5. Heft 2. 1884. — Über die Beziehung

- der Phagozyten zu Milzbrandbacillen. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 96 u. 97. 1881. — Über den Kampf der Zellen gegen Erysipelkokken. Ein Beitrag zur Phagozytentheorie. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 107. 1887. — Über den Phagozytenkampf bei Rückfalltyphus. Virch. Arch. Bd. 109. 1887. — Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. 1892. — Reactions phagocytaires. Vereninging secties voor Wetenschappelijken Arbeid. Amsterdam 1904.
- Meyers, Fr., Über den von v. laValette St. George entdeckten Neben kern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 56. 1900. — Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz. Bd. 31. 1907. — Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen usw. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 72. 1908. — Über Neubildung quergestreifter Muskelfasern nach Beobachtung am Hühnerembryo. Anat. Anz. Bd. 34. 1909. — Die Plastosomentheorie der Vererbung. Eine Antwort auf verschiedene Einwände. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 92. 1918.
- Meyer, Arthur, Über die Struktur der Stärkekörner. Botan. Ztg. 1881. — Über Kristalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Botan. Zeit. 1883. — Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig 1883. — Untersuchungen über die Stärkekörner. 1895.
- Meyerhof, Pflügers Arch. Bd. 170, 1918 u. Bd. 175, 1919.
- von Möllendorf, W., Über Vitalfärbung der Granula in den Schleimzellen des Säugerdarms. Verh. anat. Gesellsch. Jena 1913. — Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 90. 1918. — Vitale Färbung tierischer Zellen. Erg. d. Physiol. Bd. 18. 1920. (Mit ausführl. Literaturverzeichnis.)
- Nägeli, I. Primordialschlauch. 2. Diomose der Pflanzenzelle. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. 1855. — Die Stärkekörner. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Heft 2. 1858. — Über den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. Sitzungsber. d. bayer. Akad. Bd. 1 u. 2. 1864. — Theorie der Gärung. 1879. — Das Wachstum der Stärkekörner durch Intussuszeption. Bot. Zeit. 1881. — Ernährung der niederen Pilze durch Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen. Untersuch. über niedere Pilze aus d. pflanzenphysiol. Inst. in München. 1882.
- Nierenstein, E., Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 5. 1905.
- Pfeffer, W., Über intramolekulare Atmung. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. 1. 1885. — Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Ebenda. Bd. 2. 1886. — I. Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. 2. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasma und über osmotische Vorgänge. Abhandl. d. mathemat.-physik. Kl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. 16. 1890.
- Pflüger, Über die physiolog. Verbrennung in den lebendigen Organismen. Arch. f. Phys. Bd. 10. 1875. — Über Wärme und Oxydation der lebendigen Materie. Ebenda. Bd. 18. 1878.
- Pütter, A., Die Ernährung der Wassertiere. Jena 1909.
- Rhumbler, L., Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896. — Stammen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie? Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 4. 1897.
- Rhumbler, L., Physikal. Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 7. 1898.
- Ruhner, M., Kraft und Stoff im Haushalte der Natur. Leipzig 1909. — Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung. Leipzig u. Wien. 1902.
- Ruhland, W., Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 46. 1908. Bd. 51. 1911. — Zur Kritik der Lipoid- und Ultrafiltertheorie. Biochem. Zeitschr. Bd. 54. 1913.
- Schimper, W., Untersuchungen über das Wachstum der Stärkekörner. Bot. Zeit. 1881. — Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Zeit. 1883.
- Schmitz, Fr., Die Chromatophoren der Algen. Vergleich. Untersuch. über Bau und Entwicklung der Chlorophyllkörper und der analogen Farbstoffkörper der Algen. Bonn 1882.
- Schneider, Camillo, Histologie von Hydra fusca, mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypten. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 35. 1890.
- Schützenberger, Die Gärungserscheinungen. 1876.
- Schulemann, W., Die vitale Färbung mit sauren Farbstoffen und ihre Bedeutung für Anatomie, Physiologie, Pathologie und Pharmakologie. Biochem. Zeitschr. Bd. 80. 1917.
- Schultze, Max, Ein heißbarer Objektisch und seine Verwendung bei Untersuchungen des Blutes. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 1. 1865.

- Schultze, Oskar**, Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula. Anat. Anz. 1887, S. 684.
- Strasburger**, Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882. — Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Histol. Beitr. Heft 2, 1889.
- van der Striech**, Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'ovocyte de la femme. Verh. d. Anat. Ges. in Kiel 1898, S. 128.
- Traube, J.**, Zur Theorie der Färbung. Ber. d. chem. Gesellschaft. Bd. 48, 1915, u. Biochem. Zeitschr. 54, 1913.
- de Vries, Hugo**, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. 1877. — Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Pringsh. Jahrb. u. wiss. Bot. Bd. 16, 1885. — Intracelluläre Pangenese. Jena 1889.
- Waldeyer, W.**, Die Geschlechtszellen. Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig. 1901, 1903.
- Warburg, O.**, Beiträge zur Physiologie der Zelle, insbesondere über die Oxydationsgeschwindigkeit in Zellen. Ergebn. d. Physiol. XIV, 1914. (Mit Literaturverzeichnis.)
- Weiß, A.**, Über spontane Bewegungen und Formänderungen von Farbstoffkörpern. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. 90, 1884.
- Went**, Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. Jahrb. f. wissenschaft. Bot. Bd. 19, 1888.
- Wiesner**, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. 1892.
- Winogradsky**, Beiträge zur Morphol. u. Physiol. d. Bakterien. Heft 1. Schwefelbakterien. 1888.
- Winterstein**, Über den Mechanismus der Gewebsatmung. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 6, 1907.
- Willstätter u. Stoll**, Das Chlorophyll. Berlin, Springer. 1918.
- Wortmann, Jul.**, Über die Beziehungen der intramolekularen und normalen Atmung der Pflanzen. Arbeit. d. bot. Inst. zu Würzburg. Bd. 2, 1879.

### Literatur Kap. V.

- Apáthy**, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitteil. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. 12, 1899.
- de Bary**, Die Mycetozoen. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. 10, 1860.
- Berthold, G.**, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
- Bütschli**, Protozoen. 1. Band von Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs. 1889.
- Ecker, Alex.**, Zur Lehre vom Bau und Leben der kontraktilen Substanz der niedersten Tiere. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. Bd. 1, 1849.
- Engelmann**, Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. Hermanns Handbuch der Physiologie. Bd. 1, 1879. — Kontraktilität und Doppelbrechung. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 11, 1875. — Über die Bewegungen der Oscillarien und Diatomeen. Pflügers Arch. Bd. 19, 1879\*. — Über die Flimmerbewegung. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 4, 1868.
- Frommann**, Beobachtungen über Struktur- und Bewegungsercheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzelle. Jena 1880. — Über neuere Erklärungsversuche der Protoplasmaströmungen und über Schaumstrukturen Bütschlis. Anat. Anz. 1890.
- Garwitsch**, Zur Entwicklung der Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. 17, S. 49, 1900.
- Henneguy**, Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Archives d'Anatomie microscopique. 1898.
- Hensen**, Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie. Bd. 6, 1881.
- Hertwig, O. und R.**, Die Actinien. Jena 1879.
- Hertwig, Richard**, Über *Microgromia socialis*, eine koloniebildende Monothalamie des süßen Wassers. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 10, 1874.
- Jürgensen**, Über die in den Zellen der *Vallisneria spiralis* stattfindenden Bewegungserscheinungen. Studien des Physiol. Instituts zu Breslau, 1861, Heft 1.
- Klebs**, Form und Wesen der pflanzlichen Protoplasmabewegung. Biol. Centralbl. Bd. 1, 1881.
- Kollmann**, Über tierisches Protoplasma. Biol. Centralbl. Bd. 2, 1882.
- Lenhossek**, Über Flimmerzellen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. S. 106, 1898.
- Meyes, Fr.**, Über Zentralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz. Bd. 14, 1897.
- Nägeli, C.**, Die Bewegung in Pflanzenreiche. Beitr. z. wissenschaft. Bot. Heft 2, 1860. — Rechts und links. Ortsbewegungen der Pflanzenzellen und ihrer Teile. Ebenda.
- Peter, Karl**, Das Zentrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz. Bd. 15, S. 271, 1899.

- Purkinje und Valentin**, De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii continui. 1835.
- Quincke, G.**, Über periodische Ausbreitung an Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungsercheinungen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin 1888.
- Roßbach**, Die rhythmischen Bewegungsercheinungen der einfachen Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel. Arb. a. d. Zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. 1874.
- Sachs**, Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.
- Schwalbe**, Über die kontraktile Behälter der Infusorien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 2. 1866.
- Verworm**, Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Arch. Bd. 48. 1890. — Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.
- de Vries**, Über die Bedeutung der Zirkulation und der Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport in der Pflanze. Bot. Zeit. 1885.

### Literatur Kap. VI.

- Driesch, H.**, Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Centralbl. Bd. 16. 1896.
- Herbst, Curt**, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. Bd. 14 u. 15. 1894—95.
- Hertwig, Oscar**, Mechanik und Biologie. Zweites Heft der Zeit- und Streitfragen der Biologie. 1897. (Der Begriff der Kausalität, S. 39.)
- Kern, Berthold**, Das Problem des Lebens in kritischer Bearbeitung. Berlin 1909. S. 108—130.
- Lolze, Hermann**, Leben, Lebenskraft. Wagners Handwörterbuch d. Physiol. Bd. 1. 1842. — Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens. Leipzig 1851.
- Schopenhauer**, Die Welt als Wille und Vorstellung. Sämtliche Werke. Bd. 1, 2, 3. Herausgegeben von Frauenstädt. Leipzig 1881.
- Semon, R.**, Der Reizbegriff. Biol. Centralbl. 1910.
- Verworm**, Allgemeine Physiologie, 6. Aufl. 1915. — Erregung u. Lähmung. Eine allgem. Physiol. d. Reizwirkungen. Jena 1914.

### Literatur Kap. VII.

- Bouehard**, Théorie de l'infection. Verhandl. d. X. intern. med. Kongr. Berlin. Bd. 1. 1891.
- Buchner**, Die chemische Reizbarkeit der Leukocyten und deren Beziehung zur Entzündung und Eiterung. Berl. klin. Wochenschr. 1890.
- Bunge**, Vitalismus u. Mechanismus. Lehrb. d. physiol. u. pathol. Chemie. 2. Aufl. 1889.
- Brücke**, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschr. d. math.-naturw. Klasse d. Akad. d. Wiss. Bd. 4. Wien 1854.
- Cohen**, Vorlesungen über physik. Chemie. 1901.
- Cohen und Barrat**, Über Galvanotaxis vom Standpunkt der physikalischen Chemie. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 5. 1905.
- Davenport and Neal**, Studies in Morphogenesis. V. On the acclimatization of organisms in poisonous chemical substances. Arch. f. Entwicklungsmeeh. Bd. 2. 1896.
- De Bary**, Vorlesungen über Bakterien. 1885.
- Engelmann**, Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. Pflügers Archiv. Bd. 2. 1869. — Über Reizung kontraktile Protoplasmas durch plötzliche Belichtung. Pflügers Archiv. Bd. 19. 1879. — Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen. Ebenda. Bd. 25. 1881. — Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Ebenda. Bd. 29. 1882. — Bacterium photometrium. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes. Ebenda. Bd. 30. 1883.
- Gabritschewsky**, Sur les propriétés chimiotactiques des leucocytes. Ann. l'Inst. Pasteur. 1890.
- Hertwig, Richard**, Erythrospira agilis, eine neue Protozoe. Morph. Jahrb. Bd. 10. 1885.
- Hertwig, G. und P.**, Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81. 1913.
- Hertwig, Oscar und Richard**, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. 1887.



- Hertwig, Osear**, 1890. Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. — Über die physiologische Grundlage der Tuberkulinwirkung. Eine Theorie der Wirkungsweise bacillärer Stoffwechselprodukte. Jena 1891. Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* u. *R. esculenta*. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 51. 1898.
- Klebs**, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuch. aus dem botan. Inst. zu Tübingen. Bd. 2. S. 489. 1886.
- Kühne, W.**, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. 1864.
- Künstler**, Les yeux des infusoires flagellifères. Journ. Micr. Paris. 10. Jahrg.
- Leber**, Über die Entstehung der Entzündung und die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten. Fortschritte der Medizin. 1888. S. 460. Die Entstehung der Entzündung und die Wirkung der entzündungserregenden Schädlichkeiten. Leipzig 1891.
- Loeb, J.**, Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890. — Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Tiere. Pflügers Archiv. Bd. 47. 1890.
- Massart, J., et Borde!**, Recherches sur l'irritabilité des leucocytes et sur l'intervention de cette irritabilité dans la nutrition etc. Journ. de la Soc. R. des sciences médicales de Bruxelles. 1890. — Annales de l'Institut Pasteur. 1891.
- Massart, Jean**, Sur l'irritabilité des Noctiluques. Bull. scient. de la France et de la Belg. T. 25. 1893.
- Peter, K.**, Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 20. 1905.
- Pfeffer, W.**, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch. aus dem botan. Inst. zu Tübingen. Bd. 1. 1885. — Zur Kenntnis der Kontaktreize. Ebenda. Bd. 1. 1885\*. — Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Ebenda. Bd. 2. 1886.
- Pouchet, George**, D'un oeil véritable chez les Protozoaires. Compt. rend. Soc. Biol. No. 36. — Du rôle des nerfs dans les changements de coloration des poissons. Journ. de l'Anat. et de Phys. 1872. — Note sur l'influence de l'ablation des yeux sur la coloration de certaines espèces animales. Journ. de l'Anat. et de la Phys. T. 10. 1874.
- Rawitz**, Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1891.
- Seidlitz**, Beiträge zur Deszendenztheorie. Leipzig 1876.
- Stahl**, Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Botan. Zeitung. 1880. — Zur Biologie der Myxomyeeten. Ebenda. 1884.
- Steinhaus**, Die Ätiologie der akuten Eiterungen. Leipzig 1889.
- Strasburger**, Wirkung des Lichts und der Wärme auf die Schwärmosporen. Jena 1878.
- Velten**, Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasma-bewegungen. Flora 1876.
- Verworn**, Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers Archiv. Bd. 45 u. 46. 1889, 1890. — Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.

### Literatur Kap. VIII.

- Arnold, Julius**, 1887. Über die Teilungsvorgänge an den Wanderzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30. Ferner mehrere Aufsätze in Virch. Arch. Bd. 93. 98. 103.
- Auerbach**, Organologische Studien. 2. Heft. Über Neubildung und Vermehrung der Zellkerne. 1874. — Zur Kenntnis der tierischen Zellen. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1890.
- Balbani, G.**, Recherches sur les phénomènes sexuelles des infusoires. Journ. de l'anat. et phys. T. 4. 1861.
- Balfour**, Handbuch der vergleich. Embryologie. Übersetzt von Vetter. Jena 1881.
- Bélař, Karl**, Untersuchungen über Thekamöben der Chlamydrophyris-Gruppe. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 43. 1921. — Protozoenstudien III. Ebenda. Bd. 43. 1921.
- van Beneden**, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de biologie. T. 4. 1883.
- van Beneden et Neyl**, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'ascaride mégalocéphale. Leipzig 1887.
- Blochmann**, Über direkte Kernteilung in der Embryonalentwicklung der Skorpione. Morphol. Jahrb. Bd. 10. 1885.
- Bonnevie, K.**, Über Chromatindiminution bei Nematoden. Jen. Zeitschr. Bd. 36. 1901.
- Born**, Über den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.

- Boveri**, Über den Anteil des Spermatozoons an der Teilung der Eier. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. in München, 1887. — Zellenstudien. Jen. Zeitschr. 1887, 1888, 1890. — Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Asearis megaloccephala*. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München, Bd. 8, 1892. — Die Entwicklung von *Asearis megaloccephala*, mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, Festschr. f. C. v. Kupffer, Jena 1899. — Zellenstudien, Heft 4. Über die Natur der Zentrosomen. Jen. Zeitschr. 1901. — Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, Verh. Med.-phys. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 35, 1902. — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — Zellenstudien, Heft 5, 1905, Heft 6, 1907. — Die Blastomerenkerne von *Asearis megaloe*, und die Theorie der Chromosomenindividualität, Arch. f. Zellforschung, Bd. 3, 1909.
- Brandt**, Neue Radiolarienstudien. Mitteil. des Ver. Schleswig-Holstein, Ärzte, Jan. 1890.
- Brauer**, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Asearis megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42, 1893. — Über die Enzystierung von *Actinosphaerium Eiehornii*, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58, 1894.
- Buchner**, P., Praktikum der Zellenlehre. Berlin 1915.
- Bütschli**, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zellteilung und Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senkenberg. Naturf. Ges. 1876. — Über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. Bd. 5, 1892.
- Calkins**, The phylogenetic significance of certain protozoon nuclei. Ann. New York Acad. Sci., Vol. 11, 1898.
- Carnoy**, siehe Literatur III, IV.
- Cornil**, Sur la multiplication des cellules de la moelle des os par division indirecte dans l'inflammation. Arch. de phys. norm. et pathol. 1887. — Sur le procédé de division indirecte des noyaux et de cellules épithéliales dans les tumeurs. Arch. de Phys. norm. et Path. 3. sér. T. 8.
- v. Davidoff**, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva*, einer zusammengesetzten Ascidië. Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel, Bd. 9, 1889.
- Doflein**, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien. Arch. f. Protistenkunde, Festbuch für R. Hertwig, G. Fischer, 1907, VIII, *Pyxidicula operculata*. Zool. Jahrb. Bd. 39, 1916. X. Über *Polytomella agilis*. Zool. Jahrb. Bd. 41, 1918.
- Fick**, Rud., Bemerkungen zu Boveris Aufsatz über die Blastomerenkerne von *Ascaris* und die Theorie der Chromosomen. Arch. f. Zellforschung, Bd. 3, 1909.
- Flemming**, W., Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16, 1879; Bd. 18, 1880; Bd. 20, 1882. — Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882. — Amitotische Kernteilung im Blasenepithel des Salamanders. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34, 1889. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. I. Teil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29, 1887; II. Teil. Ebenda Bd. 37, 1891. — Über Zellteilung. Verhandl. d. Anat. Ges. zu München, 1891\*, S. 125. — Über Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37, 1891†, S. 249. — Attraktionssphäre und Zentralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anat. Anz. 1891††. — Besprechungen der jährlichen Literatur über die Zelle in Merkel-Bonnets Ergebnissen der Anatomie. Bd. 1—7, 1891—1898.
- Fol**, Die erste Entwicklung des Geryonidenées. Jen. Zeitschr. Bd. 7, 1873. — Sur le commencement de l'hénogénie. Arch. des sc. phys. et natur. Genève 1877. — Archives des sciences physiques et naturelles. Genève, 15. Oct. 1883. — Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. Recueil zoologique suisse, 1884. — Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Genève 1879.
- Gallarda**, Interpretación dinámica de la división celular. Buenos Aires, 1902.
- van Gehuchten**, A., Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la *Ptychoptera contaminata*. La Cellule, IV, 1890.
- Güppert**, Kernteilung durch indirekte Fragmentierung in der lymphatischen Randschicht der Salamanderleber. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37, 1891.
- Guignard**, Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Annales de science, nat. 6. sér. T. 17, 1884. — Nouvelles études sur la fécondation. Annales de science, nat. T. 14, Botanique, 1891.
- Häcker**, A., Die Bildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. 5, 1892.

- Hausemann, David.** Über pathologische Mitosen. Virch. Arch. Bd. 122, 1891. — Über asymmetrische Zellteilung in Epithelkrebsen und deren biologische Bedeutung. Virch. Arch. Bd. 119, 1890, 1891, 1892.
- Hartmann, M.** Untersuchungen über die Morphologie u. Physiologie des Formwechsels der Phytomonaden (Volvocales). I. u. II. Mitteil. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 39, 1918, u. 43, 1921.
- Heidenhain, M.** Cytomechan. Studien. Arch. f. Entw.-Mech. 1895. — Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der zentrischen Systeme. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft, zu Berlin, 1896. — Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der zentrischen Systeme. Morph. Arbeiten. Bd. 7, 1896.
- Henking.** Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Teil 1—3. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49, 1890; Bd. 51, 1891; Bd. 54, 1892.
- Henneguy.** Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journ. de l'Anat. T. 27, 1891.
- Herla, V.** Etudes des variations de la mitose chez l'ascaride meg. Arch. de Biol. T. 13, 1893.
- Hermann, F.** Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37, S. 569, 1891.
- Hertwig, G.** Das Radiumexperiment in der Biologie. Strahlentherapie, Bd. 11, 1920. (Mit Lit.)
- Hertwig, O.** Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morph. Jahrb. Bd. 1, 3 u. 4, 1875, 1877, 1878. — Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jen. Zeitschr. 1884. — Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. 1890. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36, 1896\*. — Über pathologische Veränderung des Kernteilungsprozesses infolge experimenteller Eingriffe. Internat. Beitr. zur wiss. Med. 1891. — Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. Eine historische Studie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, Abt. II, 1917.
- Hertwig, Paula.** Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderungen in den Kernteilungsfiguren d. Eier von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77, 1911.
- Hertwig, R.** Beiträge zur Kenntnis des Aeineten. Morph. Jahrb. Bd. 1, 1875. — Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876. — Über den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jen. Zeitschr. Bd. 11, 1877. — Über die Kernteilung bei *Actinosphaerium*. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1884. — Über die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. Bd. 4, 1888. — Über Kernstruktur und ihre Bedeutung für Zellteilung und Befruchtung. Ebenda. Bd. 4, 1888\*. — Über die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. bayer. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 17, 1889. — Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium*. Abhandl. der Kgl. bayer. Akad. d. Wiss. II. Kl. Bd. 19, III. Abt. 1898. — Eireifung und Befruchtung. Der Furchungsprozeß. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig. Bd. I, 1903.
- Hertwig, O. und R.** Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
- Hirschbruch.** Die Fortpflanzung der Hefezelle. Centralbl. f. Bakter., II. Abt. Bd. 9, 1902.
- Hoyer, H.** Über ein für das Studium der „direkten“ Kernteilung vorzüglich geeignetes Objekt. Anat. Anz. Bd. 5, 1890.
- Ishikawa.** Studies of reproductive elements. I. Spermatogenesis oogenesis and fertilization in *Diaptomus*. Journ. of the college of science, Imperial university, Japan, Vol. 5, 1891.
- Janssens, J. E.** Beiträge zu der Frage über den Kern der Hefezelle. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. 13, 1893, S. 639.
- Jennings, H. S.** The early development of *Asplancha*. Bul. of Mus. of comp. Zool. at Harvard College, Vol. 30, 1896.
- Johnson.** Amitosis in the embryonal envelopes of the scorpion. Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College, Vol. 22, 1892.
- Johow.** Die Zellkerne von *Chara foetida*. Botan. Zeitung, 1881.
- Keuten, J.** Die Kernteilung von *Englena viridis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60, 1895.
- Klebahn.** Die Keimung von *Closterium* u. *Cosmarium*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 22, 1890.
- Koernicke, M.** Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe u. Zellen. Berichte d. Deutsch. bot. Ges. Bd. 23, 1905. — Weitere

- Untersuchungen über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Pflanzen. Ebenda. S. 404.
- Körschelt, E., Die Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.
- Kölliker, Die Lehre von der tierischen Zelle. In Schleiden und Nägeli's wiss. Botanik. Heft 2. 1845.
- v. Kostanecki, Über Kernteilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen aus der embryonalen Säugetierleber. Anat. Hefte. 1892.
- Leduc, Production artificielle des figures de la karyokinèse. Compt. rend. de l'association Franc. pour l'avancem. sci. Congrès de Grenoble. 1904. — Les bases physiques de la vie. Paris 1907.
- Meyers, Zellteilung. Merkel-Bonnets Ergebnisse. Bd. 8. 1898, 1899.
- Meyer, O., Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. Jen. Zeitschr. 1895.
- v. Mohl, H., Über die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Teilung. Dissert. Tübingen 1835. Flora 1837.
- Morgan, T. H., The fertilization of non-nucleated fragments of echinoderm-eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 2. 1895.
- Müller, C., Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von *Yucca*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47. 1909.
- Nägeli, Zellkern, Zellbildung und Zellenwachstum bei den Pflanzen. In Schleiden und Nägeli's Zeitschr. f. wiss. Bot. Bd. 2, u. 3. 1845, 1846.
- Perthes, Versuche über den Einfluß der Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Zellteilung. Deutsche med. Wochenschr. Jahrg. 30. 1904.
- Pfeffer, W., Über die Erzeugung und die physiologische Bedeutung der Amitose. Berichte der math.-phys. Kl. der Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 1899.
- Platner, Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Internat. Monatsschr. Bd. 3. 1885. — Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 33. 1889.
- Prenant, Théories et interprétations physiques de la mitose. Journ. Anat. Physiol. T. 46. 1910.
- Rabl, Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. 10. 1885, und Anat. Anz. Bd. 4. 1889.
- Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie. Leipzig 1888.
- vom Rath, O., Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zool. Anz. 14. Jahrg. 1891. S. 331. — Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris*. Mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Reduktionsteilung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 40. 1892.
- Reichert, Der Furchungsprozeß und die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müllers Arch. 1846. — Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. 1847.
- Remak, Über extracelluläre Entstehung tierischer Zellen und über Vermehrung derselben durch Teilung. Müllers Arch. 1852. — Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. 1855.
- Retzius, Studien über die Zellteilung. Biolog. Untersuch. Jahrg. 1881.
- Rhumbler, L., Allgemeine Zellmechanik. Merkel-Bonnets Ergebn. Bd. 8. 1898, 1899. — Versuch einer mech. Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896. Bd. 4. 1897. — Mechanische Erklärung der Ähnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen u. Zellteilungsfiguren. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 16. 1903.
- Roux, Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883.
- Rückert, Zur Eireifung bei Copepoden. Anatomische Hefte (Heft 12) 1894.
- Schäfer, On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit. Proc. of the Royal Soc. London 1880.
- Schewiakoff, Über die karyokinetische Kernteilung der *Euglypha alveolata*. Morphol. Jahrb. Bd. 13. 1888.
- Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. der Oberhessischen Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde. 1873.
- Schottländer, Über Kern- und Zellteilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.
- Schultze, Max., De ovorum ranarum segmentatione, quae Furchungsprozeß dicitur. Bonn 1863.
- Schultze, Geor., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibien-eies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45. 1887.
- Solger, Zur Kenntnis der Pigmentzellen. Anat. Anz. 1891. S. 162.
- Strasburger, Ed., Zellbildung und Zellteilung. 1875. 3. Aufl. 1880. — Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung.

- Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21. 1882. — Die Kontroversen der indirekten Kernteilung. Ebenda, Bd. 23. 1884. — Histologische Beiträge, Heft I: über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche usw. Jena 1888. — Cytologische Studien usw. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 30. 1897.
- zur **Strassen, O.**, Über die Riesenbildung bei Ascariseiern. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7. 1898.
- van der **Stricht**, La formation des globules polaires chez Thysanozoon. Arch. Biol. T. 15. 1898.
- Tischler, S.**, Chromosomenzahl, -form und -individualität im Pflanzenreich. Progr. rei Bot. 1915.
- Vejdovsky**, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888.
- Vejdovsky und Mrazek**, Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 63. 1903.
- Vialleton**, Recherches sur les premières phases du développement de la seiche. Paris 1888.
- Waldeyer**, Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32. 1888.
- v. **Wastelewski, Th.**, u. **Kühl, Alfr.**, Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbennukleus. Zoolog. Jahrb. Bd. 38. 1914.
- Wilson, E. B.**, Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the sea-urchin egg. Journ. of Morph. Vol. 11. 1895.
- Zander, R.**, Über den gegenwärtigen Stand der Lehre von der Zellteilung. Biol. Centralbl. Bd. 12. 1892.
- Ziegler, H. E.**, Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891. — Experiment. Studien über Zellteilung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7. 1898; Bd. 16. 1903.
- Ziegler und vom Rath**, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891.
- Zoja, R.**, Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Anz. Bd. 11. 1895.

Ausführliche Literaturzusammenstellungen über Kern- und Zellteilung findet man in den Berichten von FLEMMING und MEVES in den verschiedenen Jahrgängen von Merkel-Bonnets „Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“.

### Literatur Kap. IX.

- Arrhenius, Svante**, Das Werden der Welten. Leipzig 1907. Kapitel VIII. Ausbreitung des Lebens durch den Weltraum.
- Born, Gustav**, Über Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. Bd. 8. 1893. — Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahrb. d. Schles. Ges. Zool.-bot. Sekt. 1894.
- Boveri, Th.**, Die Potenzen des Ascaris-Blastivmeren bei abgeänderter Furchung. Festschr. für R. Hertwig. 1910.
- Driesch, H.**, Entwicklungsmechanische Studien. IV. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. 1893. — Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anat. Anz. Jahrg. 8. 1893.
- Hertwig, Oscar**, Die Chätognathen, eine Monographie. 1880. — Welchen Einfluß übet die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Jenaische Zeitschr. 1884. — Experimentelle Untersuchungen über die ersten Teilungen der Froscheier und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1893. — Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893. — Über eine Methode, Froscheier am Beginn ihrer Entwicklung im Raume so zu orientieren, daß sich die Richtung ihrer Teilebenen und ihr Kopf und Schwanzende bestimmen läßt. Festschr. zum 70. Geburtstag von E. Haeckel 1904.
- Jennings**, The early development of Asplanchna. Bull. of Mus. of comp. Zool. at Harvard College. Vol. 30. 1896.
- Kölliker**, Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. 1843.
- Lillie**, Adaption in cleavage. Woods Holl Biol. Lect. 1898. — The organization of the egg of Unio. Journ. Morph. Vol. 17. 1901.
- Morgan, Th. Hunt**, The development of the frogs egg. New York 1897. — A study of variation in cleavage. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895.

- Pflüger, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. Arch. f. die gesamte Physiol. Bd. 31 u. 32. 1883. — Über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. 3. Abh. Ebenda. Bd. 34. 1884.
- Rabl, C., Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. Bd. 5. 1879.
- Ranber, A., Formbildung und Cellularmechanik. Morph. Jahrb. Bd. 6. 1880. — Tier und Pflanze. Akademisches Programm. Zool. Anz. 1881. — Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1883.
- Roux, Willh., Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. 1895.
- Sachs, Die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arb. des bot. Inst. in Würzburg. Bd. 2. 1882.
- Whitman, C. C., The inadequacy of the cell-theory of development. Woods Holl Biol. Lectures. 1893.
- Wilson, The cell-lineage of Nereis. Journ. of Morph. Vol. 6. 1892. — Experiments on cleavage and lokalization in the Nemertine egg. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Bd. 16. 1903.
- Ziegler, Über Furchung unter Pressung. Verhandl. d. Anat. Ges. 1894.

### Literatur Kap. X.

- Armbruster, L., Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11. 1913.
- Auerbach, Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanz usw. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. 1891. Nr. 35.
- v. Baehr, W. B., Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti* usw. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
- Balbani, Recherches sur les phénomènes sexuels des infusoires. Journ. de la Physiol. T. 4. 1861.
- Bélar, K., Untersuchungen über den Formwechsel von *Actinophrys sol.* Biol. Zentralbl. Bd. 41. 1921.
- van Beneden, siehe Kapitel VIII.
- van Beneden et Julin, La spermatogénèse chez l'*ascaris megaloccephala*. Bull. de l'Acad. Belg. 3<sup>e</sup> sér. T. 7. 1884.
- Berghs, La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. No. I u. II: La cellule. T. 21. Fasc. 1 u. 2. 1904. No. III: Ibid. T. 22. 1904.
- Berthold, Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phäosporoen. Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel. Bd. 2. 1881.
- Böhm, Über Reifung und Befruchtung des Eies von *Petromyzon*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3. 1888. — Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München. 1891.
- Boveri, Th., Über die Bedeutung der Richtungskörper. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München. 1886. — Befruchtung. Merkel-Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 1. 1892. — Das Problem der Befruchtung. Jena 1902. — Zellenstudien I—VII. — Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Jena 1907. — Über Geschlechtschromosomen bei Nematoden. Arch. f. Zellforschung. Bd. 4. 1910.
- Brachet, A., La polyspermie expérimentale comme moyen d'analyse de la fécondation. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30. 1910. — Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'oeuf de *Rana fusca*. Arch. d. Zool. expér. et gén. 5<sup>e</sup> sér. T. 6. 1910.
- Brauer, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893.
- Buchner, P., Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Oogenese der Orthopteren usw. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
- Bütschli, O., Über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zellteilung und Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senckenberg. naturforsch. Gesellsch. Bd. 10. 1876. — Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörper. Biol. Centralbl. Bd. 4. 1885.
- Catberla, Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon Planeri*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 30. 1878.
- Cannon, W. A., Studies in plant hybrids. The Spermatogenesis of hybrid peas. Contributions from New York Bot. Garden. 1933.
- Carmoy, J. B., La vésicule germinative et les globules polaires chez l'*ascaris mégaloccephala*. La Cellule. T. 2. 1886; T. 3. 1887.

- Farnoy et Lebrun**, La vésicule germinative et les globules polaires chez les batraciens. *La Cellule*, T. 12, 14, 16, 17, 1897--1900.
- Conklin, E. G.**, The embryology of *Crepidula*. *Journ. Morph.* Vol. 13, 1897. — The individuality of the germ nuclei during the cleavage of the egg of *Crepidula*. *Biol. Bull.* Vol. 2, 1901. — Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of *Crepidula* and other Gasteropoda. *Journ. Acad. Nat. soc. Philad.* II. ser. Vol. 12, 1, 1902.
- Dublin, Louis**, The history of the germ-cells in *Pedicellina americana*. *Annals of the New York Acad. of sciences*, Vol. 16, 1905.
- Edwards, C. L.**, The idiochromosomes in *Ascaris megaloce*, and *Ascaris lumbricoides*. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 5, 1910.
- Engelmann**, Über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. *Morphol. Jahrbuch*, Bd. 1, 1875.
- Falkenberg, P.**, Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria*. *Mitteil. aus d. zoolog. Station zu Neapel*, 1879. — Die Algen im weitesten Sinn. *Schencks Handb. d. Botanik*, Bd. 2, 1882.
- Farmer and Moore**, On the essential similarities existing between the heterotype nuclear division in animals and plants. *Anat. Anz.* Bd. 11, 1896.
- Fick**, Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool.* Bd. 56, 1893. — Vererbungsfragen, Reduktion und Chromosomenhypothesen. *Ergebn. d. Anat. und Entw.* Bd. 16, 1906.
- Fol, H.**, Archives des sciences physiques et naturelles. Genève, 15. Okt. 1882. — Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. *Archives des scienc. phys. et nat. de Genève*, Troisième sér. T. 25, 1891.
- Gardiner, E. G.**, The growth of the ovum, formation of the polar bodies and the fertilization in *Polychoerus caudatus*. *Journ. Morphol.* Vol. 15, 1898.
- Giard, A.**, Sur la signification morphologique des globules polaires. *Revue scient.* T. 20, 1877. — Sur les modifications qui subit l'oeuf des Méduses phanérocarpes avant la fécondation. *Compt. rend. de l'Acad. des scienc.* Paris 1877.
- Giardina, A.**, Origine dell'oozita e delle cellule nutrici nel Dytiscens. *Internat. Monatschrift f. Anat. u. Physiol.* Bd. 18, 1901. — Sui primi stadi dell'oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. *Anat. Anz.* Bd. 21, 1902.
- Grégoire, V.**, La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation. *La cellule*, T. 21, 1904.
- Griffin**, Studies on the maturation, fertilization and cleavage of *Thalassema* and *Zirphaea*. *Journ. of Morphol.* Vol. 15, 1899.
- Groß, J.**, Die Spermatogenese von *Syromastes*. *Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog.* Bd. 20, 1904.
- Guignard, L.**, Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morphologiques observés chez les plantes et chez les animaux. *Annales des sciences natur.* T. 14, Botanique, 1891. — Sur les anthérozoïdes et la double copulation chez les végétaux angiospermes. *Compt. rend. Paris*, 1899. — L'appareil sexuel et le double fécondation dans les tulipes. *Ain. d. sc. nat. Bot. Se sér.* T. 11, 1900. — La double fécondation dans le Maïs. *Journ. de Bot.* T. 15, 1901.
- Gulick, A.**, Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden, nebst Bemerkungen über die Bedeutung dieser Chromosomen. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 6, 1911.
- Gutherz, S.**, Über den gegenwärtigen Stand der Heterochromosomen-Forschung. *Sitz.-Ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde Berlin* 1911. — Zur Kenntnis der Heterochromosomen. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 69, 1907. — Über ein bemerkenswertes Strukturelement (Heterochromosomen?) in der Spermiogenese des Menschen. *Ebenda*, Bd. 79, 1912.
- Gutherz**, Das Heterochromosomenproblem bei den Vertebraten. *Arch. f. mikr. Anatomie*, Bd. 96, 1922.
- Guyer, M. F.**, The spermatogenesis of the domestic Guinea. *Anat. Anz.* Bd. 34, 1909. — Accessory chromosomes in man. *Biol. Bull.* Vol. 19, 1910.
- Häcker, V.**, Die Eibildung bei *Cyclops* und *Canthocamptus*. *Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog.* Bd. 5, 1892. — Die Vorstadien der Eireifung. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 45, 1895. — Über die Selbständigkeit der väterlichen und der mütterlichen Kernbestandteile. *Ebenda*, Bd. 46, 1895. — Die Reifungserscheinungen. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 8, 1898. — Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. *Jena* 1899. — Über die Autonomie der väterlichen und der mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. *Anat. Anz.* Bd. 20, 1902. — Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. *Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre*. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* 1902. — Die Chromosomen als angenommene Vererbungssträger. *Ergebn. u. Fortschr. d. Zool.* Bd. 1, Jena 1907.

- Hartmann, Max.** Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 14. 1909. — Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung und Vererbung) des Phytomonadinae. 2. Mitteilung. Über die dauernde, rein agame Züchtung von *Eudorina elegans* und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem. Preuß. Akad. d. Wiss. Bd. 52. 1917. — Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Die Naturwissenschaften. Heft 24 u. 25. 1918. — Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen (*Chlamydomonas*, *Phycomyces*, Honigbiene). Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 20. 1918.
- Hartog, M.** Some problems of reproduction, a comparative study of gametogeny and protoplasmic senescence and rejuvenescence. Quart. Journ. of microsc. science. 1891.
- Henking.** Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 49, 51, 54. 1890, 1891, 1892.
- Herla.** Etude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocephale. Arch. Biol. T. 13. 1895.
- Herlant, M.** Sur le mécanisme de la fécondation et d'allure du développement dans les oeufs de grenouille di- et trispermiques. Bull. de la Soc. roy. des sciences med. et nat. de Bruxelles. 1910. — Recherches sur les oeufs di- et trispermiques de grenouille. Arch. de Biol. T. 26. 1911.
- Hertwig, Oscar,** siehe Lit. VIII, 1875, 1877, 1878, 1890. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890. — Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre. Vortrag auf dem internat. Kongreß Sept. 1904 zu St. Louis. Separat. Jena 1905. — Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. Eine historische Studie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, Abt. 2. 1917.
- Hertwig, Richard,** Über die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. in München. Bd. 4. 1888. — Über Kernstruktur und ihre Bedeutung für Zellteilung und Befruchtung. Ebenda 1888\*. — Über die Konjugation der Infusorien. Abhandl. d. bayr. Akad. d. Wissensch. II. Kl. Bd. 17. 1889. — Über Befruchtung und Konjugation. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. 1892. — Eireife und Befruchtung. Handb. d. vergl. und exper. Entwicklungslehre von O. Hertwig. Bd. 1. 1903. — Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biolog. Centralbl. Bd. 32. 1912.
- Ishikawa,** Vorläufige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctilien. Zool. Anz. 1891. Nr. 353. — Studies of reproductive elements. 1. Spermatogenesis, oogenesis and fertilization in *Diaptomus*. Journ. of the college of science. Imper. University Tokyo Vol. 5. 1891.
- Julin, Ch.** Ovgénèse, spermatogénèse et fécondation chez *Styelopsis*. Bull. Sc. France. T. 25. 1893.
- Kingsbury,** The spermatogenesis of *Desmognathus*. The Americ. Journ. of Anat. Vol. 1. 1902.
- Klebahn,** Studien über Zygoten. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 22. 1890. — Beiträge zur Kenntnis der Auxosporienbildung. Ebenda Bd. 29. 1896.
- v. Kliewkowski,** Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei *Prothocera*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1897.
- Korschelt, E.** Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 60. 1895.
- Korschelt und Heider,** Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. 1902.
- v. Kostanecki,** Die Befruchtung des Eies von *Myzostoma gl.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51. 1898.
- Kostanecki und Wierzejski,** Über das Verhalten der sogen. achromatischen Substanz im befruchteten Ei. (Phys. font.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.
- Lauere,** Etudes sur la reproduction. Bruxelles 1890.
- Lehrm,** La vesicule germinative et les globules polaires chez les anoures. La Cellule. T. 19. 1902. — Les cinèses sexuelles chez *Diemyctilus torosus*. Ibid. T. 20. 1902.
- Mark, E. L.** Maturation, fecundation and segmentation of *Limax campestris*. Bullet. of the museum of comp. Zool. at Harvard college. Vol. 6. 1881.
- Maupas, E.** Le rajemissement karyogamique chez les ciliés. Arch. de Zool. expér. et génér. 2<sup>e</sup> ser. T. 7. 1889.
- McClung,** Notes on the accessory chromosome. Anat. Anz. Bd. 20. 1901. — A peculiar nuclear element in the male reproduction cells of insects. Biol. Bull. Vol. 2. 1899. — The accessory chromosome, sex-determinant? Ebenda. Vol. 3. 1902. — The chromosome complex of orthopteran spermatocytes. Ebenda. Vol. 9. 1905.



- Mead, A. D.**, Some observations on maturation and fecundation in *Chaetopterus perg.* Journ. Morphol. Vol. 10. 1895.
- Meyes, Fr.**, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 48. 1897. — Spermiocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica*) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Ebenda. Bd. 70. 1907. S. 414.
- Montgomery**, The spermatogenesis in *Pentastoma* up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Bd. 12. 1898. — Chromatin reduction in the Hemiptera. Zool. Anz. Bd. 22. 1899. — A study of the chromosomes of the germ-cells of Metazoa. Trans. Amer. phil. Soc. 1901. — Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ-cells. Biol. Bull. Vol. 6. 1904. — Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. Trans. Amer. phil. Soc. N. S. Vol. 21. 1906.
- Moore, J. E. S.**, On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of microsc. Sc. Vol. 38. 1896.
- Morgan, T. H.**, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. exper. Zool. Bd. 7. 1909. — Sex limited inheritance in *Drosophila*. Science, N. S. Vol. 32. 1910. — Heredity and sex. New York. Columbia University Press. 1913.
- Morril, C. V.**, The chromosomes in the ovogenesis, fertilization and cleavage of coarid Hemiptera. Biol. Bull. Vol. 19. 1910.
- Nachtheim, H.**, Cytologische Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mell.*). Arch. f. Zellforsch. Bd. 11. 1913.
- Nawaschin**, Resultate einer Revision des Befruchtungsvorganges bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. de l'Acad. imp. de Sc. de St. Pétersbourg. T. 9. 1898. — Neue Beobachtungen über Befruchtung bei *Fritillaria* und *Lilium*. Bot. Centralbl. Bd. 77. 1899. — Über die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dikotyledonen. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 18. 1900. — Näheres über die Bildung der Spermkerne bei *Lilium Martagon*. Annales du jardin botanique de Brütenzorg. 2<sup>e</sup> sér. T. 3. 1910. — Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermkerne bei einigen Angiospermen. Österr. bot. Zeitschr. Jahrg. 1909.
- Nußbaum**, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18. 1880.
- Oppel**, Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.
- Paulmier, F. C.**, Chromatin Reduction in the Hemiptera. Anat. Anz. Bd. 14. 1898. — The spermatogenesis of *Anasa tristis*. Journ. Morph. Suppl. Vol. 15. 1899.
- Platner**, Über die Befruchtung bei *Arion empiricorum*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. 1886. — Über die Bedeutung der Richtungskörperchen. Biol. Centralbl. Bd. 8. 1888. 89.
- Pringsheim**, Über die Befruchtung der Algen. Monatsber. d. Berl. Akad. 1855. — Über Paarung von Schwärmsporen, die morphologische Grundform der Zeugung im Pflanzenreich. Ebenda 1869.
- Prowazek**, Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese. Zool. Anz. Bd. 25. 1901.
- von Rath, O.**, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllostaipa* usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892. — Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculata*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 57. 1893. — Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.
- Rosenberg, O.**, Über die Tetradenbildung eines *Drosera*-Bastards. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 22. 1904.
- Rückert, J.**, Zur Eireifung der Copepoden. Anat. Hefte. Bd. 4. 1894. — Über physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892. — Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Merkel-Bonnets Ergebn. Bd. 3. 1894. — Über das Selbständigbleiben väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895. — Die Befruchtung von *Cyclops strenuus*. Anat. Anz. Bd. 10. 1895. — Nochmals zur Reduktionsfrage. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.
- Sabaschnikoff**, Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenesis von *Ascaris*. Bull. Soc. Nat. Moscow. 1897.
- Sala, L.**, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895.
- Schleip, W.**, Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. u. Fortsch. d. Zool. Bd. 3. 1912.
- Seiler, J.**, Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 18. 1917. Bd. 27. 1921. u. Arch. f. Zellforsch. Bd. 16. 1922.
- Selenka**, Befruchtung der Eier von *Toxopneustes variegatus*. Leipzig 1878.

- Schreiner, Die Reihungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion. *Anat. Anz.* Bd. 24, Nr. 22, 1904.
- Stevens, N. M., Studies in spermatogenesis. I and II. Carnegie Inst. Washington 1905 and 1906. — A study of the chromosomes of certain Diptera. *Journ. exper. Zool.* Vol. 5, 1908. — Further studies on the chromosomes of the Coleoptera. *Ebenda.* Vol. 6, 1909. — An unpaired heterochromosome in the Aphids. *Ebenda.* Vol. 6, 1909<sup>b</sup>.
- Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884. — Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. *Biol. Centralbl.* Bd. 14, 1894, Nr. 23 u. 24. — Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosoma und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900. — Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. *Bot. Ztg.* Jahrg. 58, 1900. — Über Befruchtung. *Ebenda.* Jahrg. 59, 1901. — Über Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1904.
- Sutton, W., On the morphology of the chromosome group in *brachystola magna*. *Biol. Bull.* Vol. 4, 1902. — The chromosomes in heredity. *Ibid.* Vol. 4, 1903.
- Tretjakoff, Die Spermatogenese bei *Ascaris megaloccephala*. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 45, 1904.
- Wagner, Jul., Einige Beobachtungen über die Spermatogenese der Spinnen. *Zool. Anz.* Bd. 19, 1896. — Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Spinnen. *Abh. d. Kaiserl. naturf. Gesellsch. in St. Petersburg.* Bd. 26, 1896.
- Waideyer, W., Befruchtung und Vererbung. Vortrag auf der 69. Vers. dtsh. Naturf. u. Ärzte, 1897.
- Weismann, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. *Zeitshr. f. wissenschaftl. Zool.* Bd. 33, 1880. — Über die Zahl der Richtungkörper und ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.
- Weismann und Ishikawa, Über die Bildung der Richtungkörper bei tierischen Eiern. *Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg* Bd. 3, 1887. — Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungkörper. *Zool. Jahrb.* Bd. 3, Abt. f. Morph. 1889.
- Wheeler, W. M., The maturation, fecundation etc. of *Myzostoma gl.* *Journ. Morph.* Vol. 10, 1895.
- Wilcox, Spermatogenesis of *Caloptenus* and *Cicada*. *Anat. Anz.* Bd. 10, 1895. — Longitudinal and transverse division of chromosomes. *Anat. Anz.* Bd. 19, 1901.
- Wilson, E. B., An atlas of the fertilization and Karyokinesis of the ovum. New York 1895. — Studies on chromosomes I—VII. *Journ. Exp. Zool.* Vol. II 3, Vol. II 4, 1905. Vol. III, 1906. Vol. VI, 1909. Vol. IX, 1910. — The sex chromosomes. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 77, 1911.
- Wilson and Mathews, Maturation, fertilization and polarity in the echinoderm egg. *Journ. Morph.* Vol. 10, 1895.
- Zacharias, Otto, Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei *Ascaris megaloccephala*. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 30, 1887.
- Zoja, R., Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. *Anat. Anz.* Bd. 11, 1896.

Siehe ferner: Auerbach, *Lit.* VIII, 1874; Boveri, *Lit.* VIII, 1887, 1888, 1890; Fol, *Lit.* VIII, 1877.

## Literatur Kap. XI.

- Abderhalden, Neuere Versuche über künstliche Parthenogenesis und Bastardierung. *Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.* 1904.
- Alverdes, Fr., Das Verhalten des Kernes der mit Radium behandelten Spermatozoen von *Cyclops* nach der Befruchtung. *Arch. f. Entwicklungsmech.* Bd. 47, 3. Heft.
- Baltzer, F., Über die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 5, 1910.
- de Bary, A., Über apogame Farne und die Erscheinungen der Apogamie im allgemeinen. *Bot. Ztg.* Bd. 36, 1878. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. *Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Ges.* 1881.
- Bataillon, E., La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 11, 1901. — Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogenèse traumatique. *Arch. de Zool. expér. Sér. 5, T. 6, 1910.*
- Bischoff, J. W., Theorie der Befruchtung und über die Rolle, welche die Spermatozoiden dabei spielen. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1847.

- Blochmann, F.**, Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Univ.-Festsehr. Heidelberg, 1886. — Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. Bd. 12, 1887. — Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneiern. Ebenda, Bd. 15, 1889.
- Born, G.**, Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Auren. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 27, 1886.
- Boveri, Th.**, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. zu München, Bd. 5, 1889. — Über die Befruchtung und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigelleier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2, 1895.
- Boveri, Th.**, Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer Seeigelbastarde. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44, 1918.
- Brachet, A.**, Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'oeuf de *Rana fusca*. Arch. de Zool. expér. Sér. 5, T. 6, 1910. — Etudes sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'oeuf parthénogénétique de *Rana fusca*. Arch. de Biol. T. 26, 1911. — Les idées sur la parthénogenèse expérimentale. Revue des Idées, T. 5, 1908.
- Brauer.** Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43, 1894.
- Castle, W. E.**, The early embryology of *Ciona intestinalis*. Bull. Mus. compar. Zool. Harvard College, Vol. 27, 1895/96.
- Correns, C.**, Selbststerilität und Individualstoffe. Biol. Centralbl. Bd. 33, 1913.
- Darwin.** Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich.
- Delage (Yves)**, Etudes sur la mérogonie. Arch. Zool. expér. Sér. 3, T. 7, 1899. — Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale. Ebenda 1899\*. — Sur la maturation cytoplasmique chez les Echinodermes. Ebenda. Sér. 3, T. 9, 1901. — Les théories de la fécondation. Verhandl. d. V. internat. Zool.-Kongr. zu Berlin, 1901\*. — Einfluß der Kohlensäure auf die Parthenogenese. Centralbl. f. Physiol. 1902.
- Dubois.** Sur la spermase et l'ovulase. Compt. rend. hebdom. de la Soc. de Biol. T. 52, 1900.
- Erdmann und Woodruff.** Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen Paramäcien. Biol. Centralbl. Bd. 34, 1914.
- Ernst, A.**, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena, G. Fischer, 1918 (mit Literatur).
- Federley, H.**, Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachor.*, *curtula* und *pigra*, sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb. Bd. 9, 1913.
- Fischer, Martin, und Ostwald, Wolfgang.** Zur physikalisch-chemischen Theorie der Befruchtung. Pflügers Arch. Bd. 106, 1905.
- Focke.** Die Pflanzenmischlinge. Bot. Ztg. 1881.
- Garbowski, T.**, Über parthenogenetische Entwicklung der Ascariden. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1903.
- Godlewski jun., Emil.** Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 20, 1906. — Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik, Heft 9, 1909. — Studien über Entwicklungserregung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33, 1911. — Physiologie der Zeugung. Wintersteins Handbuch d. vergl. Physiol. III. Teil, Bd. 2, 1912/14.
- Greely, A. W.**, On the effect of variations in the temperature upon the process of artificial parthenogenesis. Biol. Bull. Vol. 4, 1903.
- Gutherz, S.**, Selbst- und Kreuzbefruchtung bei solitären Ascidien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 44, 1904.
- Guyer, M.**, Spermatogenesis of normal and hybrid pigeons. A dissertation. The University of Chicago, 1900.
- Hartmann, Max.** Antogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 16, 1909. — Siehe ferner Kap. X.
- Hartmann, Max.** Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonadinea (Volvocales). III. Mitteilung: Die dauernd agame Zucht von *Eudorina elegans*. Experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todproblem. Arch. f. Protistenk., Bd. 43, 1921.
- Heusen.** Die Physiologie der Zeugung. Handb. d. Physiol. Bd. 6, 1881.
- Herbst, C.**, Vererbungsstudien. I—VII, 1906, 1907, 1909, 1912. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 21 u. 22, 24, 27, 34.
- Herlant.** Sur le mécanisme de la fécondation et l'allure du développement dans les oeufs de grenouille di- et trispermiques. Bull. Soc. Roy. Sc. méd. et nat. de Bruxelles.

1910. — Recherches sur l'antagonisme de deux spermes provenant d'espèces cloignes. *Anat. Anz.* Bd. 42. 1912.
- Hertlant, W., Etude sur les bases cytologiques du mécanisme de la parthénogénèse expériment. chez les Amphibiens. *Arch. d. Biologie.* Bd. 28. 1913.
- Hertwig, Günther, Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 79. 1912. — Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 77. 1911. — Kreuzungsversuche an Amphibien. Wahre und falsche Bastarde. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 91. 1918. — Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 77. 1911.
- Hertwig, G., Das Radiumexperiment in der Biologie. *Strahlentherapie.* Bd. 11. 1920. — Das Sexualitätsproblem. *Biol. Zentralblatt.* Bd. 41. 1921.
- Hertwig, G. und P., Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 83. 1913. — Kreuzungsversuche an Knochenfischen. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 83. 1914.
- Hertwig, Oscar, Kritische Betrachtungen über neuere Erklärungsversuche auf dem Gebiete der Befruchtungslehre. *Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss.* 1905. — Disharmonische Idioplasmaverbindungen und ihre Folgen. *Scientia.* Bd. 12. 1912.
- Hertwig, O., Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 90. 1917.
- Hertwig, Oscar und Richard, Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena 1885. — Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
- Hertwig, P., Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pelloi*. *Arch. f. mikr. Anat. Festschr. f. O. Hertwig.* Bd. 34. 1920.
- Hertwig, P., Haploide und diploide Parthenogenese. *Biol. Zentralblatt.* Bd. 40. 1920.
- Hertwig, R., Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. *Festschrift für Gegenbur.* Leipzig 1896.
- van Herwerden, M. A., Über den Einfluß der Spermatozoen von *Ciona intestinalis* auf die unbefruchteten Eier von *Strongylocentrotus lividus*. *Anat. Anz.* Bd. 40. 1912.
- Hildebrand, Die Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen usw. Leipzig 1867.
- Iwanoff, Elie, Da la fécondation artificielle chez les mammifères. *Arch. d. Sc. biol. T.* 12. Nr. 4 u. 5.
- Jollos, Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. *Biol. Centralbl.* Bd. 33. 1913. — Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. *Biol. Centralbl.* Bd. 36. 1916.
- Jost, L., Über die Selbststerilität einiger Blüten. *Botan. Ztg.* 1907.
- Keller, Die Wirkung des Nahrungsentzuges auf *Phylloxera vastatrix*. *Zool. Anz.* Bd. 10. S. 583. 1887.
- Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung. *Biol. Centralbl.* Bd. 9. 1889.
- Kniep, H., Untersuchungen über den Antherenbrand (*Ustilago violacea*). Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. *Zeitschr. f. Botanik.* 11. Jahrg. 1919.
- v. Kostaneckí, K., Über künstliche Befruchtung und künstliche parthenogenetische Furchung bei *Maetra*. *Bull. Acad. Soc. Krakau.* 1902. — Über parthenogenetische Entwicklung der Eier von *Maetra* mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstoßung der Richtungkörper. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 78. Abt. 2. 1911.
- Krüger, Eva, Die phylogenetische Entwicklung der Keimzellenbildung einer freilebenden *Rhabditis*. *Zool. Anz.* Bd. 40. — Fortpflanzung und Keimzellbildung von *Rhabditis aberrans*. *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd. 105. 1913.
- Kupelwieser, H., Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 27. 1909.
- Lécaillon, A., La parthénogénèse naturelle rudimentaire. *Bull. scientif. de la France.* Sér. 7. T. 44. 1910.
- Lidfors, B., Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre.* Bd. 12. 1914.
- Lillie, Ralph S., Momentary elevation of temperature as a means of producing artificial parthenogenesis in starfish eggs and the conditions of its action. *Journ. of exper. Zool.* Vol. 5. 1908.
- Loeb, Jaques, On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal Larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea-urchin. *Amer. Journ. of Physiol.* Vol. 3. 1899. — Further experiments on artificial parthenogenesis and the nature of the process of fertilization. *Ebenda.* Vol. 4. 1900. — Experiments on artificial parthenogenesis in annelids (*Chaetopterus*) and the nature of the process of fertilization. *Ebenda.* Vol. 4. 1901. — Über Eireifung, natürlichen Tod und

- Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 93. 1902. — On a method by which the eggs of a sea-urchin (*Strongylocentrotus*) can be fertilized with the sperm of a starfish (*Asterias ochr.*). Univ. of Calif. Public. Physiol. Vol. 1. 1903. — Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. 1906. — Über die Natur der Bastardlarven zwischen dem Echinodermenei (*Strongylocentrotus franciscanus*) und Molluskensamen (*Chlorostoma funebrale*). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 26. 1908. — Untersuchungen über künstliche Parthenogenese. Übersetzt von E. Schwalbe. Leipzig 1906. — Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. (Künstliche Parthenogenese.) Berlin 1909.
- Loeb, Jaques, and Warren, H. Lewis.** On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of sea-urchins by potassium cyanide. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 6. 1902.
- Loeb, Jaques, Fischer, Martin, and Nelson, Hugh.** Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 87. 1901.
- Mathews.** Artificial parthenogenesis produced by mechanical agitation. Amer. Journ. of Physiol. Vol. 6. 1901.
- Moenkhaus, W. J.** The development of the Hybrids between *Fundulus Heteroclitus* and *Menidia notata* with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. Journ. of Anat. Vol. 3. 1904.
- Morgan, Th.** The fertilization of nonnucleated fragments of echinoderm-eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1895. — Further studies in the action of salt-solutions and other agents on the eggs of *Arbacia*. Ebenda. Bd. 10. 1900. — Cross- and Self-Fertilization in *Ciona intestinalis*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30. 1910.
- Müller, Hermann.** Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873.
- Nachtsheim, H.** Sind haploide Organismen lebensfähig? Biol. Zentralblatt. Bd. 41. 1921.
- Nägeli, C.** Die Bastardbildung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. zu München. 1865. — Die Theorie der Bastardbildung. Ebenda. 1866.
- Newman.** Further studies on the process of heredity in *Fundulus* hybrids. Journ. exper. Zool. Vol. 8. 1910.
- Oppermann, K.** Die Entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung mit radiumbestrahlten Samenfäden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. 1913.
- Petrunkewitsch, Alex.** Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbee-
- Petrunkewitsch, Alex.** Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bieneei. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontol. Bd. 14. 1901. — Künstliche Parthenogenese. Ebenda. 1904.
- Pflüger.** Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 29. 1882.
- Pieri, J. B.** Un nouveau ferment soluble: l'ovulase. Arch. de Zool. expér. et génér. Sér. 3. T. 7. S. 29. 1899.
- Platner, G.** Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von *Liparis dispar*. Biol. Centralbl. Bd. 8. 1888/89. — Die Reifung der parthenogenetischen Eier von *Artemia salina*. Anat. Anz. Bd. 21. 1902.
- Poll, H.** Der Geschlechtsapparat der Mischlinge von *Cairina moschata* (L.) ♂ und *Anas boschas* ♀. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin. 1906. — Mischlingsstudien. IV. Keimzellenbildung bei Mischlingen. Verhandl. d. Anat. Ges. in Brüssel. 1910. — Mischlingsstudien. V. Vorsamenbildung bei Mischlingen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77. 1911. — Mischlingsstudien. VI. Eierstock und Ei bei fruchtbaren und unfruchtbaren Mischlingen. Ebenda. Bd. 78. 1911.
- Poll, H.** Mischlingsstudien. VIII. Pfaumischlinge, nebst einem Beitrag zur Kern-Erbräger-Lehre. Arch. f. mikr. Anat. Festschr. f. O. Hertwig. Bd. 94. 1920.
- Poll, H., und Tiefensee, H.** Mischlingsstudien: Die Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin. 1907.
- Schücking.** Zur Physiologie der Befruchtung, Parthenogenese und Entwicklung. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 97. 1903.
- Sprengel.** Das entdeckte Geheimnis der Natur, die Befruchtung der Blumen durch Insekten. 1793.
- Standfuß, Max.** Gesamtbild der bis Ende 1908 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. 16. Jahrg. der „Insektenbörse“. 1899.
- Stevens, N. M.** Experimental studies on eggs of *Echinus microtuberculatus*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 15. 1902.
- Strasburger, E.** Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenese und Reduktionsteilung. Jena 1909.
- Teichmann, E.** Über Furchung befruchteter Seeigelleier ohne Beteiligung des Spermakerns. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 37. 1903.

- Tennent, D. H., The chromosomes in cross-fertilized Echinoid eggs. Biol. Bull. Vol. 13, 1907.
- Tichomirow, Die künstliche Parthenogenese bei Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol. Suppl.-Bd. 1886. — Eigentümlichkeiten der Entwicklung bei künstlicher Parthenogenese. Zool. Anz. Bd. 25, 1902.
- Tischler, G., Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Berlin 1907. — Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1, 1908.
- Voss, H., Die beiden Hauptfaktoren der traumatischen Parthenogenese. Biol. Zentralblatt, Bd. 41, 1921.
- de Vries, H., Befruchtung und Bastardierung. Vortrag. Leipzig 1903.
- Wassiliew, Über künstliche Parthenogenesis des Seeigelees. Biol. Centralbl. Bd. 22, 1902.
- Weismann, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33, 1880. — Über die Vererbung. Jena 1883. — Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885. — Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.
- Wiesner, Elemente der wissenschaftlichen Botanik. Bd. 3, 1902.
- Wilson, E. B., The chemical fertilization of the sea-urchin. Science, N. S. Vol. 13, 1900.
- Winkler, H., Über Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachr. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-phys. Kl. 1900. — Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36, 1901. — Parthenogenesis, und Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1908.
- Woodruff, L., Two thousand generations of Paramaecium. Arch. f. Protistenk. Bd. 21, 1911.
- Woodruff, The life cycle of Paramaecium. Amer. Natur. Vol. 42, 1898. — 3300 Generationen von Paramaecium ohne Konjugation und künstliche Reizung. Biol. Centralbl. Bd. 33. — A normal periodic reorganization process without cell fusion in Paramaecium. Journ. exper. Zool. Vol. 17, 1914.
- Ziegler, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung, Furchung ohne Chromosomen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 6, 1898.

## Literatur Kap. XII.

- Bergh, R. S., Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften. Zool. Anz. 1892.
- Blumenbach, Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäft. 1781.
- Bonnet, Considérations sur les corps organisés. Amsterdam 1762.
- Born, Über den Einfluß der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24, 1885.
- Boveri, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Ges. f. Morph. u. Physiol. zu München. 1889. — Über die Charaktere von Echinidenbastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis väterlicher und mütterlicher Substanzen. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 43, 1914.
- Conklin, Ed., The mechanism of heredity. Scienc. Vol. 27, 1908. — Organ-forming substances in the eggs of ascidians. Biol. Bull. Vol. 8, 1905.
- Chabry, Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journ. de l'Anat. et de la Phys. 1887.
- Darwin, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation, Bd. 2.
- Driesch, Entwicklungsmechanische Studien. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53, Leipzig 1891.
- Hensen, V., Die Grundlage der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. 14, 1885.
- Herbst, C., Vererbungsstudien VII, X. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34, 1912. Bd. 39, 1914.
- Hertwig, Günther, Die Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77, 1911. — Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81, 1913.
- Hertwig, G., Das Radiumexperiment in der Biologie. Strahlentherapie. Bd. 11, 1920. (Mit Literaturverzeichnis.)
- Hertwig, Oscar, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36, 1890. —

- Urmund und Spina bifida. Ebenda, Bd. 39, 1892. — Alte und neuere Entwicklungstheorien. 1892. — Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena 1909. — Die Radiumstrahlung in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1910. — Neue Untersuchungen über die Wirkung der Radiumstrahlung auf die Entwicklung tierischer Eier. Ebenda, 1910. — Mesothoriumversuche an tierischen Keimzellen, ein experimenteller Beweis für die Idioplasmatur der Kernsubstanzen. Ebenda, 1911. — Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Ein Beitrag zur experiment. Zeugungs- und Vererbungslehre. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 77, 1911. — Versuche an Tritonciern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82, 1913.
- Hertwig, Paula**, Durch Radiumbestrahlung verursachte Entwicklung von hadbkernigen Triton- und Fischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87, 1916. — Keimesschädigung durch physikalische und chemische Eingriffe. Sammelreferat. Arch. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 19, 1918.
- Hinderer, Th.**, Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluß von Kohlensäure. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 38, 1914.
- His, W.**, Die Theorien der geschlechtlichen Zeugung. Arch. f. Anthropol. Bd. 4 u. 5, 1871, 1872. — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher. 1874.
- v. Kölliker**, Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42, 1885. — Das Karyoplasma und die Vererbung. Eine Kritik der Weismannschen Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44, 1886.
- Lams, H.**, Recherches sur l'oeuf de Cobaye. Maturation, fécondation, segmentation. Compt. rend. de l'association des anatomistes. Bruxelles 1910.
- Loeb**, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. Organbildung und Wachstum. 1892.
- Lundegard, H.**, Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 48, 1910.
- Meves, Fr.**, Weitere Beobachtungen über das Verhalten des Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung. Anat. Anz. Bd. 40, 1912, u. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 85, 1914.
- Meves**, Die Plastosomentheorie der Vererbung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92, 1918.
- Müller, Johannes**, Handbuch der Physiologie des Menschen. 1833—1840.
- Müller, Joseph**, Über Gamophagie. Ein Versuch zum weiteren Ausbau der Theorie der Befruchtung und Vererbung. Stuttgart 1892.
- Nußbaum**, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18, 1880. — Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eiführung, ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung. Ebenda. Bd. 23, 1884.
- Prenant, A.**, La substance héréditaire et la base cellulaire de l'hérédité. Journ. de l'Ana et de la Physiol. T. 47.
- Rabl, Carl**, Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. 1906.
- Roux**, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryos im Froschei. Zeitschr. f. Biol. Bd. 21, 1885. — Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch die Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln. Virch. Arch. Bd. 114, 1888.
- Sachs**, Über Stoff und Form von Pflanzenorganen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. 2 u. 3, 1893.
- Strasburger**, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884. — Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888. — Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im Organismenreich. Jena 1905.
- Van der Stricht, O.**, La structure de l'oeuf des mammifères (Chauve-Souris, Vesperugo, 3<sup>e</sup> partie. Mémoires de l'Acad. R. de Belgique. 2. sér. T. 2, 1909.
- Vöchting**, Über Organbildung im Pflanzenreich. Bonn 1878.
- de Vries, Hugo**, Intracelluläre Pangenesis. Jena 1889.
- Weismann**, Über Vererbung. 1883. — Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. 1885. — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. 1886. — Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. 1887. — Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.
- Wiesner**, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. 1892.
- Wolff, Kaspar Friedr.**, Theorie von der Generation. 1764

## Literatur zu Abschnitt II: Die Mendelschen Regeln.

- Allen, G., The heredity of coat colour in mice. Proc. Amer. Acad. of Arts and Sc. Vol. 40. 1904.
- Bateson, W., Mendel's principles of heredity. Cambridge 1909.
- Castle, W. E., Mendel's law of heredity. Proceed. of the Amer. Acad. of arts and Sc. Vol. 38. 1903. — Heredity of coat characters in Guinea-pigs and rabbits. Publications of the Carnegie Inst. of Washington. 1905.
- Carothers, E. E., The segregation and recombination of homologous chromosomes found in two genera of Acrididae (Orthoptera). Journ. Morph. 28. 1917.
- Correns, C., Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft des Rassenbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 18. 1900. — Die Ergebnisse der neuesten Eastardforschungen für die Vererbungslehre. Ebenda. Bd. 19. 1902. — Über Vererbungsgesetze. Berlin 1905.
- Davenport, C. B., Colour inheritance in mice. Wonderhorses and Mendelism. Science. N. S. Vol. 19. 1904. — Inheritance in poultry. Carnegie Inst. Publ. 1907.
- Darbishire, A. D., On the bearing of Mendelian principles of heredity on current theories of the origin of species. Memoir. and proceed. of the Manchester literary and philos. society. Vol. 48. 1904.
- Haacke, W., Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasma. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 21. 1906.
- Haecker, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904. — Über Axolotlkreuzungen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1908.
- Lang, A., Über Bastarde von *Helix hortensis* und *H. nemoralis*. 1908. — Über Vererbungsversuche. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1909. — Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1909. Jena 1914.
- Lotsy, J. P., Vorlesungen über Deszendenztheorie usw. Achte Vorlesung: Erblichkeit. Jena 1908.
- Mac Curdy and Castle, W. E., Selection and cross-breeding in relation to the inheritance of coat-pigment and coat-patterns in rats and guinea-pigs. Publ. of the Carnegie Inst. of Washington. 1907.
- Mendel, Gregor, Versuche über Pflanzenhybriden. Zwei Abhandl. 1865 u. 1869. Abgedruckt in Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften. Nr. 121. 1901.
- Morgan, T. H., Are the germ-cells of Mendelian hybrids „pure“. Biol. Centralbl., Bd. 26. 1906. — Localization of the hereditary material in the germ-cells. Proc. Nat. Acad. Sciences. Vol. 1. 1915.
- Morgan, Sturtevant, Müller, Bridges, The mechanism of Mendelian heredity. New York. 1915.
- Müller, H. J., The mechanism of crossing-over. Am. Naturalist. Vol. 50. 1916.
- Nachtsheim, H., Die Analyse der Erbfaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage. Zeitschr. f. induktive Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 20. 1919.
- Seiler, J., Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. Arch. f. Zellf. Bd. 16. 1922.
- Seiler, J., u. Haniel, C. B., Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von *Lymantria monacha*. Arch. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre. Bd. 27. 1921.
- Toyama, K., On some silk-worm crosses, with special reference to Mendel's law of heredity. Bull. of the college of Agricult. Tokyo imper. Univ. Vol. 7. 1906.
- Tschernak, E., Der gegenwärtige Stand der Mendelschen Lehre usw. Zeitschr. f. d. landwirtschaftl. Versuchsw. in Österreich. 1902. — Der moderne Stand des Vererbungsproblems. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 5. Jahrg. 1908.
- de Vries, Hugo, Die Mutationstheorie. 1901 u. 1903. Bd. 2. Elementare Bastardlehre. 1903. — Befruchtung und Bastardierung. Vortrag. Leipzig 1903. — Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Vorlesungen, ins Deutsche übertragen von H. Klebahn. Berlin 1906.
- Wilson, E. B., Mendel's principles of heredity and the maturation of the germ-cells. Science. 1902.

Wegen weiterer Literatur vergleiche die Lehrbücher über die Vererbungslehre von BAUR (I 1919) und GOLDSCHMIDT (I 1920), LANG, A. (I 1914) und die anderen unter Kap. I zitierten Lehrbücher von BATESON, JOHANNSEN, PLAFE, HAECKER, MORGAN.



## Literatur Kap. XIII.

- Artom, C.**, Le basi citologiche di una nuova sistematica del genere *Artemia*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9, 1912.
- Balbani**, Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Prem. part. Reueil. Zool. Suisse, 1889.
- Baltzer, F.**, Über die experim. Erzeugung und die Entwickl. von Tritonbastarden ohne mütterl. Kernmaterial. Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Gesellschaft, 1920.
- Boveri**, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellschaft. f. Morphol. u. Physiol. zu München 1889. — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — Zellenstudien. Heft 5. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Scieglarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena 1905. Die Potenzen der Ascarisblastomeren bei abgeänderter Furchung. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. 3. Jena 1910. — Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer Sciegebastarde. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44, 1918.
- Bridges, C. B.**, The origin of variations in sexual and sex limited Characters. The American Naturalist. Vol. 56, 1922.
- Chambers, R.**, Einfluß der Eigröße und Temperatur auf die Größe des Frosches und dessen Zellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72, 1908.
- Conklin, E. G.**, Cell size and nuclear size. Jour. exp. Zool. 12, 1912.
- Erdmann, Rh.**, Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem und experim. verändertem Wachstum. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 20, 1911. (Mit Literaturverzeichnis.)
- Gates, R.**, 1909 The stature and chromosomes of *Oenothera gigas*. Arch. f. Zellforschung. Bd. 3, 1909. — Tetraploid mutants and chromosome Mechanisms. Biol. Centralbl. Bd. 33, 1913.
- Gerassinow**, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. de la Soc. impériale des naturalistes de Moscou, 1901. — Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 1, 1902.
- Godlewski, E., jun.**, Der Eireifeprozeß im Lichte der Untersuchungen der Kernplasmazelation bei Echinodermenkeimen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44, 1918.
- Gregori, R. P.**, On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis*. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B. Vol. 87, 1914.
- Gruber**, Über die Einflußlosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachstum einzelliger Tiere. Biol. Centralbl. Bd. 3, 1884. — Über künstliche Teilung bei Infusorien. Ebenda Bd. 4 u. 5, 1885 u. 1886.
- Haberlandt**, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.
- Hartmann, O.**, Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nukleolengröße bei Cladoceren. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15, 1919. — Über den Einfluß auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhang mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44, 1918.
- Hertwig, G.**, Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 81, 1913. — Experimentell durch Schädigung der Samenfäden erzeugte Augenmißbildungen bei Froschlerven. Verhandl. Anat. Gesellschaft, 1921. — Die Bedeutung des Kerns für das Wachstum und die Differenzierung der Zelle, ebenda, 1922. — Die Entfaltung der Erbanlagen. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererb.-Lehre. Bd. 27, 1922.
- Hertwig, Oscar und Richard**, Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Jena 1879. — Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
- Hertwig, O.**, Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2, Bd. 82, 1913.
- Hertwig, G. und P.**, Triploide Froschlerven. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Festschr. f. O. Hertwig, 1920. Bd. 94.
- Hertwig, P.**, Bastardierung und Entwicklung von Amphibieneiern ohne mütterliches Kernmaterial. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre. Bd. 27, 1922.
- Hertwig, Richard**, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23, Heft 1 u. 2, 1903.
- Hofer**, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kerns auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 24, 1889.

- Jollos, V., Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 43, 1921.
- Ishikawa, Cytologische Studien von Dahlia. Botanical Magazine Tokyo, Bd. 25.
- Kahle, W., Die Paedogenese der Cecidomyiden. Zoologica, Bd. 55, 1908.
- Keeble, F., Gigantism in *Primula sinensis*. Journ. of Genetics, Bd. 2, 1912/13.
- Klebs, Über den Einfluß des Kerns in der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 7, 1887.
- Köhler, O., Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre, Bd. 15, 1915/16.
- Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 4, 1889.
- Kühn, A., Die Sonderung der Keimbezirke in der Entwicklung der Sommer-eier von *Polyphe-mus pediculus* de Geer. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. 35, 1912.
- Loeb, Jacques, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
- Lutz, A. M., Triploid mutants in *Oenothera*. Biol. Centralbl. Bd. 32, 1912.
- Marchal, El. et Em., 1909 et 1911 Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. de l'Acad. Roy. de Belg. 1911.
- Masing, E., Über das Verhalten der Nukleinsäure bei der Furchung der Seeigelleier. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 67, 1910.
- Müller, H. J., Variations due to change in the individual Gene. The American Naturalist, Vol. 56, 1922.
- Nußbaum, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 26, 1886.
- Schaxel, Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena. G. Fischer, 1915.
- Stieve, H., Über den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke der Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 49, 1921.
- Strasburger, E., Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Histologische Beiträge, Bd. 5, 1893. — Chromosomenzahl. Jena 1911.
- Tischler, G., 1910 Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. Arch. f. Zellforschung, Bd. 5. — Chromosomenzahl, -form. u. -individualität. Progr. rei botan. Bd. 5, 1916.
- Tower, W. L., An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetle of the Genus *Leptinotarsa*. Carnegie Instit. of Washington, Publ. 48, 1906. Publ. 263, 1918.
- Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 51, 1891.
- de Vries, Gruppenweise Artbildung unter spezieller Berücksichtigung der Gattung *Oenothera*. Berlin, Bornträger, 1913.
- Winkler, H., Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichender Chromosomenzahl. Zeitschr. f. Bot. Jahrg. 8, 1916.

ZWEITER HAUPTTHEIL.

**Die Zelle**  
**im Verband mit anderen Zellen.**



Der erste Hauptteil handelte von den allgemeinen fundamentalen Lebens-eigenschaften der Zelle. Die Zelle wurde als ein in sich abgeschlossener Elementarorganismus betrachtet. Von diesem Gesichtspunkt aus wurden ihre chemisch-physikalischen ihre morphologischen und physiologischen Eigenschaften studiert: ihr Stoffwechsel und ihre formative Tätigkeit, die Bewegungserscheinungen und die Reizbarkeit des Protoplasmas, ferner die Vermehrung der Zelle auf dem Wege der Teilung, endlich ihre sexuelle Affinität, die zur Besprechung der Morphologie und Physiologie des Befruchtungsprozesses Veranlassung gab.

Man führt aber die Zelle in der Natur nur in den wenigsten Fällen ein Leben als Organismus für sich, nämlich nur in den Fällen, wo es sich um die niedrigsten, einzelligen Lebewesen, oder in den Fällen, wo es sich um die allererste Entwicklungsstufe der vielzelligen Organismen, um Eier und Samenfäden, handelt. In allen anderen Fällen tritt uns die Zelle nur als ein untergeordneter und daher unselbständiger Teil einer höheren, zusammengesetzteren Organisation entgegen. Nachdem sie ihre Selbständigkeit als elementares Lebewesen verloren hat, wird sie, je höher Tier und Pflanzen organisiert sind, in ihren Lebensäußerungen auch noch durch ihre vielerlei Beziehungen im vielzelligen Organismus, von welchem sie ein Teil geworden ist, bestimmt oder determiniert. In diesem Prozeß offenbart sich uns erst das organisierte Leben in seinem ganzen Reichtum und führt zu Leistungen, die uns in ihrer höchsten Vollendung schließlich im menschlichen Organismus entgegenreten, in dessen komplizierten Lebensäußerungen materieller und geistiger Natur die Physiologie nur die kombinierte Wirkung zahlloser kleiner, einander unter- und nebengeordneter, zu einer höheren Lebens-einheit verbundener Elementarzellen erblickt. Die Zelle selbst aber erscheint uns bei diesem Prozeß in zahllosen neuen, unendlich verwickelten Beziehungen, welche bisher unberücksichtigt gelassen wurden.

Somit haben wir uns jetzt noch mit den allgemeinen Beziehungen zu beschäftigen, welche durch die Zusammenordnung der Zellen zu Teilen eines höheren Ganzen geschaffen werden: mit der Lehre von den verschiedenen organischen Individualitätsstufen, mit den Mitteln, durch welche die Zellen in den höheren Einheiten zusammengehalten und in Abhängigkeit voneinander gebracht werden, mit den äußeren und inneren Faktoren der organischen Entwicklung, mit dem Gesetz der Arbeitsteilung und Differenzierung, mit den Gesetzen und Erscheinungen des Wachstums und der Formbildung. Zum Schluß soll endlich noch auf einige allgemeinste Fragen der Biologie eingegangen werden: auf das

Problem der Vererbung, auf den Begriff der naturhistorischen Art oder der Species, auf das biogenetische Grundgesetz usw.

So wird der zweite Teil meiner allgemeinen Biologie eine Theorie der organischen Entwicklung enthalten. Ich nenne sie die Theorie der Biogenese, da sie sich in vielen Punkten, besonders aber in der Art der Beweisführung und Darstellung, von ähnlichen Theorien meiner Vorgänger, von der Theorie der Epigenese, der Pangenese, der Keimplasmatheorie usw. bald mehr, bald minder wesentlich unterscheidet. Wie ich schon bei verschiedenen Gelegenheiten bemerkt habe, hängt mit der weiteren wissenschaftlichen Ausbildung der allgemeinen Biologie der Zelle auch die weitere Ausbildung der allgemeinen Entwicklungstheorie auf das engste zusammen.

## VIERZEHNTE KAPITEL.

### Die Individualitätsstufen im Organismenreich.

Unter einem pflanzlichen und tierischen Individuum versteht man in physiologischer Hinsicht eine Lebensinheit, die nach außen abgegrenzt und sich selbst zu erhalten imstande ist, weil sie mit den Grundfunktionen des Lebens, die im ersten Hauptteil besprochen wurden, ausgerüstet ist, mit der Funktion, sich zu ernähren und zu wachsen, sich fortzupflanzen, gegen Reize der Außenwelt irritabel zu sein und auf sie in verschiedener Art zu reagieren. So unendlich verschieden auch sonst die organischen Individuen voneinander sein mögen, hierin stimmen sie alle überein, von der einfachsten Amöbe bis zum höchsten Wirbeltier.

In morphologischer Hinsicht dagegen bieten uns die organischen Individuen die allergrößten Verschiedenheiten dar. Hier sehen wir einfache Zellen als selbständige Organismen leben, dort sind viele untereinander zu einem zusammengesetzten Lebewesen, zu vielzelligen Pflanzen und Tieren verbunden, und wieder in anderen Fällen sehen wir Tiere, die uns in vielen Arten im System als selbständige Lebensheiten begegnen, abermals zu höheren Lebensheiten, zu Tierstücken, in mannigfacher Weise vereint. So bietet uns das Organismenreich gewissermaßen eine Stufenfolge niederer und höherer organischer Individualitäten dar, oder in anderen Worten: die zahllosen organischen Individuen lassen sich in Individuen niederer und höherer Ordnung einteilen.

Die einzelnen Individualitätsstufen stehen in einer ganz bestimmten gesetzmäßigen Beziehung zueinander. Organische Formen, welche uns auf der niedersten Individualitätsstufe als selbständige Lebensheiten, als einzellige Pflanzen und Tiere, bekannt geworden sind, ausgerüstet mit allen Eigenschaften zum Leben, begegnen uns auf der nächsthöheren Stufe wieder, aber jetzt nur als untergeordnete und daher unselbständig gewordene Teile einer höheren und zusammengesetzteren Lebensheit; diese besitzt zwar alle Bedingungen zum Leben, ihre Teile aber sind, losgetrennt vom Ganzen, sehr häufig nicht mehr für sich lebensfähig. Es sind Formeinheiten, die zwar einzeln lebenden Zellen sehr ähnlich sein können, trotzdem aber, da sie sich nicht mehr als selbständig und existenzfähig erweisen, nicht mehr dem Begriff entsprechen, welchen wir oben mit dem Wort „Individuum“ verbunden haben.

Aus diesem Grunde sind mehrere Forscher veranlaßt worden, zwei verschiedene Arten des Individualitätsbegriffes aufzustellen und das physiologische und das morphologische Individuum voneinander zu unterscheiden. Jenes ist ein selbständiges Lebewesen nach der oben gegebenen Definition; dieses da-

gegen ist eine Formeinheit, welche zwar morphologisch, d. h. nach Aussehen, Struktur und Zusammensetzung, einem physiologischen Individuum gleicht, aber nicht in physiologischer Beziehung; denn es stellt keine selbständige Lebensseinheit mehr dar; es ist als ein abhängiger Teil in eine höhere physiologische Individualität eingegangen oder mit anderen Worten zu einem anatomischen Element von ihr geworden.

An der hier gegebenen schärferen Fassung des Individualitätsbegriffes, über welchen sich in der Literatur so viele abweichende Darstellungen vertreten finden, soll im folgenden festgehalten werden. Wir werden dann den Individualitätsbegriff auf manche Teile nicht anwenden dürfen, für welche er in anderen Lehrbüchern gebraucht worden ist. So führt z. B. HAECKEL in seiner generellen Morphologie als morphologische Individuen zweiter Ordnung die Organe auf, die Zellfusionen, Gewebe, Organsysteme und Apparate, als Individuen dritter Ordnung die Antimeren oder Gegenstücke eines Körpers, als Individuen vierter Ordnung die Metameren oder Folgestücke (HAECKEL I 1866).

Nach unserer Definition können derartige Teile nicht mehr unter den Individualitätsbegriff fallen. Denn was man für gewöhnlich ein Organ, ein Antimer, ein Metamer nennt, ist irgendeiner Art der im System vorkommenden physiologischen Individuen in keiner Weise vergleichbar. Es sind Bildungen *sui generis*. Organische Individuen, seien es physiologische oder anatomische, können nur auf dem Wege der Zeugung entweder durch Teilung oder Knospung ihren Ursprung nehmen. Organe, Metameren und Antimeren aber entstehen durch einen Sondereungs- oder Differenzierungsprozeß aus einer ungesonderten Zellenmasse. Die gegliederten Würmer, die Arthropoden, und Wirbeltiere stehen daher auf einer höheren Individualitätsstufe als die sog. einmetamerigen Tierformen (Würmer, Mollusken usw.); denn sie sind keine Aggregate von solchen. Was sie über jene erhebt, ist nur durch eine größere Differenzierung ihrer verschiedenen Organsysteme hervorgerufen.

Allerdings kann es vorkommen, daß sich ein Organ von einem Organismus abtrennen und ihn längere Zeit überleben kann. Als Beispiel hierfür wird so häufig der bekannte *Hectocotylus* aufgeführt; in früherer Zeit wurde er sogar für das rudimentäre Männchen eines Tintenfisches gehalten, aber er ist nichts anderes als der abgelöste und kriechend sich fortbewegende Arm eines solchen. Nach unserer Definition ist also der *Hectocotylus* nur ein während kürzerer Zeit überlebender Teil eines Organismus; er ist kein eigenes physiologisches Individuum, da ihm die wichtigste Eigenschaft eines solchen, sich dauernd selbst zu erhalten, fehlt; denn er kann weder sich durch Nahrungsaufnahme ernähren, noch sich durch Fortpflanzung vermehren.

Desgleichen können wir nicht der eigenartigen Fassung, welche HUXLEY dem Individualitätsbegriff zu geben versucht hat, das Wort reden. Um Schwierigkeiten, die bei der Bestimmung der Individualität in manchen Fällen entstehen, zu vermeiden, hat HUXLEY vorgeschlagen, als das organische Individuum schlechtweg die Summe aller Formen zu bezeichnen, welche aus einem befruchteten Ei hervorgehen können.

Nach HUXLEYS Definition kann das Individuum zwar in vielen Fällen ein konkretes Einzelwesen sein und so dem entsprechen, was man



für gewöhnlich darunter versteht, wie bei den Wirbeltieren, bei welchen aus dem Ei ein einziger Organismus entsteht, der wieder Zeugungsprodukte hervorbringt. In anderen Fällen aber setzt sich das HUXLEY'sche Individuum aus vielen Einzelgrößen zusammen, die teils nebeneinander existieren; es ist also gar kein einheitlicher Körper, sondern eine Summe unter dem gemeinsamen Begriff der Abstammung gebrachter Einzelwesen. Das ist z. B. stets der Fall, wenn aus dem befruchteten Keim, wie so häufig, ein Organismus entsteht, der sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrt. Dann findet das HUXLEY'sche Individuum seine Vollendung und seinen Abschluß erst von dem Moment, wo im Leben der Art wieder Geschlechtsprodukte von dem Organismus gebildet werden.

So bezeichnet, um ein Beispiel zu geben, HUXLEY 1. die aus einem befruchteten Medusenei hervorgehende Polypenform, 2. die von ihr auf ungeschlechtlichem Wege abstammenden, mehr oder minder zahlreichen Polypen und 3. die zum Schluß auftretende Medusenform, die endlich wieder Eier und Samen produziert, als das organische Individuum *κατ' ἔξοχόν*. Man hat es auch, weil es sich, wie im obigen Beispiel, aus einer Folge von Formen zusammensetzt, die durch Zeugung auseinander hervorgehen, als das genealogische Individuum, und die Fassung, welche HUXLEY dem Individualitätsbegriff gegeben hat, als die genealogische bezeichnet.

Wir halten es nicht für wünschenswert, den Begriff des Individuums in dem HUXLEY'schen Sinne zu fassen, da es so vollständig der gewöhnlichen Sprech- und Denkweise widerspricht. Uns scheint es viel empfehlenswerter, zur Bezeichnung der genealogischen Verhältnisse, deren begriffliche Zusammenfassung wir mit HUXLEY allerdings für notwendig halten, das Wort Zeugungskreis zu gebrauchen, wie es bereits von vielen Forschern und so auch schon im ersten Teil dieses Werkes (S. 288, 364) geschehen ist. Wir sind mit SPENCER der Ansicht, daß es unstatthaft ist, das Wort „Individuum“ auf eine Anzahl gesondert lebender Körper anzuwenden. „Es steht“, wie SPENCER bemerkt, „ein solcher Sprachgebrauch vollständig im Widerspruch mit der Vorstellung, welche dieses Wort gewöhnlich in uns hervorruft. Es würde jedem zum mindesten sonderbar erscheinen, wenn man die zahllosen Massen von *Anacharis Alinastrum*, die innerhalb weniger Jahre in unseren Flüssen, Kanälen und Sümpfen gewachsen sind, alle als Teile eines einzelnen Individuums bezeichnen wollte; und trotzdem müßten sie so bezeichnet werden, wenn wir die HUXLEY'sche Definition annehmen wollten, da die Pflanze in England keinen Samen erzeugt und die zahllosen Massen derselben einfach durch diskontinuierliche Ausbildung entstanden sind.“

Nach dieser allgemeinen Auseinandersetzung über die Fassung des Individualitätsbegriffes soll auf die einzelnen drei Stufen, zu denen sich im Organismenreich die Individualität entwickelt hat, noch etwas genauer eingegangen werden.

## I. Die organischen Individuen erster Ordnung.

Die Zellen sind die elementaren Einheiten des ganzen Organismenreichs. Die unzähligen Arten von Pflanzen und Tieren, die uns bekannt sind, verharren entweder dauernd auf der Stufe einzelner Zellen, oder

sie treten uns wenigstens stets am Anfang ihrer Entwicklung in der Form einer Zelle entgegen. So viele Species die Systematik in der Organismenwelt unterscheidet, so viele spezifisch unterschiedene Zellen oder so viele Species von Zellen, so viele **Artzellen** muß es geben, verschieden voneinander in ihrem stofflichen Aufbau.

Wie in dem Abschnitt „Die Zelle als Anlage eines Organismus“ (S. 397) schon ausgeführt worden ist, müssen die spezifischen Charaktere, durch welche sich zwei Säugetiere oder zwei Vögel voneinander unterscheiden, nach dem „**ontogenetischen Kausalgesetz**“ (S. 398) in der Ei- und Samenzelle bereits der Anlage nach vorhanden sein. Wird ein Hühner- und ein Entenei in derselben Brutmaschine gleichzeitig bebrütet, so entsteht unfehlbar nach bestimmter Zeit aus jenem ein Hühner- und aus diesem ein Entenküchlein. Da beide Eier sich gleichzeitig unter genau den gleichen Bedingungen entwickeln, so muß der zureichende Grund für die zutage tretenden Speciesunterschiede schon in der unbebrüteten Eizelle notwendigerweise gegeben sein. Doch dürfen wir bei unserem logischen Schluß nicht in den oft gemachten Fehler verfallen, daß wir alle in der ausgebildeten Huhn- und Entenspecies wahrnehmbaren unzähligen Unterschiede einfach in die Eizellen zurückverlegen und zu einem kleinen Miniaturbild zusammenschachteln. Vielmehr ist hierbei nicht zu übersehen, daß die ganze Entwicklung eines Vogels sich in eine unendliche Reihe von Prozessen, die auseinander hervorgehen und sich Schritt für Schritt komplizieren, zerlegen läßt, und daß schon wenige und kleine Unterschiede zweier Anlagen am Anfang der Reihe dadurch, daß sie sich millionen- und milliardenfach in notwendig gesetzmäßiger Weise lawinenartig anwachsend summieren, zum Grund für zahlreiche und große Unterschiede in den Endresultaten werden können.

NÄGELI, HERING und WIGAND haben sich eines Gleichnisses bedient, um den Unterschied zwischen den Verschiedenheiten der Eizellen und den Verschiedenheiten der aus ihnen entstehenden Species zu veranschaulichen; sie haben dazu die Natur der krummen Linien gewählt. „Ihre analytischen Formeln enthalten die nämlichen Bestandteile; geringe Veränderungen in der Formel bringen bald eine andere Linie der nämlichen Art, bald eine spezifisch verschiedene Linie hervor. Ihre Anfänge, d. h. kurze Abschnitte der ganzen Bewegung, sind einander äußerst ähnlich und dem Auge kaum unterscheidbar; aber sie sind verschieden im Prinzip, und wenn sie verlängert werden, so treten ihre Verschiedenheiten immer deutlicher hervor, und die Linien geben sich als Kreis, Ellipse, Hyperbel, Parabel usw. zu erkennen. Auch darin stimmen diese geometrischen Figuren mit den Pflanzenarten überein, daß, wenn wir in einer komplizierten Formel gewisse Größen verschwinden lassen, daraus eine einfachere Linie entsteht; auf ähnliche Weise unterscheidet sich die Pflanzenart einer höheren Stufe von derjenigen einer tieferen Stufe dadurch, daß bei jener ein Element vorhanden ist, welches bei dieser mangelt, daß im einzelligen Zustande bei jener gewisse Differenzen wirksam werden, welche bei dieser Null sind.“ (NÄGELI I 1884, S. 67).

In der „**Artzelle**“ sehen wir daher die spezifischen Eigenschaften der organischen Spezies in ihre einfachste Formel gebracht, freilich in eine Formel, welche für den Forscher zurzeit noch

nicht zu entziffern ist. Doch dürfte wohl der Schluß nahe liegen, daß die feinere, in der Beschaffenheit ihres Idioplasmas (S. 402) begründete Organisation der Zelle bald einfacher, bald mehr oder minder zusammengesetzt, eventuell sogar außerordentlich zusammengesetzt sein wird, je nachdem die Organismenspezies, die durch sie repräsentiert wird, einen einfacheren oder höheren Entwicklungsgang einschlägt. Eine Algen- oder Pilzzelle, die nur wieder isoliert lebende oder zu Fäden oder zu anderen einfachen Gestalten verbundene Algen- und Pilzzellen in ihrem Entwicklungszyklus hervorbringt, wird in ihrer Organisation tief unter Zellen stehen, die zum Ausgangspunkt für den Entwicklungszyklus einer höheren Pflanze, geschweige eines höheren Tieres, dienen.

Im Lichte des „ontogenetischen Kausalgesetzes“ betrachtet, erscheint die Zelle, welche in populären Schriften des Darwinismus mit Vorliebe als etwas so „Einfaches“ hingestellt wird, als eine Form des Lebens, die eine unser Denkvermögen übersteigende Fülle von Verschiedenheiten höheren und niederen Grades in der Organisation des Stoffes zuläßt. Denn da die Anzahl der bis jetzt beschriebenen Tierarten schon auf mehr als eine halbe Million geschätzt werden kann, da ferner die verschiedenen Pflanzenspezies sich auch auf mehrere Hunderttausende belaufen, kommen wir zu dem unabweisbaren Schluß, daß fast eine Million von Artzellen, die nach ihrer Anlage und also auch in ihrer Organisation verschieden sind, unsere Erde bevölkert. Hierzu gesellt sich noch die große Schaar der einzelligen Lebewesen. Und doch muß die so sich ergebende ungeheuere Zahl artverschiedener Zellen noch als eine kleine bezeichnet werden, wenn wir uns auf den Boden der Entwicklungstheorie stellen und erwägen, daß in früheren Perioden der Erdentwicklung, wie uns die Paläontologie lehrt, zahlreiche Arten von Lebewesen, die sich von den gegenwärtigen sehr wesentlich unterschieden haben, gelebt und in ihrer Ontogenese mit einem Zellenstadium begommen haben. Auch zeigt uns ferner die Kunst der Gärtner und Tierzüchter, daß jede Artzelle aus bekannnten und unbekannnten Ursachen oft in weiten Grenzen variieren kann, und daß sich auf Grund dieser Variabilität viele Varietäten und Rassen von Artzellen züchten lassen. Es sei nur kurz an die vielen Varietäten der Rose, der Birne, der Stachelbeere, oder der Taube, des Hundes usw. erinnert.

Was von den Unterschieden zwischen den einzelnen Species und Varietäten, das gilt natürlich in gleicher Weise von allen Unterschieden selbst individueller Art, soweit diese erblich sind und nicht während der Entwicklung und im Leben des einzelnen Individuums direkt durch äußere Einwirkungen hervorgerufen worden sind. Auch sie müssen in feinen, individuellen Besonderheiten des Idioplasmas der Artzelle begründet sein. Um dieser Konsequenz der Lehre von der Artzelle und des ontogenetischen Kausalgesetzes einen Ausdruck zu geben, hat Fick (1907) die Bezeichnung „Individualplasma“ vorgeschlagen. Er will durch sie zum Ausdruck bringen, „daß wohl für jedes Individuum eine spezifische, lebende, organisierte Plasmaart anzunehmen sei, in der alle Vorbedingungen für die ganze individuelle Entwicklung und die Entstehung aller ererbten und erworbenen individuellen Eigenschaften gegeben sind.“

Indem im Organismenreich alles Leben von der „Artzelle“ ausgeht, ein jeder Entwicklungsprozeß mit ihr beginnt und wieder zu ihr zurückführt, bildet sie unter allen

Individualitätsstufen, die man unterscheiden kann, sowohl in morphologischer als in physiologischer Hinsicht die all-gemeinste und wichtigste Form, in der sich das organische Leben äußert: sie ist zugleich nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse das organische Individuum einfachster Art. Durch den Zusatz „einfachster Art“ soll natürlich nicht ausgeschlossen sein, daß nicht die Zelle selbst noch in einfachere Lebens-einheiten zerlegbar sei: haben wir doch selbst schon im ersten Teil (S. 60) die Perspektive angedeutet, daß solches in Zukunft wahrscheinlich noch gelingen wird und daß jetzt schon in dem Zelleninhalt kleinere, sich durch Teilung vermehrende Stoffeinheiten nachweisbar sind. Doch können wir solche so lange nicht als selbständige Elementarorganismen bezeichnen, als nicht der Nachweis geführt ist, daß sie auch außerhalb der Zelle lebensfähig sind oder wenigstens sich selbständig lebenden Organismen vergleichen lassen, die einfacher als Zellen sind und im organischen Entwicklungsprozeß als die Vorstufen von ihnen betrachtet werden müssen. Solange es aber auf diesem Gebiete zurzeit an jedem auf Erfahrung beruhenden Anhalt fehlt, muß die empirische Forschung die Zelle als die einfachste elementare Form des Lebens hinnehmen.

## II. Die organischen Individuen zweiter Ordnung.

Das System des Organismenreiches lehrt uns sehr verschiedenartige Vereinigungen von Zellen kennen. Die sich hier darbietenden zahllosen Formen kann man in zwei Gruppen teilen: in lose Verbände oder Zellkolonien und in feste, innige Vereinigungen mit mehr oder minder weit durchgeführter Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Elementarindividuen erster Ordnung. Beide Gruppen sind durch Übergangsformen untereinander verknüpft, so daß es zuweilen im einzelnen Fall schwer ist, zu entscheiden, zu welcher der beiden Gruppen man eine Form hinzurechnen soll.

### 1. Zellkolonien.

Zellkolonien finden sich innerhalb der Ordnungen der niederen Algen, der Flagellaten, der Infusorien usw.

Bei den Algen liegen die einzelnen Zellen in einem Mantel von Gallerte eingehüllt, bald weit auseinander, bald sind sie dichter zusammengerückt; je nach der Art sind sie in Reihen (*Nostochinae*) hintereinander oder in kleinen Haufen (Fig. 364) angeordnet oder in der Fläche zu einem Netz (*Hydrodictyon*, *Pediastrum*) oder zu mehr oder minder großen kugeligen Massen (*Volvocineae*) vereinigt (Fig. 365). In manchen Fällen sind die einzelnen Zellkörper ganz voneinander gesondert, von der verbindenden Gallerte abgesehen; in anderen Fällen wieder hängen sie durch einzelne feine Protoplasmafäden untereinander zusammen oder berühren sich mit ihren Oberflächen unmittelbar. Bei vielen Spezies trennen sich in gewissen Perioden die einzel-

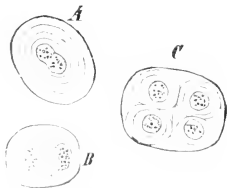


Fig. 364. *Gloeocapsa polyderrmatica*. A Beginn der Teilung, B links, kurz nach der Teilung, C im Ruhezustande. Vergr. 540.

nen Elementarteile als Fortpflanzungskörper vollständig voneinander, indem die Kolonie aufgelöst wird.

Bei Vergleichung verwandter Arten kann man den Übergang von loseren zu festeren Vereinigungen auf das deutlichste beobachten. Als ein derartiges Beispiel gibt NÄGELI, welcher sich mit dem Studium der niederen Algen so eingehend beschäftigt hat, die in Fig. 366 wieder-

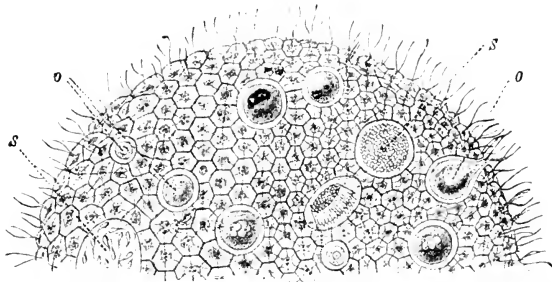


Fig. 365. *Volvox globator*, geschlechtliche hermaphroditische Kolonie. Nach CIENKOWSKY und BÜTSCHLI kombiniert und etwas schematisiert. Nach LANG. S männliche Gameten (Spermatozoen), O weibliche Gameten (Eier).

gegebene bildliche Darstellung: a einer Chroococcacee, b einer Nostochacee und c einer Oscillariacee in vier aufeinanderfolgenden Generationen I, II, III, IV.

„Bei den Chroococcaceen (a) können die Zellen, nachdem sie sich voneinander losgelöst haben, sich im Wasser zerstreuen oder durch Gallerte in geringer Entfernung voneinander festgehalten werden. Bei den Nostochaceen (b) sind die mehr oder weniger kugligen Zellen nur

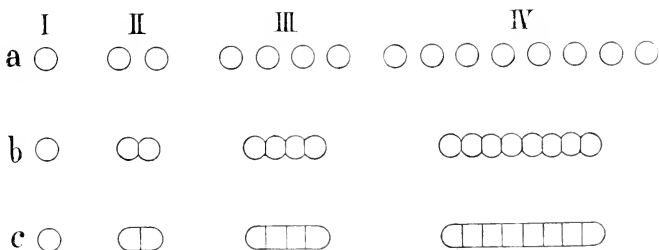


Fig. 366. Schematische Darstellung a einer Chroococcacee (Gloeothece oder Synechococcus), b einer Nostochacee und c einer Oscillariacee, in vier aufeinanderfolgenden Generationen, I, II, III, IV. Nach NÄGELI.

mit einer kleineren Stelle der Oberfläche, bei den Oscillariaceen (c) sind die zylindrischen Zellen mit den ganzen Endflächen verbunden.“ Zu diesem Beispiel bemerkt NÄGELI, daß man bei den niederen Algen „oft in Zweifel gerät, ob man ein mehrzelliges Gebilde als eine

Kolonie einzelliger Individuen oder als ein mehrzelliges Individuum ansprechen soll.“

\* Losen Vereinigungen begegnet man zuweilen auch bei den Rhizopoden, bei Flagellaten und bei Infusorien. Wir erinnern an die von

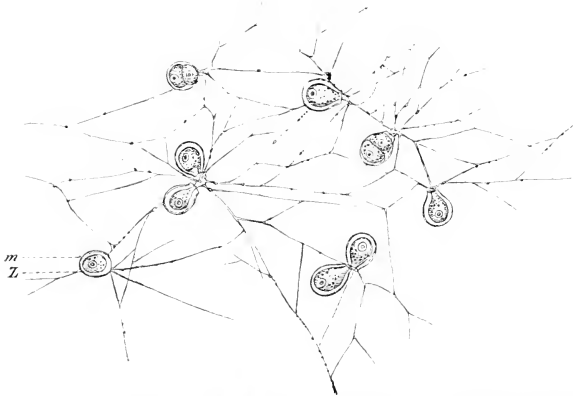


Fig. 367. Eine Kolonie von *Mikrogrammia socialis* im ausgebreiteten Zustand. Nach RICHARD HERTWIG. Ein Teil der Individuen ist durch Querteilung in zwei Teilstücke zerfallen; manche von ihnen hängen noch paarweise mit ihren Pseudopodienstielen zusammen.

RICHARD HERTWIG beschriebene *Mikrogrammia socialis* (Fig. 367), eine kleine, in eine Schale eingeschlossene Monothalamie, die mit anderen Individuen gleicher Art durch ihre sich verzweigenden Pseudopodien bald zu kugeligen Haufen, bald mehr zu Netzen verbunden ist.

Fig. 368.



Fig. 369.



Fig. 368. *Codoncladium umbellatum*. Eine koloniale Flagellate. Nach STEIN aus R. HERTWIG.

Fig. 369. *Epistylis umbellaria*. Nach GREFF aus R. HERTWIG. Teil einer in „knospenförmiger Konjugation“ begriffenen Kolonie. *r* Die durch Teilung entstandenen Mikrosporen. *k* Mikrogameten in Konjugation mit den Makrogameten.

Wir erinnern an manche Infusorienarten, welche eine weiche, reichliche Gallerte abgeben, in der die durch Teilung entstehenden Generationen zu größeren, meist kugeligen Kolonien verbunden bleiben.

Eine andere Art kolonialer Vereinigung kommt wieder dadurch zustande, daß manche Flagellaten und Infusorien mit einem Körperende in einen langen, kontraktilen Stiel übergehen, durch den sie gemeinsam an eine Unterlage befestigt sind. Wenn sie sich durch Teilung vermehren, bleiben bei vielen Arten die Tochter- und Enkelzellen an dem Stielende verbunden (Fig. 368). Oder es entstehen baumförmig verzweigte Kolonien (Fig. 369), zusammengesetzt aus einem kontraktilen Hauptstamm, von welchem dichotom sich teilende Nebenäste ausgehen, an deren Enden die einzelnen Individuen wie Beeren an den Stielen einer Traube ansitzen. Solche Kolonien sehen äußerlich manchen Hydroidpolypenstöckchen außerordentlich ähnlich.

## 2. Durch innigen Zellverband entstandene, mehrzellige Organismen (Personen).

Wie schon oben bei den Algen bemerkt wurde, führen alle möglichen Übergänge von den losen Zellaggregaten zu festeren Verbänden, die einen mehr einheitlichen Charakter tragen. Während wir in den oben beschriebenen Fällen (Fig. 364—369) mehr geneigt sind, den Verband als Kolonie vieler einzelliger Individuen zu bezeichnen, sind wir bei den jetzt zu betrachtenden Formen nicht im Zweifel, den Verband als ein einziges mehrzelliges Individuum aufzufassen. Bei jenen sehen wir in physiologischer Hinsicht mehr die Vielheit, bei diesen mehr die Einheit der zusammengescharten Zellenmassen in den Vordergrund treten, wodurch unser Urteil über die Individualität des Verbandes bestimmt wird.

Auch hier kommen indessen wieder zwei Verschiedenheiten zum Vorschein; auf der einen Seite finden wir vollständige Verschmelzung der Zellen, so daß jede Abgrenzung zwischen ihnen verloren gegangen ist, auf der anderen Seite bleiben die Zellen voneinander durch deutliche Grenzen gesondert und sind nur meist bis zu unmittelbarer Berührung dicht aneinander gelagert. Im ersten Fall bestehen die Organismen aus einer bald kleineren, bald größeren Protoplasmamasse, in welcher zahlreiche Kerne, zuweilen viele Hunderte und Tausende, in regelmäßigen Abständen verteilt sind. Man hat ein solches Gebilde ein *Synectium* oder eine *Zellenfusion* genannt.

### a) *Synectien* oder *Zellenfusionen*.

*Synectien* können in zweierlei Weise entstehen. In seltenen Fällen sind es kleine, einkernige amöboide Zellen, welche in größerer Anzahl zusammentreten und mit ihren Protoplasmaleibern verschmelzen, während sich die Kerne getrennt erhalten. Als Beispiel sei die Entwicklung der *Myxomyceeten* angeführt (Fig. 370). Aus ihren Sporen (*a* und *b*) kriechen kleinste, einkernige Amöben (*c*) hervor und wandeln sich bald in Schwärmerzellen (*d*) um, die sich eine Zeitlang mit Geißeln im Wasser fortbewegen. Die Schwärmerzellen gehen darauf wieder, indem sie die Geißeln einziehen, in einen amöboiden Zustand über und beginnen hierbei in größerer Anzahl untereinander zu kleinen, vielkernigen Plasmodien (*e*) zu verschmelzen. Diese nehmen auf dem Wege der Ernährung an Größe allmählich zu und können ansehnliche Dimensionen (*f*) erreichen. Dabei findet ungesetzlich eine Vermehrung der Kerne durch Teilung statt.

Am häufigsten entstehen indessen vielkernige Protoplasmakörper

nicht durch Verschmelzung zahlreicher, von Haus aus getrennter Individuen, sondern leiten sich von einem einzigen, einkernigen Keim einfach in der Weise her, daß sich sein Kern durch häufig wiederholte Zweiteilung in 2, 4, 8, 16 Kerne usw. vermehrt. Hierbei erfährt das Protoplasma keine Zerlegung in eine entsprechende Anzahl von Stücken; es nimmt nur mit der Vermehrung der Kerne allmählich an Masse zu.

Es läßt sich darüber streiten, ob man eine vielkernige Protoplasma-masse als eine einzige Zelle mit vielen Kernen oder als Äquivalent eines vielzelligen Organismus beurteilen soll. Bei der Rolle, welche nach unserer Auffassung der Kern im Zellenleben spielt, ist wohl die zweite Auffassung die richtigere. Wenn in einer Zelle die Kernsubstanz durch den komplizierten Prozeß der Kernsegmentierung in zwei gleiche Hälften zerlegt worden und wieder in den Ruhezustand zweier Bläschen über-



Fig. 370. *Chondriodermis difforme*. Nach STRASBURGER. *f* Teil eines älteren Plasmodiums. *a* Trockene Spore. *b* Dieselbe im Wasser quellend. *c* Spore mit austretendem Inhalt. *d* Zoospore. Aus Umwandlung der Zoosporen hervorgegangene Amöben, die sich zum Plasmodium zu vereinigen anfangen. (Bei *d* und *e* Kern und kontraktile Vakuolen zu sehen.)

gegangen ist, dann ist die Zellteilung der Hauptsache nach beendet, und es ist von einer mehr nebensächlichen Bedeutung, ob an die Kernteilung sich noch die Zerlegung des Protoplasmakörpers sofort oder einige Zeit später oder gar nicht anschließt. Lehrreich in dieser Beziehung ist die erste Entwicklung des Insekteneies. Während sich die tierischen Eier gewöhnlich durch den Furchungsprozeß in 2, 4, 8 usw. Zellen sondern, bleibt das Insektenei eine zusammenhängende einzige Dottermasse, in welcher sich nur ihr Kern in 2, 4, 8 und schließlich in Hunderte von Kernen vermehrt. Erst nach einiger Zeit zerfällt dann plötzlich die vielkernige Dottermasse in so viele Stücke, als vorher Kerne in ihr gebildet worden waren. Es liegt hier auf der Hand, daß das anscheinend einfache Ei nicht mit einem Schlage in eine vielzellige Bildung umgewandelt worden ist. Vielmehr war es schon vorher *potentia* vielzellig und hat mit Ausnahme der Protoplasmazerklüftung genau alle die einzelnen Schritte zurücklegen müssen wie ein Ei, bei dem Kernteilung und Zellteilung sich zusammen gleichzeitig vollziehen. Genau in derselben Weise wie das vielkernige Insektenei ist ein vielkerniges Plasmodium einer Myxomycete *potentia* vielzellig. Denn wenn es in einen Fruchtkörper sich umwandelt, zerfällt es in so viele einzelne Sporen oder Keime für neue Organismen, als vorher Kerne in der gemeinsamen Protoplasma-masse vorhanden waren.

Organismen vom Formwert eines Syncytiums gibt es an der Wurzel des Tier- und Pflanzenreichs. Sehr zahlreiche Arten der Protozoen sind Syncytien: das vielkernige *Actinosphaerium Eichhornii* (Fig. 371), zahlreiche Radiolarien, die meisten Thalamophoren (Fig. 372) und die Mycetozoen.

Von Seiten des Pflanzenreichs sind zu nennen die interessanten Cöloblasten. Ein Cöloblast ist mehr oder minder ein vielfach verzweigter Schlauch, oft von recht ansehnlicher Größe. Er ist nach außen



abgegrenzt von einer dicken Zellulosemembran, welcher nach innen eine bald dünnere, bald dickere Protoplasmaschicht anliegt. Sonst ist sein Inneres von Zellsaft ausgefüllt, durch welchen sich zuweilen auch ein-

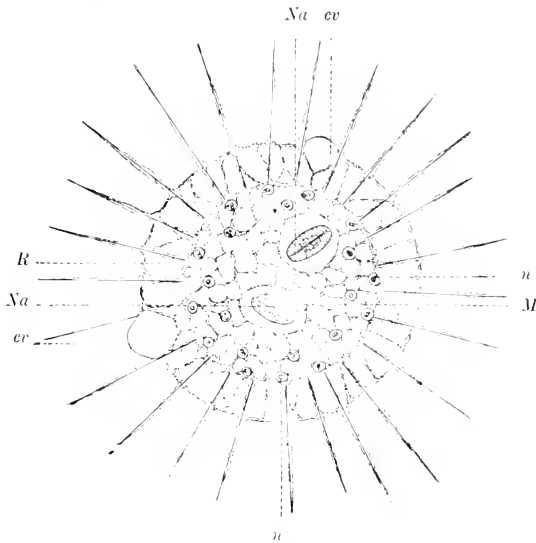


Fig. 371. *Actinosphaerium Eichhornii*. Nach R. HERTWIG, Zoologie. *M* Marksubstanz mit Kernen (*n*). *R* Rindensubstanz mit kontraktiven Vakuolen (*cv*). *Na* Nahrungskörper.

Fig. 372.

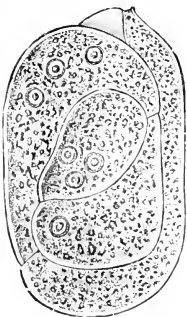


Fig. 373.

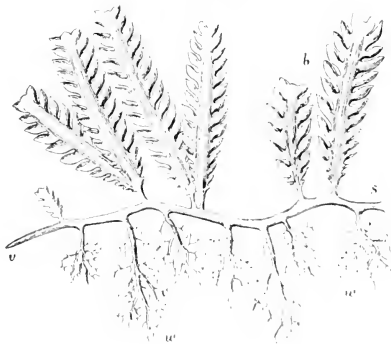


Fig. 372. Junge *Miliola* mit vielen Kernen. Nach RICHARD HERTWIG aus LANG.

Fig. 373. *Caulerpa crassifolia*. Die ganze Pflanze besteht aus einem nicht zellulär gekammerten Schlauch. *v* Vegetationspunkt der kriechenden, dorsiventralen Sproßachse *s*. *bb* Die Blätter. *w* Die Wurzeln. (Etwas verkleinert.) Nach SACHS.

zelle Balken und Fäden von Protoplasma von einer zur anderen Wandfläche hindurchziehen.

Nach dieser Beschreibung könnte man den ganzen Schlauch als eine einzige riesige Zelle auffassen, und demnach einen Cöloblasten zu den einzelligen Pflanzen hinzurechnen, wie es von manchen Forschern auch geschieht. Unser Urteil wird indessen anders ausfallen, wenn wir noch folgende Momente in Rechnung ziehen. Erstens lassen sich im Protoplasma zahlreiche kleine Kerne — oft sind es viele Hunderte, ja Tausende — nachweisen; zweitens nimmt der Schlauch bei manchen Arten, z. B. bei *Caulerpa erassifolia* (Fig. 373) oder *Bryopsis* eine komplizierte Gliederung an, welche ihn einer höher differenzierten, vielzelligen, kriechenden Pflanze sehr ähnlich aussehen läßt. Denn er hat sich gesondert in einen auf dem Boden kriechenden Stamm (Fig. 373 s), in Wurzeln (*w*), welche sich vielfach verzweigt in die Erde einsenken, und in viele nach oben gerichtete, blattartige Ausstülpungen (*b*), welche Fiederblättchen nicht unähnlich aussehen. Drittens endlich wächst der hochgegliederte Schlauch von einzelnen bestimmten Vegetationspunkten (*v*) aus in ganz gesetzmäßiger Weise gleich einer höheren, vielzelligen Pflanze. Die Übereinstimmung wird noch dadurch weiter erhöht, daß an den Vegetationspunkten sich immer in größerer Menge Protoplasma angelhäuft findet, welches besonders zahlreiche Kerne enthält, wie auch bei den vielzelligen Pflanzen viel Protoplasma und viel Kernsubstanz an den Vegetationskegeln zu einem kleinzelligen Gewebe auf engem Raum zusammengedrängt ist.

Bei Erwägung aller Verhältnisse werden wir daher den Cöloblasten als einen potentia vielzelligen Organismus, als ein Syneytium, bezeichnen müssen: auch wird es uns bei solcher Sachlage jetzt weniger merkwürdig erscheinen, daß der nur scheinbar einzellige, aber potentia vielzellige Schlauch sich in der Entwicklung von Sprossen, Wurzeln und Blättern ähnlich wie eine ausgeprägt vielzellige Pflanze verhält. Mit Recht hat SACHS, der dieses Verhältnis schon treffend erörtert hat, in seinem Lehrbuch der Physiologie bemerkt:

„Wir brauchen uns nur bei einer nicht allzu kompliziert organisierten, cellulären Pflanze, einer höheren Alge, einem Moos, selbst einer Gefäßpflanze zu denken, daß innerhalb der von der äußeren Zellwand, der Epidermis, umgebenen Pflanzensubstanz die Zellwände einfach fehlen, wogegen das Protoplasma mit den in ihm verteilten Zellkernen sich im wesentlichen gerade so verhält, als ob jene Zellwände vorhanden wären, so haben wir im großen und ganzen die Struktur eines Cöloblasten; und umgekehrt brauchen wir uns nur zu denken, daß der innere Raum eines solchen durch zahlreiche Quer- und Längsscheidewände in sehr zahlreiche kleine Kammern eingeteilt sei, deren jede einen oder einige der vorhandenen Zellkerne umschließt, so hätten wir eine gewöhnliche celluläre Pflanze.“

#### b) Der zellige Verband.

Die letzte und höchste Form des Verbandes zeigt uns die einzelnen Zellen deutlich abgegrenzt voneinander, aber sonst dicht zusammengelagert, so daß sie sich unmittelbar berühren und dadurch in enger und beständiger Fühlung zueinander stehen. Das Resultat ist ein einheitlicher Organismus mit einer nur relativen und teilweise sehr beschränkten Selbstständigkeit seiner ihn aufbauenden Elementarteile.

Als höchste haben wir diese Art des Verbandes bezeichnet, indem wir uns von der einfachen Tatsache leiten lassen, daß alle höher organisierten Pflanzen und Tiere ihr zuzurechnen sind. Erst innerhalb solcher Zellverbände kommt es zur Entstehung der mannigfaltigsten Strukturen, zur Sonderung zahlreicher und verschiedenartiger Organe, zu einer Fülle ungleicher Differenzierungen von einzelnen Zellen und Zellgruppen. So entsteht jene wunderbare, reiche Stufenfolge organischer Formen im Pflanzen- wie im Tierreich, vom einfachsten Moospflänzchen bis zur höchstentwickelten Blütenpflanze, vom relativ einfach organisierten Hydroidpolypen bis zum Wirbeltier mit seinen für die verschiedenartigsten Detailfunktionen eingerichteten Organen und Geweben. Im Vergleich zu solcher Mannigfaltigkeit erscheint die Formbildung und Differenzierung von Organismen, welche als Syncytien entwickelt sind, als eine sehr viel einfachere und niedrigere. Denn wenn auch die höchst organisierten Cöloblasten, wie *Caulerpa*, kleinen, vielzelligen Pflänzchen äußerlich gleichen, so stehen sie doch auch wieder tief unter ihnen durch den Mangel jeder geweblichen Differenzierung, durch den Mangel der zur Stoffleitung dienenden Gefäße, der mechanischen und der Oberhautgewebe usw. Radiolarien können höchst zierliche und zusammengesetzte Skelette bilden, ja sie können sogar Muskelfibrillen, welche sich an die Kieselsäure ansetzen, erzeugen. Myxomyceten wandeln sich in sehr komplizierte Fortpflanzungskörper um. Gleichwohl treten alle Syncytien über ein sehr geringes Maß der Differenzierung nicht hinaus. Schon ihre Größe ist eine beschränkte. Denn auch die größten Arten sind klein im Vergleich zu den Tieren und Pflanzen, die aus Verbänden gesondert bleibender Zellen hervorgegangen sind.

Der so greifbare Unterschied muß im eigensten Wesen der zwei Verbindungsarten begründet sein. Durch die Sonderung des Protoplasmas in kleine Klümpchen um je einen Kern wird eine größere Oberflächenentwicklung herbeigeführt, was für die Stoffwechselprozesse, für die Aufnahme und Abgabe von Stoffen, von Vorteil ist. Die kleinen Bausteine können sich ferner zu regelmäßigen und verschiedenartigen Verbänden aneinanderlegen, sie können sich nach außen durch Membranen abgrenzen und sich in dieser oder jener Weise verschieden differenzieren. Kerne in einer zusammenhängenden, gemeinsamen Protoplasmanasse dagegen können nicht einen festen Ort einnehmen: sie ändern schon infolge der Protoplasmaströmung fortwährend ihre Stellungen zueinander, so daß alle eben hervorgehobenen, eine höhere Entwicklung herbeiführenden Momente in Wegfall kommen. Auch für die Größe der aus Zellen aufgebauten Organismen besteht ein viel weiterer Spielraum, da die Zellen durch ihre mannigfache Verbindungsweise innere Hohlräume erzeugen und auch mechanische Einrichtungen, die zur Stütze einer größeren Masse weicher, organischer Substanz erforderlich sind, liefern können. Dagegen ist wieder eine vielkernige, einheitliche Protoplasmanasse bald an dem Punkt angelangt, wo nach dem Gesetz von LEUCKART die Oberfläche nicht mehr in einem entsprechenden Verhältnis zu der nach innen von ihr gelegenen Protoplasmanasse steht, und wo die zur Erhaltung des Lebens erforderliche Wechselbeziehung zur Außenwelt, die Stoffaufnahme und -abgabe, nicht mehr ungestört vor sich gehen kann.

Es ließe sich noch vieles der Art anführen, wodurch der Verband von mehr selbständig gebliebenen Zellen sich über das Syncytium als

eine höhere Entwicklungsform der organischen Substanz erhebt. Doch kann ein weiteres Eingehen hierauf jetzt unterbleiben, da die in den späteren Kapiteln dargestellten Verhältnisse zur weiteren Erläuterung und Bestätigung der kurz angedeuteten Gesichtspunkte dienen werden. Wir schließen daher diese Betrachtung mit einem Ausspruch, zu welchem SAENES durch die Vergleichung der Cöloblasten mit gewöhnlichen cellulären Pflanzen veranlaßt worden ist. „Es ist sehr leicht begreiflich, daß nicht nur die Festigkeit, sondern auch die gegenseitige Abschließung verschiedener Stoffwechselprodukte, die Leitung der Säfte von Ort zu Ort usw. eine größere Vollkommenheit erreichen muß, wenn die gesamte Substanz der Pflanze durch zahlreiche Quer- und Längswände in scharf voneinander abgegrenzte Zellkammern eingeteilt ist.“

In der Literatur findet man nicht selten die Zellen als „Bausteine“ bezeichnet, aus denen der vielzellige Organismus gleichsam wie ein von Menschenhand aufgeführtes Gebäude zusammengesetzt sei. Beim Gebrauch dieses Vergleichs muß man sich, da Vergleiche gewöhnlich nicht erschöpfend und daher nur teilweise richtig sind, vor einer falschen Vorstellung hüten, für welche HEIDENHAIN in seinem Buch „Plasma und Zelle“ die tadelnde Bezeichnung „Bausteintheorie“ geprägt hat. In einem Bau sind Bausteine zu einem Aggregat zusammengefügt; sie sind in einen rein äußerlichen Zusammenhang gebracht. Wollte man bei dem Vergleich mit einem Baustein eine ähnliche Selbständigkeit für die Zelle im vielzelligen Organismus annehmen, dann würde eine derartig gedachte „Zellentheorie“ allerdings auf einer falschen Vorstellung beruhen. Denn bei den Pflanzen und noch mehr bei den Tieren stehen die Zellen in einer organischen Verbindung untereinander. Da dieselbe keine chemische ist, kann man sie auch, wie O. HERTWIG vorgeschlagen hat, als eine **biologische Verbindung** bezeichnen.

Zwischen einem Aggregat von Zellen (Bausteintheorie) und einer **biologischen** Verbindung von Zellen, die zu Teilen eines Organismus geworden sind, besteht, um mich eines Vergleichs zu bedienen, ein ähnlich großer Unterschied, wie zwischen einem Gemisch von zwei Volumen Wasserstoff und einem Volumen Sauerstoff auf der einen Seite und ihrer **chemischen** Verbindung zu Wassermolekülen auf der anderen Seite. In der biologischen Verbindung haben die einzelnen Zellen in mehr oder minder hohem Grade Teile ihrer Autonomie an das Ganze abgetreten und werden von diesem in ihren Lebensäußerungen bedingt; sie sind, wie man sich auch ausdrücken kann, seine integrierten Teile geworden.

Noch ausführlicher wird auf diese Verhältnisse, über welche man sich klar geworden sein muß, damit die Zellentheorie nicht in einseitig falscher Weise als „Bausteintheorie“ erfaßt wird, im XVII. Kapitel, drittes Gesetz, eingegangen werden.

### III. Die organischen Individuen dritter Ordnung.

Derselbe Prozeß, den wir im vorausgegangenen Abschnitt kennen gelernt haben, wiederholt sich noch einmal. Individuen zweiter Ordnung, welchen HAECKEL den Namen „Personen“ gegeben hat, treten abermals zusammen und rufen durch ihre Vereinigung eine neue, zusammengesetztere Form organischer Individualität, ein Individuum dritter Ordnung oder einen Tierstock hervor. Auch hier lassen sich wieder

zwei Gegensätze unterscheiden, erstens weniger innige und zweitens festere Verbände von Personen, und zwar beide verknüpft durch eine Reihe von Übergangsformen.

### 1. Stöcke von mehr locker verbundenen Personen.

In dem Stock, dem organischen Individuum dritter Ordnung, sind die einzelnen Teilindividuen sofort als solche zu erkennen und zeigen in ihren Lebensäußerungen einen hohen Grad von Selbständigkeit und Unabhängigkeit vom Ganzen. Das Teilindividuum läßt sich abtrennen, ohne seine Lebensfähigkeit infolge der Isolierung zu verlieren, und ergänzt sich nach kurzer Zeit wieder durch Vermehrung, entweder durch Teilung oder häufiger durch Knospung, zur zusammengesetzten Form. Die Teilindividuen sind hierbei, wie die Einzelzellen eines Vorticellenbäumchens, entweder einander vollständig gleichartig oder nur in ge-

Fig. 374.

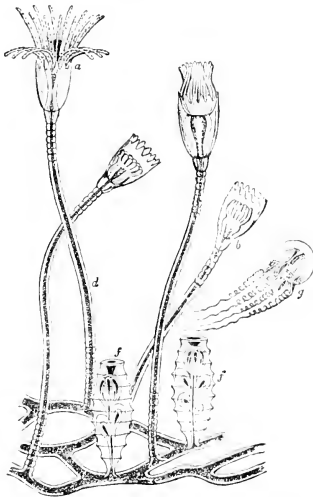


Fig. 374. *Campanularia Johnstoni*. *a* Hydranthen mit Hydrotheka, *b* im zurückgezogenen Zustande, *d* Hydrocaulus, *f* Gonotheka mit Blastostyl und Medusenknospen, *g* abgelöste Meduse. Nach ALLMAN, aus RICHARD HERTWIG'S Zoologie.

Fig. 375.

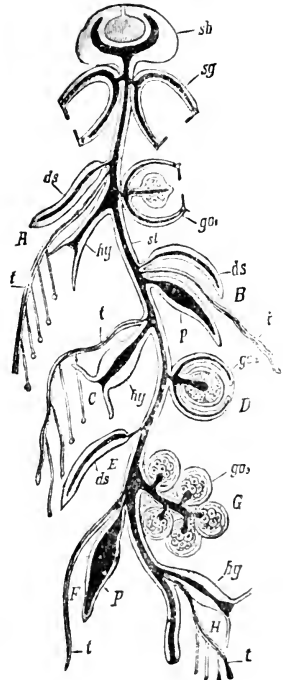


Fig. 375. Schema einer Siphonophore. Aus LANG. *sb* Luftkammer, *sg* Schwimmglocken, *ds* Deckstücke, *t* Tentakeln, *go* Gonophoren, *hy* Freepolypen, *P* Taster, *st* Stamm, *A-H* Verschiedene Arten der Ausbildung und der Gruppierung der Individuen.

ringem Maße voneinander verschieden. Beispiele solcher Vereinigungen finden sich in beiden Organismenreichen in großer Fülle. Im Tierreich liefert solche besonders der Stamm der Cöloceraten, Bryozoen, der Würmer und Tunikaten. Es sei an die Zusammensetzung eines Hydroid-

polypenstockes (Fig. 374) oder eines Korallenstockes, einer Kolonie von Bryozoen und von Clavellinen erinnert, die uns sofort als Verbände gleichartiger Teilindividuen erscheinen.

## 2. Stöcke von fester verbundenen und zugleich verschieden differenzierten Personen.

Auf der anderen Seite können im Stock die Teilindividuen so verschiedenartig voneinander werden wie die in die einzelnen Gewebsarten sich sondernden Zellen eines Individuums zweiter Ordnung. Es bedarf dann oft schon eines wissenschaftlich geschulten Auges und Denkvermögens, um in richtiger Weise aus dem Ganzen die einzelnen verschiedenen Teilindividuen heraus zu erkennen. Hand in Hand damit geht eine entsprechend größere Abhängigkeit derselben voneinander: sie wird oft so groß, daß ein einzelnes, abgelöst vom Ganzen, nicht mehr fortzubestehen vermag. Viele Siphonophorenstöcke (Fig. 375), erscheinen in ihrer mannigfachen Differenzierung wie ein einheitlicher Organismus, einer Person vergleichbar, obwohl sie aus Teilindividuen zusammengesetzt sind. Aber diese sind im Stock vielfach durch Metamorphose stark abgeändert und mit besonderen Funktionen betraut: sie werden hiernach als Freßpolypen (*hy*), als Deckstücke (*ds*), als Schwimglocken (*sg*), als weibliche und als männliche, medusengleiche Geschlechtsglocken (*go*) unterschieden. In bestimmten Verhältnissen und Zahlen an einem Stamm verteilt, funktionieren sie wie verschiedenartige Organe eines einheitlichen Individuums.

## FÜNFZEHNTE KAPITEL.

### **Artgleiche, symbiontische, parasitäre Zellvereinigung.**

#### **I. Artgleiche Vereinigung.**

##### **Die Lehre von der vegetativen Affinität.**

Eine der wesentlichsten Grundbedingungen dafür, daß einzelne Zellen sich zu neuen, zusammengesetzten Einheiten, zu Individuen höherer Ordnung zusammenfügen, ist ihre Artgleichheit, ihre Verwandtschaft (s. S. 491, 492). Diese ist das Band, das die Einzelindividuen zusammenhält und sie zu Teilen eines höheren Organismus umwandelt. Da nun artgleich am meisten die Zellen sind, welche von einer gemeinsamen Mutterzelle abstammen, so sehen wir, daß die Eigenschaft der Zelle, sich auf dem Wege der Fortpflanzung zu vermehren, nicht nur die Grundlage und den Ausgangspunkt für die Erhaltung der Art, sondern auch für die Erschaffung höherer Organismenformen abgibt. Abkömmlinge einer Mutterzelle, anstatt wieder zu selbständigen Individuen zu werden, bleiben verbunden und stellen nun bloß Teile einer höheren Individualität dar. Aus selbständigen Artzellen sind sie zu Gewebszellen geworden. So wird das Fortpflanzungsvermögen der organischen Substanz auf der einen Seite Mittel zur Erhaltung der Art, auf der anderen Seite Mittel zu höherer Formbildung.

Die Verwandtschaft der Gewebszellen zueinander bezeichnet man als vegetative Affinität. Sie bildet ein Gegenstück zur sexuellen Affinität, worunter man die in einem früheren Kapitel besprochene Verwandtschaft der Fortpflanzungszellen zueinander versteht (S. 369). Wie man sich in das Wesen der letzteren durch Kreuzung der Geschlechtsprodukte verschiedener Arten auf experimentellem Wege einen Einblick verschaffen kann, so kann man auch in das Wesen der vegetativen Affinität tiefer eindringen durch Herstellung von Verbindungen zweier vegetativer Körper derselben Art oder verschiedener Arten durch das Experiment des Pfropfens, Okulierens, Transplantierens usw.

Am leichtesten lassen sich derartige Experimente bei den Pflanzen anstellen, so daß die meisten Erfahrungen in der vorliegenden Frage von seiten der Botaniker gewonnen worden sind. Bei den Pflanzen kann man leicht einen abgetrennten Teil, das Reis, von einem Individuum auf ein anderes derselben Art, auf den Grundstock oder die Unterlage, transplantieren und mit ihm zu einer festen, dauerhaften Vereinigung bringen. Es verwachsen nach kurzer Zeit die entsprechenden Gewebe von Reis und Unterlage miteinander ohne jede Störung. Aus zwei verschiedenen Individuen ist so ein einheitlich funktionierender Organismus auf künstlichem Wege hervorgerufen worden. Bei Individuen derselben Art gelingt die Vereinigung zweier Stücke sogar.

wenn sie in abnorme Stellungen zueinander gebracht werden oder wenn sie nicht direkt zusammengehören, wie Wurzel und Blatt.

Der Erfolg des Pfropfens wird dagegen ein unsicherer oder ein von vornherein aussichtsloser, sowie es sich darum handelt, Stücke zweier verschiedener Arten miteinander zu verbinden. Im allgemeinen ist auf ein Gelingen der Verbindung um so eher zu rechnen, je näher sich die zu verbindenden Arten im System stehen, oder in anderen Worten: die vegetative Affinität wird in ähnlicher Weise wie die sexuelle Affinität durch den Grad der systematischen Verwandtschaft bestimmt.

Doch gibt es von dieser Regel sowohl bei der Pfropfung wie bei der Bastardbefruchtung unerwartete Ausnahmen. Mit NÄGELI können wir hieraus schließen, daß die äußeren Merkmale kein vollkommen zuverlässiger Maßstab für den Grad der inneren, konstitutionellen Verwandtschaft, sowohl der vegetativen als auch der sexuellen Affinität, zwischen zwei verschiedenen Arten sind.

Als Beispiel für diesen Satz führt VÖCHTING in seinem Werk über „Transplantation am Pflanzenkörper“ die Rassen des Birnbaums an, die sich mit dem nahe verwandten Apfelbaum, der derselben Gattung angehört, nur schwer durch Pfropfung vereinigen lassen, während die meisten auf der Quitte vortrefflich gedeihen, obschon diese zu einer verschiedenen Gattung gehört. In diesem Falle wird übrigens auch zwischen ihren Geschlechtsprodukten die sexuelle Affinität vermißt. Denn Apfel- und Birnbaum lassen sich gleichfalls nicht miteinander bastardieren.

Je nachdem es nun zur Entstehung einer einheitlich funktionierenden Individualität kommt oder nicht, unterscheidet VÖCHTING die Verbindungen von Reis und Grundstock als harmonische und als disharmonische. Die disharmonischen lassen verschiedene Abstufungen erkennen, die für uns ebenfalls von Interesse sind. Während gewöhnlich die nicht zueinander passenden Pflanzenteile sich von vornherein gegenseitig abstoßen, so daß es zu keiner Verwachsung kommt und das Reis rasch zugrunde geht, gelegentlich auch ein Stück des Grundstocks, gleichsam vom Reis vergiftet, abstirbt, tritt in anderen Fällen die Disharmonie in weniger schroffer Weise auf. Reis und Grundstock beginnen untereinander zu verwachsen; nach kürzerer oder längerer Zeit aber treten Störungen ein, die allmählich zum Zerfall führen. Die Störungen bestehen gewöhnlich bei krautigen Pflanzen darin, daß das Reis an seiner Basis Wurzeln zu bilden beginnt, die gelegentlich auch in die Unterlage selbst hineinwachsen.

Ein lehrreiches Beispiel liefert die von VÖCHTING versuchte Pfropfung zwischen zwei Cactusarten, *Rhipsalis paradoxa* und *Opuntia Labouretiana*

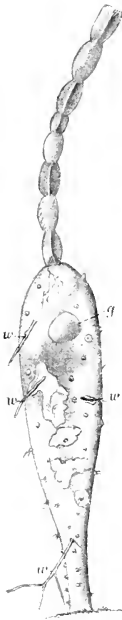


Fig. 376. *Opuntia Labour.* mit *Rhipsalis paradoxa* als Reis. Bei *ww* sieht man die vom Reis in die Unterlage hinabgesandten Wurzeln, welche hier und da die Oberhaut durchbrochen haben. *g* Die aus dem Sprosse der *Opuntia* hervorgetretene und erhärtete Gallertmasse.



(Fig. 376). Zwischen Reis und Grundstock ist zwar äußerlich eine Vereinigung eingetreten, die sich im Versuch von VÖCHTING schon etwa 20 Monate erhalten hatte; aber sie ist keine physiologisch normale wie bei gelungener Pfropfung. Denn der Grundstock ist durchzogen von den Wurzeln des Reises, deren längste in etwa 110 mm Entfernung von der Einfügungsstelle die Epidermis durchbrochen hat. Andere sind unter der Oberhaut hin gewachsen, ohne sie aber durchbohrt zu haben. An diesen Orten ist die Haut selbst abgehoben und zugrunde gegangen. Infolge der Wurzelbildung des Reises sind die Gewebe des Grundstockes, welcher mißfarbig und etwas durchsichtig aussieht, selbst verändert und teilweise in eine Gallerte verflüssigt worden, die an einer Stelle (*g*) als Tropfen an die Oberfläche getreten ist.

In solchen und anderen Fällen benutzt das Reis zu seiner Ernährung die durch die Unterlage herbeigeschafften Säfte und Salze, will sich aber selbst mit der Unterlage nicht zu einer Lebensinheit verbinden; denn wie VÖCHTING mit Recht bemerkt, bedeutet die Wurzelbildung nichts anderes als das Streben, sich zu einem selbständigen Individuum abzurunden. Anstatt zu einem dem Grundstock eingeordneten Teil zu werden, macht das Reis den Versuch, sich zu einem Parasiten desselben umzugestalten. Die weitere Folge ist, daß auch der Grundstock öfters auf den sich ihm nicht anpassenden Fremdling zu reagieren beginnt. So sah VÖCHTING, als er *Rhizalis paradoxa* auf *Opuntia Labourietiana* aufpflanzte, daß um die Wurzeln der *Rhizalis* das Gewebe des Grundstockes teils Korkscheiden herum gebildet und teils sich zu einer gallertigen Masse umgewandelt hatte.

In manchen Fällen hat der Experimentator die Disharmonie zweier Arten A und B in der Weise überwinden können, daß er sich einer dritten Art C bediente, welche zu den untereinander disharmonischen Formen eine vegetative Affinität besaß. Er schob sie als Mittelglied zwischen die beiden disharmonischen Formen ein und stellte so einen aus Stücken von drei verschiedenen Arten zusammengesetzten, einheitlichen Organismus dar, in welchem auf den Grundstock A ein Reis von C und auf dieses wieder ein Reis von B aufgepfropft war.

Schwieriger und daher auch seltener ausgeführt sind Pfropfungen und Transplantationen bei Tieren. Doch scheinen bei ihnen nach dem, was sich bereits hat feststellen lassen, ähnliche Regeln wie bei den Pflanzen zu gelten. Auch hier hat man artgleiche und artungleiche Vereinigungen, oder wie man jetzt gewöhnlich nach einer von GIARD eingeführten Namensgebung sagt, homoplastische und heteroplastische Transplantationen zu unterscheiden.

TREMBLEY hat zwei Individuen von *Hydra fusca* der Quere nach in zwei Stücke zerschnitten und ihre vorderen und ihre hinteren Hälften vertauscht und dann zusammengeheilt. Während es ihm so leicht glückte, Teile zweier Individuen zu einer neuen Individualität zu vereinigen, haben weder er noch neuerdings WETZEL, welcher zahlreiche Experimente ausgeführt hat, es fertig gebracht, Polypenstücke von verschiedener Art, von *Hydra viridis* und von *Hydra fusca*, nach demselben Verfahren für die Dauer zusammenzupfropfen.

BORN hat ohne große Schwierigkeit geeignete Teilstücke von zwei Embryonen von *Rana esculenta*, wenn sie genügend jung waren, zu einer lebensfähigen Einheit zusammenpfropfen können. Bald verband er die vordere Hälfte einer Larve mit der hinteren Hälfte einer zweiten

(Fig. 380). bald vereinigte er zwei ganze Larven entweder mit einem Teil ihrer Rücken- und Bauchfläche (Fig. 379), bald brachte er sie so zur Verwachsung, daß abenteuerliche Doppelbildungen zustande kamen, wie die in Fig. 377 und 378 abgebildeten.

Fig. 377.

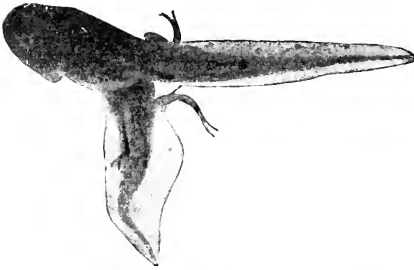


Fig. 377. Das etwas hinter der Mitte abgeschnittene Hinterstück einer Larve von *Rana esculenta* einer zweiten Larve an der Bauchseite eingesetzt. Nach BORN.

Fig. 378.

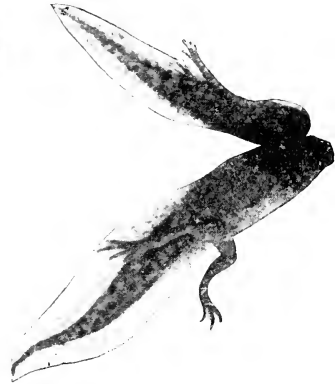


Fig. 378. Vereinigung zweier Larven von *Rana esculenta* am Kopf (in sog. Oppositionsstellung). Nach BORN.

Auch auf Vereinigung artungleicher Embryonen hat BORN seine Untersuchungen ausgedehnt und dabei das folgende Resultat erhalten. „Die vegetative Affinität zwischen embryonalen Teilstücken, welche Angehörigen zweier verschiedener, aber nahe verwandter Arten entstammen (*Rana fusca*, *arvalis* und *esculenta*) erwies sich als ziemlich ebenso groß

wie die zwischen den Teilstücken artgleicher Komponenten.“ Als Beispiel diene die seit Vornahme der Transplantation schon zwölf Tage alte Bauchvereinigung einer Larve von *Rana esculenta* mit einer solchen von *Rana arvalis* (Fig. 379).

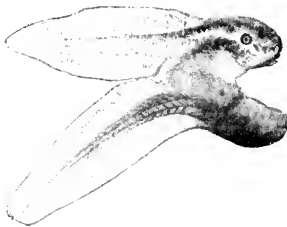


Fig. 379. Zwei Larven von *Rana esculenta* und *R. arvalis* an ihren Bauchflächen vereinigt, am 12. Tage nach der Operation. Nach G. BORN aus E. SCHWALBE.

Bei Gattungsverschiedenheit (*Rana esculenta* und *Bombinator igneus*) fand BORN die vegetative Affinität ‚primär‘ kaum geringer; die Verwachsung der Gewebe trat in den meisten Fällen leicht, sicher und vollkommen ein; doch sind in späterer Zeit alle Zusammensetzungen zwischen *Rana esculenta* und *Bombinator igneus*, nachdem sie ge-

fressen hatten und sich sicher schon ein Blutaustausch etabliert hatte, zugrunde gegangen. BORN selbst läßt es vorläufig noch dahingestellt, „ob hier ein Zufall vorliegt, oder ob das bei solchen Versuchen immer der Fall sein wird“, „ob die Todesursache bei diesen Formen in der mangelnden ‚vegetativen Affinität‘ der Zellen oder mehr in unvereinbaren Unterschieden der Gesamtorganisation zu suchen ist“. Der amerikanische

Forscher HARRISON hat mit Erfolg die vorderen und hinteren Enden zweier Larven von *Rana sylvatica* und *Rana palustris* zusammengepflöpft. Da die eine dunkelbraune, die andere hellgelbe Hautfärbung besitzt, sind die Körperteile, welche beim Weiterwachstum von jeder Art abstammen, an ihrer Farbe scharf voneinander zu unterscheiden (Fig. 380 A—C). Auf diese Weise ließ sich feststellen, daß der Nervus lateralis mit den Organen der Seitenlinie aus seinem Ursprungsgebiet in der Kopfhälfte von *Rana sylvatica* allmählich in das angefügte hintere Ende von *Rana palustris* hineinwächst.

In verschiedenen Abteilungen der Wirbellosen sind Transplantationen von CRAMPTON, JOEST und anderen Forschern mit Erfolg ausgeführt worden. CRAMPTON hat zu seinen Versuchen Schmetterlingspuppen (z. B. von *Ptilosamia cyathia*) benutzt und sie entweder mit

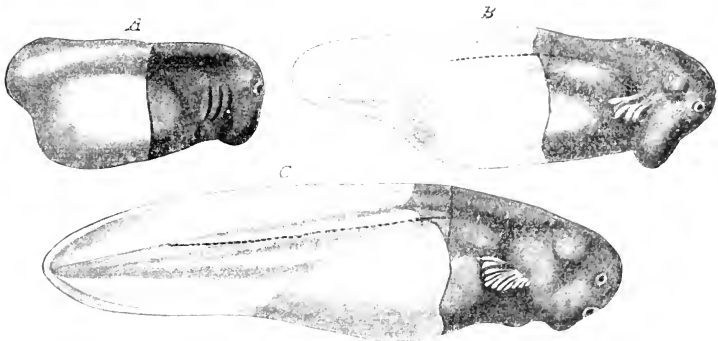


Fig. 380. Larven aus dem Vorderende von *Rana sylvatica* und dem Hinterende von *R. palustris* zusammengesetzt. A zwei Stunden nach der Operation; B 26 Stunden nachher; C 51 Stunden nachher. Am Rücken reicht die Haut des Vorderstücks etwas über die Grenze des Hinterstücks. Die in A noch fehlende dunkle Seitenlinie des Vorderstücks ist in B bereits ein großes Stück auf den hinteren Komponenten, in C noch viel weiter auf das Gebiet des Schwanzes vom Hinterstück vorgewachsen. Nach R. G. HARRISON 1904, aus KORSCHIELT.

ihren vorderen oder hinteren Enden oder mit ihren Seitenflächen zur Vereinigung gebracht. — JOEST hat auf KORSCHIELTS Anregung sowohl homoplastische als heteroplastische Transplantationen an verschiedenen Arten von Regenwürmern vorgenommen. Artgleiche (homoplastische) Vereinigungen gelingen leicht und sind auch von Dauer. „Aus zwei, drei und mehr in normaler Stellung zusammengefügtten Teilstücken (Fig. 381 A—C) konnten Würmer von normaler Beschaffenheit hergestellt werden, die noch bedeutend wuchsen und jahrelang am Leben blieben. Aber auch Kombinationen, die in ihrer Zusammensetzung einem normalen Wurm nicht entsprechen, konnten recht lange am Leben erhalten werden.“ So ist in Fig. 381 F und G ein abgeschchnittenes Schwanzstück (F), resp. ein Kopfstück (G) einem anderen Regenwurm seitlich eingepflanzt worden, so daß Doppelbildungen, vergleichbar den in Fig. 378 abgebildeten Froschlerven, entstanden sind. Dagegen blieben bei 59 Versuchen mit artungleicher Verbindung „vielfach die Stücke eine ganz kurze Zeit vereinigt, um sich dann einfach zu trennen oder

zugrunde zu gehen. Am besten hielten sich in erster Linie die Verbindungen von *Allolobophora terrestris* und *Lumbricus rebellus*, wie auch die von *Allolobophora caliginosa* und *Allolobophora cyanea* einerseits und *Lumbricus rebellus* und *Allolobophora terrestris* andererseits, wohingegen solche von *Lumbricus rebellus* mit *Allolobophora foetida* und *Allolobophora chlorotica* überhaupt unmöglich erschienen. Letztergenannte Vereinigungen könnte man in analoger Weise wie bei den Pflanzen als ‚disharmonische‘ bezeichnen.“ Seine Ergebnisse faßt JOEST in den Satz zusammen: „Dauernde Vereinigungen von Teilstücken verschiedener Art sind zwar nicht so leicht zu erreichen wie homoplastische Verbindungen, gelingen aber doch in vielen Fällen, und zwar verschmelzen

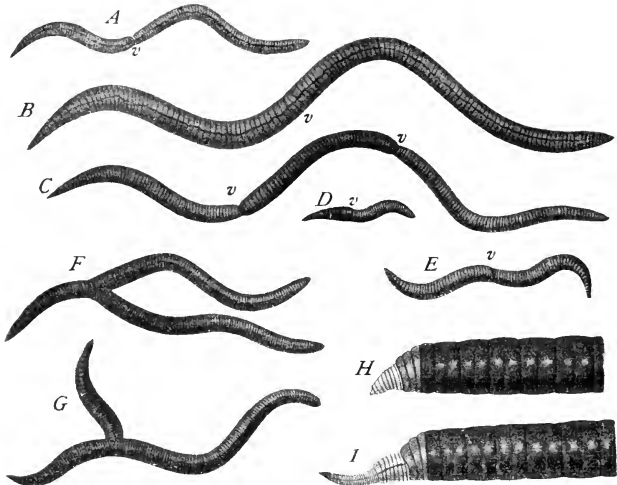


Fig. 381. *A* Homoplastische Vereinigung von *Allolobophora terrestris*, 10 Tage nach der Operation; *B* derselbe Wurm nach 22 Monaten bedeutend gewachsen, Vereinigungsstelle (*v*) nur noch undeutlich, wie *A* in  $\frac{3}{4}$  natürlicher Größe dargestellt. *C* Homoplastische Vereinigung dreier Teilstücke von *All. terrestris*, ebenfalls in normaler Stellung; *D* bedeutend verkürzter Wurm, Kopf und Schwanzstück vereinigt. *E* Vereinigung zweier Kopfstücke. *F* und *G* *Lumbricus rubellus*, seitliche Einpflanzung eines Schwanzstückes (*F*) und eines Kopfstückes (*G*). *H* und *I* Regeneration an einem eingesetzten Stück von drei Segmenten (*All. terrestris*, homoplastische Vereinigung), Bildung eines kürzeren (*H*) und eines zweiten längeren Regenerates (*I*). Nach JOEST 1897, aus KORSCHULT.

die Teilstücke zu einem neuen Individuum, dessen Organisation, abgesehen von dem Speziescharakter der vereinigten Teilstücke, eine einheitliche ist.“

Anstatt ganzer Körperhälften hat man auch Extremitätenknospen von Larven und Embryonen oder Schwanzenden oder einzelne kleinere Organe und Gewebstücke von einem Individuum auf ein anderes zu übertragen gesucht. BRAUS hat von sehr jungen Kombinatorlarven die Knospen von vorderen oder hinteren Extremitäten abgetrennt und einer anderen, zuweilen etwas älteren Larve in die Haut

an den verschiedensten Körperstellen: am Kopf, in der Schulter-, Becken- oder Rückengegend eingepflanzt und so Amphibienlarven mit überzähligen Gliedmaßen erhalten. Diese entwickelten sich auch am unrechten Ort, wie am Kopf, in normaler Weise weiter und begannen sich in Ober- und Unterschenkel und Fuß mit deutlich gegliederten Zehen zu differenzieren (Fig. 382 und 383).

In ähnlicher Weise transplantierte DÜRKEN (XV 1918) bei Larven von *Rana fusca* eine junge, noch undifferenzierte Hinterbeinknospe an Stelle des entfernten Auges in die Orbitalhöhle unter die erhalten gebliebene Conjunctiva. Er erhielt verschiedene Ergebnisse. Entweder verkümmerte das Transplantat, oder es lieferte eine umgeformte Masse von Bindegewebe mit einigen, zuweilen gelenkig verbundenen Knorpelstücken; oder es entwickelte sich im günstigen Fall, wie es BRAUS

Fig. 382.

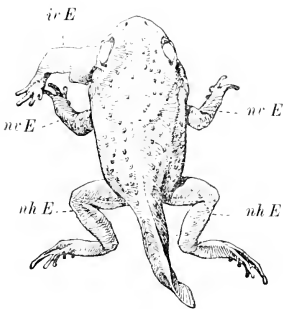


Fig. 383.

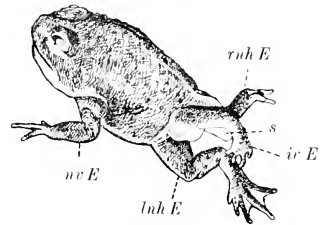


Fig. 382. **Bombinatorlarve gegen Schluß der Metamorphose mit Extremitäten und Schwanz sowie einer auf den Kopf transplantierten Vordergliedmaße.** Vergr. 2 mal. *ivE* implantierte Vorderextremität. *nvE* und *nhE* normale vordere und hintere Extremität. Nach H. BRAUS 1905.

Fig. 383. **Bombinatorlarve mit einer überzähligen Hinterextremität.** Es wurde die Knospe einer Vorderextremität (*ivE*) über der Schwanzwurzel eingepflanzt. *s* Schwanz, noch nicht völlig rückgebildet. *nvE* normale Vorderextremität. *rhE* und *lhE* normale rechte und linke Hinterextremität. Nach H. BRAUS 1905.

beschrieben hat, eine vollständige, gut ausgebildete Extremität, die aus der Augenhöhle frei nach außen herauswuchs. Damit sich aber ein solches Ergebnis einstellt, hält es DÜRKEN für notwendig, daß schon früh die transplantierte Knospe von ihrer Umgebung aus innerviert wird. — Nur unter dieser Bedingung kann sich auch eine Muskulatur bilden, während sie bei nervenlos gebliebenen Transplantaten fehlt.

Eigenartige Experimente hat P. BERT angestellt: er trennte von weißen, einige Tage alten Ratten ein 2—3 cm langes Stück vom Schwanz ab und brachte es nach Abtrennung der Haut dem operierten Tiere an einer anderen Stelle ins Unterhautbindegewebe. Schon nach wenigen Tagen war die Zirkulation in der Schwanzspitze durch Verbindung mit den Gefäßen der Umgebung wiederhergestellt. Muskeln und Nerven verfelen einer regressiven Metamorphose, aber die anderen Gewebe, Knochen, Knorpel, Bindegewebe usw., führen lebhaft zu wachsen fort, so daß die Schwanzspitze, die bei der Transplantation 2—3 cm groß

war, bei einigen Tieren, welche einen, zwei oder drei Monate nach der Operation getötet wurden, zu einer Länge von 5—9 cm ausgewachsen war.

Dagegen fiel das Resultat bei Verpflanzung von einer auf die andere Art abweichend aus. Bei Übertragungen der Schwanzspitze von *Mus decumanus* oder *Mus rattus* auf Eichhörnchen, Meerschweinchen, Kaninchen, Katze, Hund oder umgekehrt traten entweder heftige Eiterungen ein, welche die Abstoßung des verpflanzten Stückes und häufig auch den Tod des Versuchstieres zur Folge hatten, oder es erfolgte bei weniger stürmischem Verlauf allmähliche Resorption. Ein Überleben und Weiterwachsen der Schwanzspitze wurde nur bei sehr naher systematischer Verwandtschaft der zum Versuch benutzten zwei Tierarten erzielt. So glückten Transplantationen von *Mus rattus* auf *Mus decumanus* und umgekehrt, dagegen nicht von *Mus sylvaticus* auf *Mus rattus*. Hautüberpflanzungen zwischen nahe verwandten Arten hat W. SCHULTZ bei Vögeln und Säugetieren neuerdings mit Erfolg ausgeführt. Kanarienhaut auf Sperling und Grünling transplantiert blieb lange Zeit gut erhalten, auf Taube dagegen überpflanzt, ging sie alsbald zugrunde. Ebenso konnte SCHULTZ Kaninchenhaut auf dem nahe verwandten, leicht kreuzbaren Hasen zum Wachstum bringen, nicht dagegen auf der artfremden Katze, wo sie schon nach 14 Tagen der Nekrose verfiel. Selten gelang ein Anheilen der transplantierten Hautstückchen zwischen Fasan und Haushuhn, zwischen zwei Arten, die nach POLL gekreuzt völlig sterile Nachkommen liefern. Es besteht also, wie SCHULTZ mit Recht hervorhebt, ein gewisser Parallelismus zwischen den Resultaten der Bastardierung und der Transplantation, weil beide zu ihrem Gelingen eine innere Verwandtschaft der beiden zu dem Experiment benutzten Spezies verlangen.

Organtransplantationen sind sowohl bei Wirbellosen wie bei Wirbeltieren mit Erfolg ausgeführt worden.

MEISENHEIMER kastrierte männliche junge Raupen des Schmetterlings *Lymantria dispar* und pflanzte an die Stelle der Hodenröhre die Anlage der Eierstöcke von gleichaltrigen, weiblichen Tieren mit durchschlagendem Erfolg ein. Die Überpflanzung glückte auch bei Raupen der nahestehenden Varietäten von *Lymantria dispar* und *japonica* zwischen der dritten und vierten Häutung; doch wurde sie hier nur zwischen weiblichen Tieren ausgeführt. Die Ovarialröhren entwickelten sich, zuweilen nicht in voller Zahl, in durchaus normaler Weise weiter und bildeten neben unreifen, in der Keimzone gelegenen auch zahlreiche reife Eier. Sowie es sich dagegen um etwas weniger nahe verwandte Schmetterlinge handelte, blieben alle in großer Zahl ausgeführten Ovarialtransplantationen ausnahmslos ohne Erfolg, so 190 Übertragungen von *Lymantria dispar* auf *Porthesia similis*, oder entsprechende Versuche zwischen *Psilura monacha* und *Lymantria dispar*, oder zwischen *Lymantria dispar* und *Vanessa urticae*. Die artfremden Organteile sterben im Wirtskörper regelmäßig ab, zerfallen und werden resorbiert, so daß schon nach 14 Tagen häufig keine Spur mehr von ihnen aufzufinden ist.

Auf größere Schwierigkeiten stößt die auto- und homoplastische Organtransplantation bei Wirbeltieren, weil die Blutzirkulation nach der Überpflanzung zu lange Zeit unterbrochen bleibt, so daß infolge der fehlenden Sauerstoffzufuhr und der mangelhaften Ernährung namentlich die zentralen Teile absterben. Doch sind auch hier bei Verwendung kleiner Stückchen und bei Verpflanzung in ein blutreiches Gewebe

erfolgreiche Übertragungen von Hoden, Ovarien, Milchdrüsen, Pankreas, Schilddrüse usw. erzielt worden (MEYNS, FISCHER, RIBBERT, POLL, STEINACH usw.). In Hodenstückchen, die MEYNS von einem auf den anderen Frosch übertragen hat, ging zwar ein Teil der Zellen, namentlich alle reifen Samenfäden, zugrunde und wurde resorbiert, dagegen blieben zahlreiche Spermatozoen erhalten, welche nach einiger Zeit in eine überaus lebhafte Vermehrung einzutreten begannen.

Wie vorsichtig man indessen bei der Ausführung und Beurteilung von Organtransplantationen bei Wirbeltieren sein muß, das lehren die Überpflanzungen des Eierstocks von einer Henne auf die andere, wie sie von GUTHRIE und DAVENPORT ausgeführt worden sind. GUTHRIE hat nach vorausgegangener Kastration Ovarien von weißen auf schwarze Hennen und umgekehrt übertragen, in der Absicht, beim Gelingen des Experiments festzustellen, ob sich eine Übertragung von Eigenschaften des Körpers vom Muttertier auf die ihm implantierten Eier würde nachweisen lassen. Da längere Zeit nach der Kastration die kastrierten Hennen, die mit weißen resp. schwarzen Hühnern zusammengehalten wurden, befruchtete und entwicklungsfähige Eier legten, so war GUTHRIE überzeugt, daß dieselben vom überpflanzten und gut eingehalten Ovarium abstammen müßten und baute, indem er die aus den Eiern anschlüpfenden Küchelehen weiter beobachtete, hierauf seine Schlüsse von der Vererbung von Eigenschaften auf, die vom Körper der Muttertiere auf die in ihm entwickelten Eier einer anderen Varietät übertragen sein sollten. Nach gleichartigen, bald darauf veröffentlichten Untersuchungen von DAVENPORT sind diese Schlüsse unzutreffend und finden vielmehr in der Weise ihre Erklärung, daß die eingepflanzten Ovarien zugrunde gegangen sind, während sich die mehr oder weniger vollständig entfernten wieder aus kleinen erhalten gebliebenen Resten regeneriert haben. Als DAVENPORT  $\frac{5}{4}$  Jahre nach der Operation eine kastrierte Henne tötete, fand er neben einem Eierstock mit zahlreichen Eiern eine verkäste, vom Peritoneum überzogene Masse, die noch deutliche Spuren verfallener Follikel darbot und ohne Zweifel vom transplantierten Ovarium herrührte.

Dagegen berichtet neuerdings HARMS über erfolgreiche Ovarialtransplantationen auf nahe verwandte Spezies bei Regenwürmern und Tritonen. So konnte z. B. Triton alpestris mit Ovarien von Triton cristatus zur Eiablage gebracht werden: die Eier ähnelten in ihrem Aussehen, namentlich der Pigmentierung, durchaus denen von Triton cristatus, wenn sie auch ihre Größe nicht erreichten. Leider entwickelten sich diese Eier nach der Befruchtung nur bis zu ganz frühen Furchungsstadien. Bei den Regenwürmern ließ sich ebenso wie bei den Tritonen keine Beeinflussung der transplantierten weiblichen Keimzellen durch den artfremden Wirtsorganismus feststellen. Wenn die Würmer mit den transplantierten artfremden Ovarien zur Bagattung schritten, ließen sich Artbastarde erzielen, die in ihren Charakteren Zwischenformen zwischen den Elterntieren aufwiesen, jedoch nie die Geschlechtsreife erreichten.

Für den Chirurgen sind natürlich auto- und homoplastische Transplantationen von ganz besonderem Interesse. Schon vor vielen Jahrzehnten haben OLLIER und A. SCHMITT mit lebender Knochenhaut und Knochenstücken experimentiert und ihre Einheilung und ihr Weiterwachstum erreicht, wenn es sich um Übertragungen zwischen Individuen

derselben Art oder von einer zu einer anderen Körperstelle desselben Individuums handelte. Dagegen blieb der Erfolg aus z. B. bei Übertragung eines Perioststückes von Hund auf Katze, Kaninchen, Ziege, Kamel usw. oder umgekehrt: entweder wurde das transplantierte Stück ganz resorbiert, oder es bildete sich um dasselbe ein Eiterherd, oder es wurde in eine Cyste eingeschlossen.

Seitdem ist eine reiche Literatur über chirurgische Transplantation erschienen, auf welche näher einzugehen uns hier zu weit führen würde. Auch für die Heilkunde verwertbare Resultate sind dabei erzielt worden. Ich erinnere nur kurz an die künstliche Überhäutung von Wundflächen durch Übertragung von Epidermistückchen (REVERTIN, THIERSCH usw.), an den Ersatz von Strecken einer erkrankten Arterienwand durch ein gesundes Venenstück, das durch Gefäßnaht befestigt wird (CARREL, STICH usw.), und an den Ersatz von Knochendefekten, namentlich am Schädel, durch Stücke von Periost.

Im Anschluß an die Gewebstransplantation ist auch auf die einst viel erörterte Lehre von der Transfusion oder der Vermischung der Blutarten von zwei verschiedenen Tieren mit einigen Worten einzugehen. Denn auch hier kann man harmonische und disharmonische Verbindungen unterscheiden, die wieder vom Grade der systematischen Verwandtschaft der Tierarten bestimmt werden.

Bei Vermischung disharmonischer Blutarten treten sofort schwere Störungen im Organismus auf. Schon nach wenigen Minuten beginnt ein Zerfall roter Blutkörperchen, eine Auflösung des Hämoglobins im Plasma (Lackfarbigwerden des Blutes) einzutreten, was in kurzer Zeit Blutharn zur Folge hat. Schon in schwachen Dosen wirkt ungleichartiges Blut schädlich, in starken Dosen oft sogar tödlich. Der Erfolg ist ein ziemlich ähnlicher, mag man das Blut unmittelbar von Gefäß zu Gefäß zwischen zwei Tierarten, zwischen Hund und Kaninchen oder Hund und Hammel oder umgekehrt überleiten, oder mag man es in defibriertem Zustand einspritzen. Dagegen ist Transfusion von Blut zwischen Individuen derselben oder sehr nahestehender Arten ohne Schaden ausführbar. Die Hämoglobinurie bleibt selbst bei sehr großen Gaben aus. Hieraus zieht PONFICK den Schluß, daß die Blutkörperchen in ihrer weitaus überwiegenden Mehrzahl in dem fremden Organismus unverändert bestehen bleiben.

Die mitgeteilten Ergebnisse der Pflanzung, Transplantation und Transfusion berechtigen uns jetzt zur Aufstellung der folgenden These: An den Geweben von Pflanzen und Tieren sind zwei verschiedene Arten von Eigenschaften zu unterscheiden: erstens die funktionellen Eigenschaften, welche mit der besonderen Leistung des Gewebes zusammenhängen, und zweitens die Art-Eigenschaften, die ihnen als Teil einer besonderen Organismenspezies zukommen.

Die funktionellen Eigenschaften prägen sich meist in einer besonderen Struktur der Gewebe aus; sie sind daher für unser Auge häufig leicht erkennbar und der mikroskopischen Untersuchung zugänglich. Ferner bedingt gleiche Funktion der Zellen auch eine gleiche Struktur. Daher sehen wir, daß gleich funktionierende Gewebe bei den verschiedensten Organismen sich außerordentlich ähn-



lich sind. Eine Sehne, ein Nerv, ein Knochen- und Knorpelstück oder Blut eines Hundes und eines Pferdes sind möglicherweise bei histologischer Untersuchung nicht zu unterscheiden; auch nach ihren spezifischen Leistungen für den Organismus würden sich die entsprechenden Teile der beiden Säugetierarten gegeneinander austauschen und wechselseitig ersetzen lassen müssen. Eine entsprechend große Sehne des Hundes, mit einem Muskel des Pferdes vereinigt, würde den Zug vom Muskel auf den Knochen ebensogut übertragen und einen Ersatz für die mechanische Leistung der Pferdesehne bilden können. Bei allen Säugetieren erfüllen die roten Blutkörperchen dieselbe Funktion, den Sauerstoff an sich zu binden. Gleichwohl ist das Hämoglobin, von welchem diese Bindung ausgeht, wohl bei keinem Säugetier genau die gleiche Substanz. Dies spricht sich schon in der verschiedenen Art zu kristallisieren und in der verschiedenen Form der Kristalle aus. Während das Hämoglobin beim Eichhörnchen im hexagonalen System, kristallisiert es bei den meisten anderen Säugetieren im rhombischen. Auch im gelösten Zustand erhalten sich die Hämoglobine wegen ihrer Eigenart wohl voneinander getrennt. Wenigstens für das Eichhörnchenhämoglobin hat es ROLLET bewiesen. Er hat Blut vom Eichhörnchen und von der Maus gemischt und es lackfarben gemacht. Als beim Stehen sich später die Hämoglobinkristalle ausschieden, waren sie je nach dem Mischungsverhältnis im hexagonalen und im rhombischen System auskristallisiert.

Durch die äußerlichen Ähnlichkeiten in der Struktur und durch die Übereinstimmung in der Funktion darf man sich also nicht verleiten lassen, auch eine innere Ähnlichkeit zwischen gleich aussehenden Zellen und Geweben anzunehmen. In dieser Annahme liegt ein großer Irrtum vor, in den schon manche Forscher verfallen sind. Denn es werden hierbei die an zweiter Stelle oben hervorgehobenen Eigenschaften, welche einem Gewebe als Teil einer besonderen Organismenart anhaften, die konstitutionellen oder Arteigenschaften, ganz übersehen: sie werden so leicht übersehen, weil sie sich unserer Wahrnehmung nicht aufdrängen, da sie auf einem für unsere Erkenntnismittel noch unzulänglichem Gebiete liegen und nur auf Grund der obenerwähnten Experimente und einiger allgemeiner Erwägungen erschlossen werden können.

Der Sachverhalt ist bei den Gewebszellen ein ähnlicher wie bei den Geschlechtsprodukten. Nach ihren histologischen Eigenschaften sind einerseits die Eier, andererseits die Samenfäden der verschiedenen Säugetiere einander außerordentlich ähnlich und in vielen Fällen für uns gar nicht unterscheidbar: als Träger der Artcharaktere aber, die in diesem Zustand für uns nicht wahrnehmbar sind, müssen sie, worüber ein Zweifel nicht bestehen kann, so weit voneinander verschieden sein, wie Art von Art.

Worauf beruht nun die Verwandtschaft der Zellen, ihre sexuelle und ihre vegetative Affinität? Auf der Gleichheit ihrer feineren Organisation, welche leider unseren Untersuchungsmitteln noch unzugänglich ist, auf den Besonderheiten derjenigen Zellbestandteile, welche wir in dem XII. Kapitel als die Eigenschaftsträger des Organismus, als seine Erbmasse oder sein Idioplasma nachzuweisen versucht haben. Dementsprechend werden artungleiche Zellen sich auch wie in ihren biologischen, so auch in ihren chemisch-physikalischen Eigenschaften von-

einander unterscheiden; der ganze zelluläre Stoffwechsel wird einen für die Art spezifischen Charakter haben und bewirken, daß nur Zellen mit gleichartigem Stoffwechsel, mit gleichen biologischen und mit gleichen chemisch-physikalischen Eigenschaften zueinander passen.

Die von O. HERTWIG zum ersten Male entwickelten Anschauungen über die Arteigenschaften der Zellen und Gewebe eines Organismus haben eine wichtige Bestätigung und Fortbildung im einzelnen durch chemisch-biologische Forschungen der letzten Jahre erhalten. Der weitere Ausbau der Serumtherapie und die hierdurch angeregte eingehendere Beschäftigung mit den Eigenschaften der Körpersäfte haben gelehrt, daß die Sera der einzelnen Tierarten ihre spezifischen Eigentümlichkeiten aufweisen. Wenn man dieselben auch noch nicht durch exakte chemische Analyse genau bestimmen kann, so kann man sich doch von der Verschiedenheit der Sera und der in ihnen enthaltenen Serumalbumine durch ganz charakteristische „biologische Reaktionen“ überzeugen.

Wenn man einem Säugetier artfremdes Blut einspritzt, z. B. einem Kaninchen Rinderblut, so erhält man von ihm nach einigen Tagen ein Serum, das, nun mit dem Rinderblut vermischt, mehrere auffällige Reaktionen darbietet. Es löst, wie BORDET zuerst beobachtet hat, die roten Blutkörperchen vom Rind auf. Es ergibt ferner, mit Rinderserum versetzt, einen Niederschlag von Eiweißkörpern, ein Präzipitat. Die Reaktion ist so fein und sicher, daß man mit ihr die Herkunft eingetrockneter, alter Blutflecke bestimmen kann. Nach den Untersuchungen von UHLENHUTH und WASSERMANN entsteht in einer Lösung des eingetrockneten, näher zu bestimmenden Blutes ein Niederschlag nur bei Vermischung mit dem Serum eines Tieres, welches mit dem Blut der Tierart, von dem der Blutfleck herrührt, in der oben angegebenen Weise vorbehandelt worden ist.

Beide Reaktionen, die Auflösung der roten Blutkörperchen und die Bildung eines Präzipitates, müssen als spezifische bezeichnet werden, da sie ausbleiben, wenn man das als Reagens dienende Kaninchen Serum anstatt mit Blut vom Rind, mit Blut vom Pferd, Hund, Schaf, Meerschweinchen usw. mischt. Nur das Blut nahe verwandter Tierarten verhält sich bei der Fällungsreaktion gleich, wie durch ausgedehnte Versuche von NUTTALL, UHLENHUTH, WASSERMANN und FRIEDENTHAL festgestellt worden ist. Nach NUTTALL ergibt „das Serum eines Kaninchens, dem Hundebutserum injiziert worden ist, mit dem Blutserum von acht verschiedenen Caniden Fällung, nicht aber mit dem Blut irgend eines anderen Tieres.“ Ebenso fanden NUTTALL und FRIEDENTHAL eine vollständige Übereinstimmung in der Reaktion zwischen Mensch und anthropoiden Affen. Auch Pferde- und Eselblutserum verhalten sich bei der Reaktion gleich, ferner das Serum von Hund und Wolf usw.

FRIEDENTHAL hält daher das BORDETSche Verfahren für sehr geeignet zum experimentellen Nachweis von Blutsverwandtschaft der einzelnen Tierarten, und ABDERHALDEN geht sogar so weit, zu prophezeien, daß ein planmäßiger Ausbau der erst begonnenen Forschung noch weitere, die „Art“ und das „Einzelindividuum“ charakterisierende Merkmale zutage fördern werde, und daß die vergleichend biologisch-chemische Forschung auch berufen sein werde, in Fragen der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft die führende Rolle zu spielen.

Gleich wie das Blut, sind aber auch alle Körpersäfte und Sekrete der einzelnen Tierarten voneinander verschieden. Wenn man einem Versuchstier Kuhmilch injiziert, so kann man von ihm ein Serum gewinnen, welches nicht nur Kuhmilch fällt, sondern auch die roten Blutkörperchen eines Rindes auflöst und in seinem Serum eine Fällung erzeugt, nicht aber bei einem anderen Säugetier. Auch Injektion von Organ- und Gewebsteilen, von Spermatozoen, Trachealepithelien usw. kann man vornehmen und auch hierbei entsprechende Ergebnisse beobachten. Wenn z. B. Samenfäden des Rindes einem Kaninchen injiziert werden, so erhält man später von ihm ein Serum, in welchem Rindersamenfäden rasch ihre Bewegung verlieren. Aber auch rote Blutkörperchen des Rindes werden in derselben Weise aufgelöst, wie bei Verwendung von Serum eines Kaninchens, dem anstatt Samenfäden Rinderblut injiziert worden ist.

Man nimmt an, daß durch die Einführung körperfremder Stoffe im Versuchstier neue chemische Körper erzeugt werden; man nennt dieselben, wenn sie Blutkörperchen auflösen, Hämolytine, wenn sie im Serum Fällung erzeugen, Präzipitine.

Aus den chemisch-biologischen Untersuchungen kommt HAMBURGER in einer Schrift „Arteigenschaft und Assimilation“ zu ähnlichen Schlüssen, wie sie O. HERTWIG schon früher auf Grund anderer Erscheinungen und Erwägungen gezogen hatte, und bezeichnet das Ergebnis als „das Gesetz von der biochemischen Arteinheit und Artverschiedenheit“. Nach ihm besitzen die verschiedenen Zellen und Körperflüssigkeiten derselben Spezies Atomkomplexe, welche Träger der Arteigenheiten sind und ihnen allen als Angehörigen eben dieser Spezies zukommen und durch welche sie sich vor allen anderen Spezies unterscheiden. Dem Beispiel von O. HERTWIG folgend, unterscheidet er ebenfalls an jeder Zelle zwei Eigenschaften: 1. die durch ihre Funktion bedingte Eigenschaft und 2. die ihr als einem Organismus von bestimmter Art (Rasse und Individualität) zukommende, artcharakteristische Eigenschaft, oder wie ABDERHALDEN sich ausdrückt: jede Zelle besitzt einen organspezifischen und einen artspezifischen Aufbau.

Den Abschnitt über vegetative Affinität und Transplantation können wir nicht verlassen, ohne noch auf eine Frage einzugehen, welche wegen ihrer großen theoretischen Wichtigkeit und infolge der ergebnisreichen Experimente von WINKLER und BAUR augenblicklich wieder auf der Tagesordnung wissenschaftlicher Erörterungen steht. Es ist die Frage nach der Existenz und künstlichen Erzeugung von

### Pfropfbastarden und pflanzlichen Chimären.

Im allgemeinen lehren die Ergebnisse zahlloser Pfropfungen, wie sie namentlich in der Gartenkunst vorgenommen werden, daß Pfropfreis und Grundstock sich in ihren spezifischen Eigenschaften rein erhalten, wenn auch in Ernährung und Wachstum gegenseitige Beeinflussungen, auf die im XX. Kapitel noch näher eingegangen werden wird, stattfinden. Ein Birnreis auf eine Quitte als Unterlage aufgepfropft, nimmt in der Beschaffenheit seiner Blätter, Blüten und Früchte keine Merkmale von der Quitte an; es behält die typische Beschaffenheit seines Idioplasma bei. Hierdurch unterscheidet sich die vegetative Verbindung zweier artverschiedener Pflanzen und Tiere von der geschlechtlichen

Verbindung artverschiedener Ei- und Samenzellen, deren Produkt ein Bastard ist und durch Kombination und Vermischung der Merkmale beider Eltern neue Bastardeigenschaften zeigt. Trotzdem war unter Pflanzenzüchtern, aber auch unter Gelehrten, schon seit langer Zeit der Glaube weit verbreitet, daß es unter besonderen Umständen möglich sei, auch durch vegetative Verbindung Bastarde zu züchten, denen CH. DARWIN den Namen „Pfropfhybride“ gegeben hat. Der Glaube stützte sich namentlich auf die beiden viel beschriebenen und berühmt gewordenen Fälle von *Cytisus Adami* und *Crataego-mespilus*.

Der *Cytisus Adami* stellt in seinen Eigenschaften eine Mischung von *Cytisus laburnum* und *C. purpureus* dar: er ist über ganz Europa in vielen Exemplaren verbreitet, welche alle von einer gemeinsamen Mutterpflanze aus Stecklingen gezogen sind. „Es gewährt einen überraschenden Anblick“, so schreibt DARWIN, „auf demselben Baume schmutzige, hellgelbe und purpurne Blüten untereinander gemischt zu sehen, welche auf Zweigen stehen, welche sehr voneinander verschiedene Blätter und Wachstumsweise haben (Fig. 384). Dieselbe Blütenähre trägt zuweilen zwei Sorten von Blüten; und ich habe eine einzelne Blüte gesehen, die genau in zwei Hälften geteilt war; eine Hälfte war hellgelb und die andere purpurn, so daß die eine Hälfte des Hauptkronenblattes gelb und von bedeutender Größe, die andere Hälfte purpurn und kleiner war. Bei einer anderen Blüte war die ganze Korolle hellgelb, aber genau die Hälfte des Kelches war purpurn usw.“ Über die Entstehung des Goldregenbastards gingen die Meinungen während eines halben Jahrhunderts auseinander. Nach dem Bericht des Gärtners ADAM, welchen DARWIN für richtig hält, handelt es sich um einen Pfropfbastard. ADAM hat ein Stück Rinde des *Cytisus purpureus* auf den Stamm *Cyt. laburnum* geimpft und nach einiger Zeit aus einer an der Impfstelle entstandenen Knospe einen Zweig erhalten, welcher die oben beschriebenen, merkwürdigen Mischcharaktere zeigte. DARWIN bemerkt hierzu: „Nehmen wir den Bericht ADAMS als richtig an, so müssen wir auch die außerordentliche Tatsache zugeben, daß zwei distinkte Spezies sich durch ihr Zellgewebe verbinden und später eine Pflanze erzeugen können, welche Blätter und sterile Blüten trägt, die intermediär im Charakter zwischen dem Pfropfreis und dem Stamme sind, und gleichfalls Knospen, welche einem Rückschlag gern unterliegen, kurz eine Pflanze, welche in jeder wichtigen Hinsicht einem Bastard gleicht, der auf die gewöhnliche Weise durch Samenproduktion entstanden ist.“

Der *Crataego-mespilus* von BRONVAUX wurde ebenfalls von manchen Forschern für einen Pfropfbastard zwischen Weißdorn (*Crataegus*) und Mispel (*Mespilus*) gehalten. Von den drei Varietäten, die von ihm bekannt sind, gleichen zwei mehr dem Weißdorn, eine dritte der Mispel.

Während manche Botaniker an der Existenz von Pfropfbastarden lange Zeit festgehalten oder sie wenigstens für möglich erklärt haben, sind von anderer Seite, wie namentlich von STRASBURGER, DE VRIES und BAUR, Zweifel geltend gemacht worden. Dieselben haben sich als berechtigt erwiesen. Denn es ist jetzt endlich das Dunkel, in welches viele Jahrzehnte lang diese wichtige Frage eingehüllt gewesen ist, durch erfolgreiche, langjährige Experimente von BAUR und von WINKLER, der ursprünglich selbst die Existenz vegetativer Bastarde zu beweisen bemüht war, in gegenteiligem Sinne aufgeklärt worden.



Fig. 384. *Laburnum Adami* (Poit.) (*Cytisus Adami* Hort.) mit Rückschlagszweigen in seine beiden Stammformen, *Laburnum vulgare* (links) und *Cytisus purpureus* (rechts). Nach Jost, Lehrb. d. Botanik f. Hochschulen.

Seit 1904 hat WINKLER in der Absicht, Pfropfbastarde experimentell herzustellen, zahlreiche Transplantationen zwischen dem Nachtschatten, *Solanum nigrum*, und der Tomate, *Solanum lycopersicum*, in folgender Weise ausgeführt und weiterbehandelt: die beiden Versuchsobjekte, die sich durch ein ungewöhnlich großes Regenerationsvermögen auszeichnen, wurden gewöhnlich durch „Keilpflanzung“ miteinander verbunden. Nachdem die innige Verwachsung beider Komponenten erfolgt war, wurde an der Pfropfstelle das obere Stück abgeschnitten, und zwar so, daß die apikale Schnittfläche zum Teil aus Gewebe der Unterlage, zum Teil aus solchem des Reises bestand. Gleichzeitig wurden



Fig. 385. Abbildung der Chimäre von *Solanum nigrum* und *S. lycopersicum*. Nach WINKLER. Unten der Tomatenmutter sproß mit dem eingesetzten Nachtschattenkeil. Alles aus Zellen des Nachtschattens entstandene Gewebe ist punktiert, das Tomatengewebe unpunktirt.

auch alle Achselknospen entfernt, um die Pflanze dadurch anzuregen, an der Schnittfläche, die sich bald mit Callus überzieht, Adventivknospen zu bilden. Diese fielen nun, je nach der Stelle der Schnittfläche, an der sie entstanden, verschieden aus. Im Bereich des Tomaten-, resp. Nachtschattengewebes entwickelten sich Knospen, die reine Tomaten-, resp. reine Nachtschattensprosse lieferten. Außer ihnen bildeten sich aber gelegentlich auch Adventivknospen an der Grenze der Pfropfung aus, wo junge Zellen von *S. nigrum* und *S. lycopersicum* aneinandergrenzten. Obwohl aus zweierlei artverschiedenen Zellen zusammengesetzt, zeigten die Knospen dabei doch ein einheitliches Wachstum und bildeten sich zu eigentümlichen, gemischten Sprossen um, die, von der Mutterpflanze abgetrennt, sich selbständig bewurzeln und in ihrer Eigenart weiter entwickelten. Ein derartiger, mit der Pfropfstelle noch zusammenhängender Sproß ist in Fig. 385 abgebildet; er ist links von einer

ihm ziemlich genau halbierenden Mittellinie an reine Tomate „Gloire de Charpenne“, rechts von ihr reiner Nachtschatten. Auf der linken Seite trägt er typische, gekerbrtandige, gefiederte, hellgrüne, ziemlich stark behaarte Tomatenblätter, auf der rechten Seite glattrandige, ungeteilte, dunkelgrüne, wenig behaarte, zarte Nachtschattenblätter. Blätter, die an der Grenze der beiden Sproßhälften hervorwachsen, waren zuweilen links vom Blattnerve im Charakter der Tomate, rechts im Charakter des Nachtschattens entwickelt. „Links entstehende Infloreszenzen brachten ausschließlich reine Tomatenblüten und Tomatenfrüchte, rechts entstehende aber reine weiße Nachtschattenblüten und schwarze Nachtschattenbeeren; entsprang der Blütenstand aber auf der Trennungslinie, so trug er zugleich gelbe Tomaten- und weiße Nachtschattenblüten und

später gelbe Tomaten- und schwarze Nachtschattenfrüchte, ja es kam oft genug vor, daß einzelne Blüten links Tomaten-, rechts Nachtschattencharaktere zur Schau trugen, also  $2\frac{1}{2}$  gelbe,  $2\frac{1}{2}$  weiße Blütenblätter besaßen. Aus diesen Blüten gingen dann Früchte hervor, die halbseitig gelbe Tomate, halbseitig schwarze Nachtschattenbeeren waren.“ Es war also, um einen drastischen Vergleich von WINKLER zu gebrauchen, „als ob eine von einem Eselhengst gedeckte Pferdstute nicht ein Maultier zur Welt brächte, sondern ein Füllen, das links von der Wirbelsäule Pferd, rechts davon Esel geworden wäre.“ WINKLER hat diesen eigentümlichen, durch die Eigenart der Pfropfung erhaltenen Gebilden den Namen Chimären gegeben und daher das eben beschriebene Mischprodukt von Tomate und Nachtschatten *Chimæra Solanum nigrolycopersicum* genannt. Die Eigentümlichkeit der Chimären aber besteht, wie er hervorhebt, darin, „daß auf anderem als sexuellem Wege die Zellen zweier wesentlich verschiedener Arten zusammentreten können, um als gemeinsamer Ausgangspunkt für einen Organismus zu dienen, der bei völlig einheitlichem Gesamtwachstum die Eigenschaften beider Stammarten gleichzeitig zur Schau trägt.“

Als echte Pfropfbastarde können indessen derartige Chimären nicht bezeichnet werden. Denn wenn im *Solanum nigrolycopersicum* auch die Eigenschaften zweier Arten in einzelnen Blättern, Blüten und Früchten verbunden sind, so bestehen sie doch getrennt nebeneinander, insofern die einzelnen Zellen aller Organe entweder reine Tomaten- oder reine Nachtschattenzellen sind. Von einem wirklichen Pfropfbastard würde man aber nur in dem Falle sprechen können, daß sich vegetative Zellen der beiden Eltern an der Pfropfstelle zu einer gemischten Anlage verbunden haben, wie es bei der Befruchtung der Ei- durch die Samenzelle geschieht.

In der Meinung, einen Übergang oder eine Vorstufe zu dem erstrebten Ziele in der *Chimæra Solanum nigrolycopersicum* zu besitzen, führte WINKLER seine zahlreichen Experimente unverdrossen in der begonnenen Richtung fort und glaubte die ihm vorschwebende Aufgabe auch schließlich gelöst zu haben. Es gelang ihm, von einer Chimäre eine Adventivknospe zu erhalten, welche, zum Sproß ausgewachsen, in ihren Eigenschaften eine Mittelstellung zwischen *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum* einnahm und von ihnen daher als *Solanum tubingense* unterschieden wurde. Nachdem der Sproß von der Mutterpflanze abgetrennt und bewurzelt war, ließ er sich leicht weiterkultivieren und auf vegetativem Wege in viele Exemplare vermehren, welche, von einigen Knospenrückschlägen abgesehen, die Bastardnatur getreu beibehielten. *Solanum tubingense* wurde auch zum Blühen und zur Fruchtbildung gebracht. Im weiteren Verlauf seiner Studien züchtete WINKLER noch vier weitere Mittelformen zwischen *Solanum nigrum* und *Solanum lycopersicum*, Mittelformen, die er *Solanum proteus*, *Solanum Darwinianum*, *Solanum Koelreuterianum* und *Solanum Gaertnerianum* taufte. Indem sie verschiedene Kombinationen zwischen Tomate und Nachtschatten darstellten, neigten einige in ihren Eigenschaften mehr zur Tomate, andere mehr zum Nachtschatten hin. Bei ihrer fortgesetzten Zucht konnten auch Rückschläge zu den beiden Elternarten in ähnlicher Weise wie beim *Cytisus Adami* und beim *Crataego-mespilus* beobachtet werden, derart, daß entweder ganze Zweige oder nur einzelne Blätter, Blüten und Blüten Teile von Rückschlag befallen werden. So hatte denn

WINKLER auf experimentellem Wege durch fortgesetzte Pfropfungen eigentümliche Pflanzenformen erzeugt, die in allen Eigenschaften dem vielumstrittenen *Cytisus Adami* und dem *Crataego-mespilus* von BRONVAUX gleichen.

So weit war die Frage nach der Natur der Pfropfbastarde gefördert worden, als O. HERTWIG den hierüber handelnden Abschnitt der dritten Auflage dieses Buches bearbeitete. Er schloß denselben damals mit der Bemerkung, daß jetzt noch durch mikroskopische Zellenstudien die wichtige Frage zu lösen sei, ob bei der Entstehung der WINKLERSchen Pfropfbastarde wirklich eine Verschmelzung von vegetativen, artverschiedenen Zellen an den Berührungsf lächen der beiden Komponenten in der Adventivknospe in ähnlicher Weise stattfinde wie bei der Entstehung der sexuell erzeugten Bastarde in der Vereinigung von weiblichen und männlichen Keimzellen zweier verschiedener Elternarten. Die Prüfung wurde vorgenommen, führte aber zu Ergebnissen, die abermals gegen die Deutung, einen Pfropfbastard auf experimentellem Wege erzeugt zu haben, ansahen. Sowohl E. BAUR als auch WINKLER selbst bewiesen, daß dies nicht der Fall ist, jener durch seine interessanten Studien über Periklinalehimären von Pelargonien und durch anatomische Untersuchung der geweblichen Zusammensetzung der Zweige, Blüten und Früchte von *Cytisus Adami* und *Crataego-mespilus*, dieser durch mühsame Chromosomenzählungen an den Zellen seiner vermutlichen Pfropfbastarde von Nachtschatten und Tomate. WINKLER ermittelte, daß bei *Solanum* die Kerne der somatischen Zellen 72 Chromosomen, bei der Tomate aber nur 24 besitzen. Es müssen daher bei den Pfropfbastarden, wenn sie wirklich durch Verschmelzung vegetativer Zellen der beiden Komponenten entstanden wären,  $72 + 24$ , also 96 Chromosomen in den Teilungsfiguren ihrer Kerne oder die Hälfte davon in den Kernen ihrer Keimzellen nachgewiesen werden können. Dagegen fand sich, als es zur Blütenbildung kam, die für den Nachtschatten typische Chromosomenzahl 36 bei zweien von den angeblichen Pfropfbastarden, bei zwei anderen dagegen die Zahl 12 wie bei der Tomate. Aber auch bei Untersuchung der Körperzellen, die an Durchschnitten durch die Vegetationspunkte vorgenommen wurde, konnte die nach der Berechnung zu erwartende Chromosomenzahl nicht ermittelt werden. Vielmehr ergab sich, daß die Vegetationspunkte teils aus Schichten von reinem Tomatengewebe, teils aus solchen von reinem *Solanum*gewebe zusammengesetzt sind. So fand sich bei *Solanum tubingense* in der äußersten Zellschicht durchgängig die Chromosomenzahl 24, in allen inneren Schichten aber die Chromosomenzahl 72, außen also die Chromosomenzahl der Tomate, innen die des Nachtschattens. WINKLER charakterisiert daher jetzt in zutreffender Weise das *Solanum tubingense* als eine Chimäre, bei der ein reiner Nachtschattenkern von einer reinen Tomatenhaut überzogen ist. „Bei einem zweiten Pfropfbastard war es gerade umgekehrt, die Kerne der äußeren Zellenlage führten hier die für die Tomate charakteristische Chromosomenzahl, die des Innengewebes hatten die Nachtschattenzahl.“

Entsprechende Befunde haben aber auch *Cytisus Adami* und *Crataego-mespilus* bei der von BAUR ausgeführten Analyse geliefert. „Denn *Cytisus Adami* z. B. besitzt einen Vegetationspunkt, bei dem eine äußerste Zellenlage von *Cytisus purpureus* einen reinen Gewebekern von *Cytisus laburnum* überzieht.“ Und ähnlich ist es bei *Crataego-mespilus*, den BAUR mit wenigen zutreffenden Worten „als einen *Crataegus* in einer



Mespilus-Epidermis“ definiert. Mit BAUR stimmt J. BUDER (XV 1911) überein, daß *Cytisus Adami* eine Periklinalechimäre ist. In seiner histologischen Untersuchung konnte er dabei den Nachweis führen, daß die Protoplastkörper der artfremden Zellen, namentlich in jungen Geweben, durch Plasmodesmen miteinander in Verbindung stehen. In diesem Umstand läßt sich ein neuer Hinweis erblicken, daß die Kerne die materiellen Träger der erblichen Eigenschaften sind; denn in den Zellen der Periklinalechimäre bleiben ja die Kerne je nach ihrer Abstammung von einer der beiden Komponenten streng voneinander getrennt.

Das vieldiskutierte Problem der Pfropfbastarde kann durch diese neueren Untersuchungen als gelöst gelten, und zwar in der schon von STRASBURGER, DE VRIES und BAUR vermuteten Weise. Wirkliche Pfropfbastarde im dem Sinne, daß sie durch Verschmelzung zweier verschiedener vegetativer Artzellen nach Analogie der Amphimixis von Ei- und Samenzelle hervorgegangen sind, sind bisher weder in der Natur beobachtet, noch auf experimentellem Wege dargestellt worden. *Cytisus Adami*, *Crataegus mespilus*, *Solanum tubingense* u. a. sind durch ein besonders modifiziertes Pfropfverfahren erzeugte Chimären, Verbindungen von zwei Arten, deren Gewebe unter Beibehaltung ihres Artcharakters gewissermaßen ineinander geschachtelt und teilweise sogar durcheinander gewachsen sind. Der vielumstrittene Name „Pfropfbastard“ muß daher vorerhand fallen gelassen werden, wenn auch die Möglichkeit zugelassen werden muß, daß durch weiter ausgedehnte Experimente Fälle, in denen wirklich eine Verschmelzung vegetativer Zellen von zwei zusammengepfropften Arten stattgefunden hat, in Zukunft noch einmal beobachtet werden können.

## II. Die symbiotische Vereinigung (Symbiose).

So richtig im allgemeinen auch der Satz ist, daß nur Zellen gleicher Abstammung sich zu höheren Stufen der organischen Individualität zusammenfügen, so bietet die Natur mit ihrem unerschöpflichen Reichtum an Mitteln doch noch manche Ausnahmen von der Regel dar, nämlich Zellverbindungen, die nicht auf innerer Verwandtschaft beruhen und die wir daher den artgleichen als artungleiche gegenüberstellen können. Diese selbst aber lassen sich wieder in zwei Gruppen sondern.

In der einen Gruppe, mit welcher wir uns zunächst in diesem Abschnitt beschäftigen wollen, lernen wir Verbindungen kennen, in denen zwei artungleiche Zellen sich zwar in ihrer Organisation und ihrem Stoffwechsel wesentlich unterscheiden, aber dabei doch auch wieder so beschaffen sind, daß die eine Art neben der anderen ohne gegenseitige Beeinträchtigung bestehen kann. Ja es kann sogar der Fall eintreten, daß beide Arten von Zellen aus ihrem Zusammensein in mancher Hinsicht einen wechselseitigen Nutzen ziehen. Ein solches Verhältnis hat man eine Symbiose genannt.

Das lehrreichste und interessanteste Beispiel einer Symbiose bieten uns die Flechten; sie wurden noch vor einigen Jahrzehnten wegen ihres charakteristischen Aussehens für eine ganz eigenartige Klasse von niederen Pflanzen gehalten, bis durch die morphologischen Untersuchungen von DE BARY und SCHWENDENER, denen sich die experimentell-entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten von BARANETZKY, REES und STAHL

anschlüssen, der Nachweis geführt wurde, daß sie keinen einheitlichen Organismus, sondern eine Vereinigung zweier innig zusammenlebender, im System weit auseinander stehender Organismenarten, eine Symbiose einer Pilz- und einer Algenart, darstellen.

Pilzfäden aus der Abteilung der Ascomyceten bilden ein Geflecht (Fig. 386 *P*) und liefern so die gewebliche Grundlage, in deren Maschen zahllose kleine Algenzellen (*A*), die bald grünen, roten oder gelben Farbstoff führen, eingeschlossen sind. Die zahlreichen verschiedenen Arten von Flechten aber, die einen so ausgeprägten Speziescharakter zur Schau tragen, kommen dadurch zustande, daß immer eine bestimmte Pilzart sich nur mit einer bestimmten Algenart vergesellschaftet.



Fig. 386. Stark vergrößerter Durchschnitt durch ein Stück Flechte. Nach STAHL. Die Flechte setzt sich zusammen 1. aus den Pilzfäden (*P*), die, sich in allen Richtungen durchkreuzend, ein dichtes Geflecht bilden, und 2. aus den Algenzellen (*A*), die, grün gefärbt und wie Stücke einer Perlschnur aneinandergereiht, im Pilzgeflecht liegen.

In solcher Genossenschaft leben zwei Zellenarten mit ganz entgegengesetzten Eigenschaften und einem grundverschiedenen Stoffwechsel zusammen, Zellen, die, wie die grünen Pflanzenzellen, Kohlensäure zersetzen und Kohlenhydrate usw. bilden können, und Zellen, denen gerade dieses Vermögen fehlt und die nur von schon gebildeter, organischer Substanz leben können. Aber gerade aus diesem Gegensatz ziehen die beiden Organismenarten in dem merkwürdigen Doppelwesen, das wir Flechte nennen, besondere Vorteile, durch welche sie sich in ihrem Gedeihen gegenseitig fördern.

Infolge des hohen Anpassungsgrades der Pilz- und Algenzellen aneinander und der damit Hand in Hand gehenden spezifischen Formbildung des durch sie gemeinsam erzeugten Produktes erscheint jede Flechte in hohem Maße als ein einheitlicher Organismus, der sich von einer artgleichen Zellvereinigung kaum unterscheiden läßt. In einem Punkte aber tritt in voller Klarheit die Natur des Doppelwesens zutage, nämlich in der Art ihrer Fortpflanzung. Eine Pilzzelle besitzt niemals die Fähigkeit, eine Algenzelle, und diese ebensowenig die Fähigkeit,

eine Pilzzelle hervorzubringen. Die eine Zellenart kann auf die andere ihre Eigenschaften nicht übertragen. Soll ein neuer Flechtenorganismus daher gebildet werden, so ist dies nur in der Weise möglich, daß der Pilzkörper (*P*) und der Algenkörper (*A*) ihre eigenen Fortpflanzungszellen liefern, und daß beide dann bei ihrer Keimung wieder durch Zufall zusammengeführt werden und sich zu einem Mischgebilde von neuem vereinigen. Aus der Pilzspore wächst ein Keimfaden hervor, der sich zwar eine Zeitlang durch Sprossung weiter vermehren kann, aber schließlich zugrunde geht, wenn er nicht mit der zugehörigen Algenart zusammentrifft. Ist dies aber geschehen, so legt er sich derselben innig an und umspinnt sie mit Seitenästen, die er treibt. Beide beeinflussen sich dann in der Art ihres Wachstums so sehr, daß sie zusammen Formen bilden, welche weder mit Pilzen noch mit Algen eine entfernte Ähnlichkeit haben.

„Es leuchtet ein,“ bemerkt SACHS, „daß die chlorophyllhaltigen Algen im Flechtenkörper geradeso als Assimilationsorgane wirksam sind wie die chlorophyllhaltigen Zellen etwa in der Rinde eines grünen

Fig. 387.

Fig. 387. Zwei isolierte Entodermzellen einer *Scerose* (*Anthea cereus*). Stark vergrößert. Man sieht in der links stehenden Darmzelle drei gelbe Algenzellen (*A*), in der andern zwei gelbe Algenzellen (*A*) eingebettet. In der linken Darmzelle gewahrt man noch drei Hohlräume (*x*), in welchen ursprünglich auch Algen gelegen haben, die aber bei der Präparation herausgefallen sind. Nach O. und R. HERTWIG.

Fig. 388. Gelbe Algenzellen, aus der Darmwand einer *Scerose* herausgedrückt. *A* Ungeteilt. *B* In Zweiteilung. *h* Zellulosehülle. *k* Kern. *a* Stärkekörnchen. Nach O. und R. HERTWIG.



Fig. 388.



Stengels oder in einem Blatt. Ihre Assimilationsprodukte kommen dem Flechtenpilz als Nahrungsmaterial zugute, während umgekehrt die zur Assimilation nötigen Aschenbestandteile den Algenzellen durch den Pilz zugeführt werden. Durch dieses Konvivium aber werden die Flechten nimmehr unabhängig von einem organischen Substrat. Während alle übrigen Pilze Parasiten oder Humusbewohner sind, können sich die Flechten auf rein mineralischem Boden, selbst auf der Oberfläche kristallinischen Gesteins ansiedeln, da ja die in ihnen enthaltene Alge sie unabhängig macht.“ Wir finden sie „befähigt, die unmorganische Substanz von Gesteinen, z. B. des Granites, zu zersetzen, um, ähnlich wie die Wurzeln der höheren Pflanzen, diejenigen Mineralstoffe zu gewinnen, welche ihre chlorophyllhaltigen Zellen, die Algen, in ihrem Gewebe zur Assimilation bedürfen. Indem also die Pilze mit bestimmten Algen sich vereinigen, um sich von ihnen ernähren zu lassen, gewinnen sie eine Freiheit in der Wahl ihrer Wohnorte, die keinem anderen Pilz zu Gebote steht“. Entweder bilden sie, wie die Laubflechten, flächenartig ausgebreitete Blätter und Krusten, oder sie stellen, wie die Bartflechten, vielfach verzweigte Sträucher dar; mit einem Wort, sie erzeugen Gestalten, „wie sie sonst nur den typisch chlorophyllhaltigen

Pflanzen eigen sind“. Es handelt sich, wie bei diesen, so auch hier darum, die grünen Zellen in geeigneter Weise mit dem Licht und der Luft in Beziehung zu setzen, was entweder durch blattartige Ausbreitung oder durch vielfache Verzweigung des Gewebes zu erreichen ist (J. SACHS).

Der Symbiose der Flechten lassen sich ebenso im Tierreich Erscheinungen zur Seite stellen, welche auf innigem Zusammenleben zweier artverschiedener Zellen beruhen, allerdings ohne ein so interessantes Gesamtbild darzubieten, wie es für die Flechten einzig in seiner Art ist. Es handelt sich auch hier um ein konstantes Zusammenleben tierischer Zellen mit niedersten, einzelligen Algenarten.

Wie 1871 durch den russischen Botaniker CIENKOWSKY auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien nachgewiesen wurde, kommen mit Konstanz im Protoplasmakörper gewisser Radiolarienarten niederste, einzellige Algen vor, die sich in ihm durch Teilung vermehren und von anderen Forschern schon als gelbe Zellen beschrieben, aber für Bildungsprodukte des Radiolarenkörpers selbst gehalten worden waren.

Einige Jahre später machten OSCAR und RICHARD HERTWIG (XV 1879) die Entdeckung, daß bei zahlreichen Aktinienarten in der den Urdarm auskleidenden Epithelschicht zahlreiche kleine, gelbe Zellen (Fig. 388 A) eingebettet sind, die sie auf Grund ihres ganzen Verhaltens [Zellulosemembran, Stärkekörnchen, selbständige Vermehrung durch Teilung (Fig. 388 A und B), Überleben beim Tode ihres Wirtes] für niederste, einzellige Algen erklärten. Die Algen haben sich direkt in die geißeltragenden Zylinderzellen des Darmdrüsenblattes (Fig. 387) eingemistet, so daß fast jede einzelne von ihnen 2—5 einschließt. Sie gehören so sehr zum charakteristischen Bestandteil gewisser Aktinienarten, daß sie in keinem Individuum vermißt werden, daß sie bei ihrem massenhaften Vorkommen der betreffenden Aktinienart ihre spezifische grünliche, gelbliche oder bräunliche Färbung verleihen.

Ähnliche Genossenschaftsverhältnisse wie bei den Aktinien wurden unmittelbar darauf noch in vielen anderen Fällen durch BRANDT, GEDDES, GRAFF, GEZA ENTZ usw. nachgewiesen, nämlich bei mehreren Infusorien, bei *Hydra viridis*, bei *Spongilla viridis*, bei Medusen und Vellern, bei Stachelhäutern, Würmern und Schnecken. Meist sind hier die eingemisteten Algenzellen intensiv chlorophyllgrün gefärbt und dabei noch von einer viel geringeren Größe als die gelben Algenzellen der Radiolarien und Aktinien. Auch tragen sie, wie bei *Hydra viridis*, zum charakteristischen Habitus der betreffenden Art so wesentlich bei, daß sie geradezu ein wichtiges Artmerkmal abgeben.

Wie bei den Flechten scheint aus der Symbiose von Tier- und Algenzellen ebenfalls ein gegenseitiger Nutzen zu erwachsen, so daß man von einem parasitischen Verhältnis nicht gut reden kann. Wahrscheinlich kommt die Kohlensäure, welche in dem tierischen Gewebe als Abfallsprodukt bereitet wird, den Algen zugute, während der Sauerstoff, welcher im Stoffwechsel der Algen entsteht, von den Tierzellen wieder aufgenommen und zur Oxydation der als Nahrung dienenden, organischen Substanzen verwendet wird. Dazu gesellen sich vielleicht noch andere Vorteile auf beiden Seiten. Eingemistet in den Geweben der Tiere, sind die Algen den Nachstellungen anderer Geschöpfe entzogen: sie können daher unter diesen in jeder Beziehung günstigen Bedingungen rascher wachsen und sich durch Teilung fortpflanzen, als es ohnedem möglich wäre, wofür die Massenhaftigkeit ihres Auftretens in klarer Weise spricht.

Die Tiere dagegen beherbergen in den Algenzellen ein sehr nützliches Nährmaterial, das sich durch Fortpflanzung selbst erhält; wahrscheinlich entziehen sie den Algen überschüssige Produkte ihrer Assimilation, wie Stärke und Zucker.

Von solchen Gesichtspunkten aus betrachtet, bietet uns der Haushalt eines mit Algen zusammenlebenden Tieres ein interessantes Schauspiel dar. In ihrer Symbiose vollzieht sich gewissermaßen derselbe Kreislauf der Stoffe, der in der gesamten Natur zwischen Tier- und Pflanzenreich stattfindet, auf allerengstem Raum zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen, die durch Symbiose scheinbar zu einer Individualität vereinigt sind.

### III. Die parasitische Vereinigung.

Von der Symbiose sind als eine zweite Gruppe solche Verbindungen zweier artungleicher Zellen zu unterscheiden, innerhalb welcher die eine durch die andere Art in ihren Lebensprozessen wesentlich geschädigt wird. Beide Zellenarten befinden sich gewissermaßen in einem Kampf miteinander. Im Gegensatz zur Symbiose bezeichnen wir die Verbindung daher als eine parasitäre, und wir begeben uns bei ihrer Betrachtung vom normalen auf das pathologische Gebiet.

In die Gewebe höherer Organismen können fremdartige Zellen, durch besondere Verhältnisse begünstigt, eindringen, in ihnen einen geeigneten Boden für ihre Vermehrung finden und durch ihren Einfluß auf die Wirtsgewebe charakteristische Gewebsformen hervorrufen, die man in der pathologischen Anatomie Infektionsgeschwülste nennt. Diese zeigen je nach der Lokalität, in der sie entstanden sind, und je nach der fremdartigen Organismenart, welche sie veranlaßt hat, ein durchaus eigenartiges Gepräge, aus dem man sofort einen Schluß auf den spezifischen Krankheitserreger machen kann.

Auf die Anwesenheit von Tuberkelbazillen sind die eigentümlichen Miliartuberkel und die knötchenförmigen Geschwülste in der Haut bei Lupus zurückzuführen. Das syphilitische Kontagium bedingt je nach den Organen, in denen es zur Entwicklung gekommen ist, eine ganze Reihe typischer Geschwulstformen, Kondylome, Gummiata usw. Ob endlich die verschiedenen Arten der Carcinome und Sarkome vielleicht auch parasitären Ursprungs sind, muß zurzeit noch sehr fraglich erscheinen, da es nicht geglückt ist, den Mikroorganismus nachzuweisen, geschweige denn in Reinkultur zu züchten und zu überimpfen.

Durch das Zusammenleben zweier artverschiedener Zellen wird in den pathologischen Geschwülsten die gegenteilige Erscheinung wie bei der Symbiose hervorgerufen. Während hier die Stoffwechselprozesse der beiden verbundenen Organismen trotz ihrer Verschiedenartigkeit doch zueinander passen, so daß der eine den anderen nicht schädigt, im Gegenteil ihm in vielen Fällen sogar ganz offenbaren Nutzen bringt, übt dort der Eindringling oder Parasit durch seinen Stoffwechsel eine bald mehr, bald weniger intensive Schädigung auf die umgebenden Gewebe des Wirtes, ja schließlich auf seinen ganzen Organismus aus. Er wird für ihn zu einem Verderben bringenden, unter Umständen tödlichen Gift.

Die Schädigung beruht weniger darauf, daß der Parasit dem Wirtsgewebe Nahrung entzieht, sondern ist in dem Umstand begründet, daß

er bei seinem Stoffwechsel organische Verbindungen erzeugt, die schon in geringsten Dosen eine ganz erstaunliche Giftwirkung auf die Zellen des Wirtsorganismus ausüben. Von manchen Mikroorganismen ist es gelungen, die giftigen Stoffe oder Toxine zu isolieren und in konzentriertem Zustande darzustellen, das Tuberkulin, das Gift des Staphylococcus, des Diphtheriebazillus usw. Es ist überraschend, in welchen geringen Dosen die Toxine, welche in die Reihe der Proteinverbindungen gehören wenn sie in den Kreislauf eines Tieres gebracht werden, die gefährlichsten Vergiftungssymptome bewirken, hohes Fieber, Lähmungen im Bereiche des Nervensystems, fettige Entartung der Zellen, namentlich der Nierenepithelien, durch welche die Ausscheidung und Entfernung der Toxine aus dem Blute besorgt wird.

Im Gegensatz zur Symbiose, bei welcher man z. B. die eingedrungenen Algenzellen als integrierende Bestandteile der Gewebszellen selbst gehalten hat, erscheinen die pathologischen Geschwülste als etwas dem Organismus Fremdartiges, als Störungen seines Normalzustandes. Auch zeigen sie uns teils eine direkte Schädigung der Wirtszellen, teils rufen sie reaktive Erscheinungen vom Wirtsorganismus zur Abwehr der ihm fremdartigen Mikroben hervor.

Um ein Beispiel anzuführen, so hat die Ansiedlung von Tuberkelbazillen zur Folge, daß durch den von ihnen ausgeübten Reiz die umgebenden fixen Gewebszellen in Wucherung geraten und ein hirsekorngroßes Knötchen bilden, das aus protoplasmatischen, epitheloiden Zellen zusammengesetzt ist. Unter diesen entwickeln sich auch einzelne besonders protoplasmareiche und von vielen Kernen erfüllte Riesenzellen. Teils in den Zellen, teils zwischen ihnen finden sich die Bakterienkolonien. Nach einiger Zeit lassen die von den Tuberkelbazillen befallenen Zellen Veränderungen des Kerns und Protoplasmas, Schrumpfung und Zerfall des ersteren, hyaline Degeneration des letzteren erkennen, Erscheinungen, die man als Koagulationsnekrose bezeichnet hat. Auf den fremdartigen Reiz reagiert dann auch die weitere Umgebung der vom Parasiten befallenen und veränderten Gewebspartie; es bilden sich entzündliche Erscheinungen aus unter Beteiligung des angrenzenden Gefäßsystems; weiße Blutkörperchen wandern nach dem Ort der Schädigung hin, dringen teilweise zwischen die epitheloiden Zellen selbst hinein und infiltrieren die nächste Umgebung des Tuberkels. Indem beim weiteren Fortschreiten der Koagulationsnekrose die zentralen Partien absterben, kommt es schließlich zur sog. Verkäsung des Tuberkels.

**Mittel und Wege des Verkehrs der Zellen im Organismus.**

Als Teile eines Organismus stehen alle Zellen in vielfachen, fest-geregelten Beziehungen zueinander und müssen in dieser oder jener Weise Wirkungen aufeinander auszuüben imstande sein: nicht minder sind sie vom Gesamtorganismus abhängig, wie sie selbst auch wieder in geringerem oder höherem Grade seinen Gesamtzustand mitbedingen. In die Mittel und Wege, auf denen die Zellen im Verkehr miteinander treten, einen ungefähren Einblick zu gewinnen, ist die Aufgabe des sechzehnten Kapitels.

Daß zurzeit auf dem Gebiet unsere Kenntnisse noch recht oberflächliche sind, sei gleich hervorgehoben. Vielleicht gibt die folgende Darstellung zu eingehenderen Untersuchungen eine Anregung. Es werden hier vier Wege unterschieden, auf denen die Zellen des Organismus in Verbindung miteinander treten:

- I. Gegenseitige Beeinflussung der Zellen durch unmittelbaren Kontakt ihrer Oberflächen.
- II. Verbindungen der einzelnen Zellen untereinander durch Protoplasmafäden.
- III. Verbindungen der Zellen durch Nervenfasern.
- IV. Verkehr der Zellen auf chemischem Weg durch die im Organismus zirkulierenden Säfte.

**I. Gegenseitige Beeinflussung der Zellen durch unmittelbaren Kontakt ihrer Oberflächen.**

Solange die Zellen nicht von Membranen umgeben sind, wird eine dichte Aneinanderlagerung der Rindenschichten ihrer Protoplasmakörper schon hinreichen, daß Reize von dem einen auf den anderen unmittelbar fortgeleitet werden. Es ist daher denkbar, daß bei den Tieren am Anfang ihrer Embryonalentwicklung, wo die nackten Zellen, zu den Keimblättern zusammengefügt, sich unmittelbar berühren, allein auf diesem Wege eine Beeinflussung stattfindet. Doch wird nenerdings auch das Vorkommen von Protoplasmastrahlen beschrieben (HAMMAR, S. 466).

Durch bloßen Kontakt der Zellen können vielleicht auch im entwickelten Organismus, wie z. B. innerhalb mancher Epithelarten (Flimmerepithel, Epithel des Darmkanales usw.) Reizübertragungen stattfinden.

Es genügt, auf diese Möglichkeiten aufmerksam gemacht zu haben, da genauere Kenntnisse hierüber zurzeit noch fehlen.

## II. Verbindungen der einzelnen Zellen durch Protoplasmafäden (Interzellularbrücken).

### 1. Histologische Befunde.

Auf Grund verschiedener Beobachtungen haben einige Botaniker und Tierphysiologen die Hypothese aufgestellt, daß wahrscheinlich alle einzelnen Zellen eines vielzelligen Organismus durch feine Fäden untereinander in direktem Zusammenhang stehen. Sie sprechen sich schon von physiologischen Standpunkt gegen das Wort Zellenstaat aus, mit welchem man so häufig den pflanzlichen und tierischen Körper bezeichnet (vgl. auch Kap. XVII) und erklären ihn für einen einheitlichen, mächtigen Protoplasmakörper, in welchen von Strecke zu Strecke Kerne als Mittelpunkte des Stoff- und Kraftwechsels (Synergiden von SACHS) eingebettet und Membranen und Zwischensubstanzen zu teilweiser Sonderung, zur Stütze und zu anderen Zwecken eingelagert sind. Nach J. SACHS und RUSROW ist „die multicelluläre Pflanze von der unicellulären nur dadurch verschieden, daß in ersterer das Protoplasma von zahlreichen, sieb- oder gitterartig durchbrochenen Platten durchsetzt wird, während bei letzterer das Protoplasma ungekammert bleibt.“

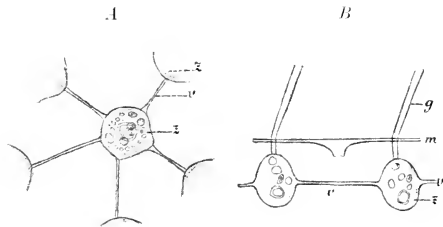


Fig. 389. *A* Lebende Zelle von *Volvox aureus* von oben gesehen, mit fünf Plasmaverbindungen. *B* Zwei Zellen von *Volvox aureus*, welche ihre Geißel durch die Hülllamelle hindurchsenden, im Längsschnitt; beide Zellen sind durch eine vom Schnitte getroffene Plasmaverbindung verknüpft. Nach ARTHUR MEYER. *z* Volvoxzelle. *v* Verbindungsfaden. *m* Membran. *g* Geißel.

In der von SACHS gegebenen Fassung ist die Lehre von dem kontinuierlichen Zusammenhang aller Protoplasmateile eines vielzelligen Organismus ohne Frage nicht haltbar; sie ist den Tatsachen nicht entsprechend. Denn in sich abgeschlossene, isolierte Zellen gibt es gewiß bei Pflanzen sowohl wie bei Tieren. Bei diesen sind die Lymphkörperchen, Blutzellen, manche Knorpelzellen, Muskelprimitivbündel usw. zu nennen. Von solchen Fällen abgesehen, sind allerdings Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen sehr häufig nachweisbar, und es ist wohl auch zu erwarten, daß die Nachweise derartiger Verbindungen sich noch erheblich vermehren werden, je mehr man auf den wichtigen Gegenstand achtet und eigene Methoden zu dem Zwecke ausbildet. Von den Beobachtungen, welche über die Verbreitung von Protoplasmaverbindungen zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen vorliegen, seien einige Beispiele hier zusammengestellt:

1. In einer sehr typischen und regelmäßigen Verbindung untereinander stehen die Zellen im Körper der verschiedenen *Volvox*arten, jener niederen Algengattung, welche eine so große Ähnlichkeit mit dem Keimblasenstadium in der Entwicklung der Tiere zeigt. Bei *Volvox aureus* (Fig. 389 *A* und *B*) ist jede einzelne, in der trophischen Hälfte



der Blasenoberfläche gelegene Zelle in eine dicke, weiche Gallerte eingehüllt, mit zwei langen Geißeln ausgerüstet und mit fünf oder sechs Nachbarzellen durch je einen langen, feinen Protoplasmafaden verbunden. In der generativen Hälfte sind die Verbindungsfäden zahlreicher (Fig. 390); namentlich werden die hier entstehenden großen Sporen durch Bündel von 3—6 Fäden mit den einzelnen Zellen ihrer Umgebung in Zusammenhang getroffen. Die Verbindungen bleiben sogar noch einige Zeit erhalten, wenn die Spore schon in zwei, vier und mehr Teilstücke zerfallen ist. Bei *Volvox globator* ist das Verhältnis ein etwas anderes (Fig. 391). Die einzelnen Zellen senden einander fünf bis sieben dicke Arme entgegen, welche aber an den Stellen, wo sie sich treffen, voneinander durch eine feine Membran (*m*) getrennt werden, von welcher der Gallertmantel (*g*) der einzelnen Zellen noch besonders umhüllt ist. Die Membran verhält sich ähnlich wie die Schließhaut zwischen den aneinander grenzenden Tüpfeln zweier Pflanzenzellen. Sie wird von

Fig. 390.

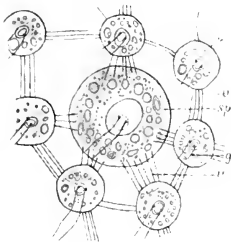


Fig. 391.

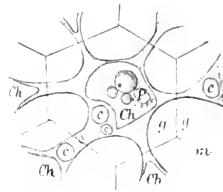


Fig. 390. Spore aus einer jungen, noch nicht ausgeschlüpften Kugel von *Volvox aureus*, mit den Nachbarzellen durch Plasmafäden verbunden. Nach ARTHUR MEYER. *v* Verbindungsfäden. *sp* Spore.

Fig. 391. Einzelnes Zellenindividuum der trophischen Hemisphäre von *Volvox globator*, von oben gesehen. Nach ARTHUR MEYER. *c* Kontraktile Vakuolen. *Ch* Chromatophor. *P* Pyrenoid. *m* Die Hülllamelle. *g* Gallerte der Membran.

zwei bis drei feinen Poren durchsetzt, durch welche sehr zarte Verbindungsfädchen von einem Protoplasmaarm zum anderen hinüberziehen.

2. Seit der Entdeckung von TAXEL (1879), daß im Endosperm der Phanerogamen (Fig. 392) die Zellen durch Protoplasmafädchen verbunden sind, ist die Aufmerksamkeit der Botaniker auf die Frage nach dem Zusammenhang der Zellen untereinander hingelenkt worden. RUSSEW, GARDINER, HICKS, HILLHOUSE, KIENITZ, GERLOFF, STRASBURGER u. a. haben in den verschiedensten pflanzlichen Objekten den Nachweis geführt, daß in der Zellulosemembran feinste Poren vorkommen, durch welche sehr schwer sichtbar zu machende Protoplasmafädchen hindurchtreten und den protoplasmatischen Inhalt einer Zelle mit dem ihres Nachbarn verbinden. Am leichtesten sind solche Verbindungen an den Siebröhren zu erkennen, langen, aufeinanderfolgenden Schläuchen, die durch quere Scheidewände, die Siebplatten, getrennt sind. Jede Platte ist wie ein Sieb von zahlreichen Poren durchsetzt, durch welche die Protoplasma Körper der aneinandergrenzenden Schläuche kontinuierlich ineinander übergehen.

Verbindungen scheinen ferner überall an solchen Stellen vorhanden zu sein, an denen die Zellwände Tüpfel besitzen. Doch ist gewöhnlich der Nachweis mit großen Schwierigkeiten verknüpft und nur mit stärkster Vergrößerung zu führen. Am besten fertigt man feine Schnitte an, bedeckt sie mit einem Tropfen Schwefelsäure, wäscht nach einigen Sekunden den Schnitt in destilliertem Wasser aus und färbt ihn darauf mit einem Gemisch von Pikrinsäure und Anilinblau in 50proz. Alkohol. Die Plasmakörper, welche sich infolge der Einwirkung der Schwefelsäure von der gequollenen Zellwand zurückgezogen haben, sind dunkelblau gefärbt, ebenso feine Fortsätze, die zu den Tüpfeln gehen, durch die dünne Schließhaut hindurchtreten und sich mit entsprechenden Fortsätzen der Nachbarzellen verbinden. Die ganze Struktur ist außerordentlich zart. Daher zeigen, wie STRASBURGER bemerkt, „uns nicht

Fig. 393.

Fig. 394.

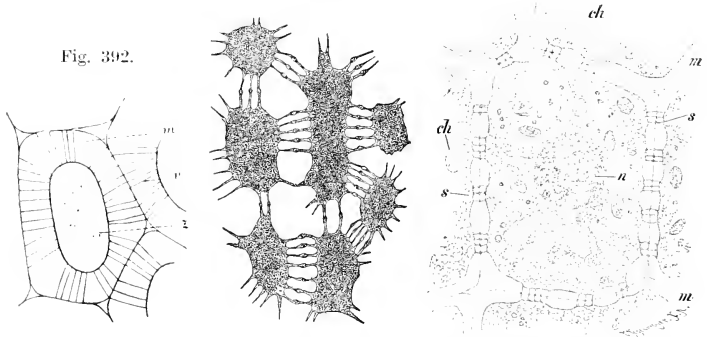


Fig. 392. Zelle aus dem Endosperm von *Chamaerops excelsa* aus der Peripherie des Endosperms. Nach A. MEYER. Die Zellen wurden erst mit Kalilauge, dann mit Schwefelsäure (1+3 Wasser), hierauf mit Jodjodkalium II und wieder mit Schwefelsäure (1+3) und schließlich mit Methylviolett behandelt. So wurden die Kanäle deutlich gefärbt, in denen die Plasmaverbindungen verliefen. 660fach vergr.

Fig. 393. Junge Rindenzellen vom *Nerium Oleander* im Längsschnitt nach Behandlung mit Chlorzinkjod und Methyleneblau, um die protoplasmatischen Verbindungen zwischen den Zellen zu zeigen. Nach KIENITZ-GERLOFF.

Fig. 394. Eine Zelle aus der Rinde der Mistel (*Viscum alb.*) nach entsprechender Härtung und Färbung der Protoplasten und Quellung der Wände (*m*). Die Schließhäute (*s*) der Tüpfel von Plasmodesmen durchsetzt, *ch* Chloroplasten, *n* Zellkern. Vergr. 1000. Aus STRASBURGER.

alle Plasmakörper ihre gegenseitige Verbindung gleichzeitig, vielmehr nur diejenigen, die bei Ausführung des Schnittes in keiner Weise gelitten hatten, und die rasch durch die Schwefelsäure fixiert wurden. Die lädierten, resp. die nicht rasch genug fixierten Zellen haben ihre Fortsätze eingezogen.“ Sehr deutlich und in großer Zahl treten die Plasmabrücken in jungen Rindenzellen von *Nerium Oleander* hervor, wie uns Figur 393 lehrt.

Ein besonders geeignetes Objekt zum Studium der Plasmaverbindungen bei Pflanzen scheint die Mistel zu sein (Fig. 394). Bei ihr hat sich feststellen lassen, daß sämtliche lebende Zellen durch zahlreiche

feine Fäden miteinander vereinigt sind, und daß dabei keine Gewebsart ein System für sich bildet. Bei langgestreckten Zellen finden sich die

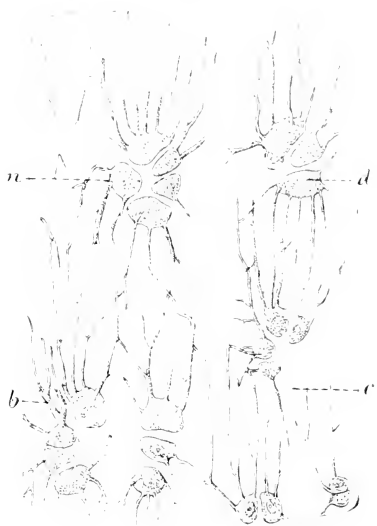
Fig. 395.



Fig. 395. Hornhautkörperchen, durch Protoplasmafäden zu einem Netz verbunden, aus einem Flächenschnitt einer vergoldeten Hornhaut vom Kalbsauge.

Fig. 396. Kopfknochen von Calmar, in Pikrinsäure und Glycerin untersucht. Nach RANVIER. *c* Grundsubstanz, *d* Zellkörper, *b* Anastomosierende Ramifikationen der Zellen.

Fig. 396.



meisten Verbindungen an den Querwänden. Nach Messungen und Zählungen, welche KÜHLA vorgenommen hat, besitzt eine Markstrahlzelle, die 4000  $\square$ - $\mu$  Wandfläche im Gesamtumfang hat, ca. 400 Plasmaverbindungen, während eine Ersatzfaser mit 5750 Gesamtumfang ungefähr 700 Plasmaverbindungen nach allen Seiten aussendet.

3. Im tierischen Körper sind Verbindungen der Zellen unter-

Fig. 397. Untere Zellschicht vom Kiemenblattepithel einer Salamanderlarve bei Flächenbetrachtung. Nach FLEMMING. Die Interzellularbrücken (*i*, hell) sehr weit, die Zellkörper auf zackige Formen kontrahiert. In der Mitte eine Wanderzelle *l* in den Lücken mit lang ausgestreckten Fortsätzen; ferner eine solche, zur Kugelform kontrahiert, in Mitose *l'*. *zb* Zellenlücken.



einander schon seit langer Zeit bekannt. Am leichtesten sind sie in manchen Formen der Bindesubstanz nachzuweisen. Die sternförmigen

Zellen im Gallertgewebe sind durch zahlreiche, fein verzweigte Ausläufer untereinander in Zusammenhang gesetzt in einer noch reichlicheren Weise als die Zellen einer Volvoxkugel. Von faserigen Bindesubstanzen liefert uns die Hornhaut (Fig. 395) ein sehr beweisendes Präparat, wie die in den Sattlücken eingeschlossenen Hornhautkörperchen sich durch sehr zahlreiche Protoplasmafäden zu einer Art Netzwerk verbinden. Im Zahnbein hängen die Elfenbeinzellen durch ihre auf das feinste verzweigten Zahnbeinfasern und im Knochen die Knochenkörperchen durch ihre Ausläufer zusammen. Dagegen scheinen im Knorpel die Elemente allerdings gewöhnlich für sich isoliert zu sein, wenn man vom Knorpel der Schädelkapsel der Cephalopoden (Fig. 396) und einigen anderen Ausnahmen absieht.

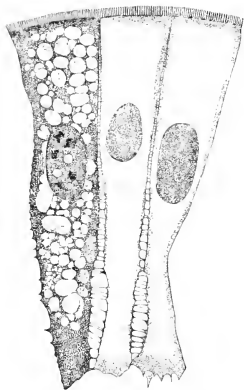


Fig. 398. Darmepithelzellen von Salamandra. Sublimat, Vanadiumhämatoxylin. Die Zellen waren in diesem Falle stark vakuolisiert und im übrigen sehr fein granuliert (genuine Plasmamikrosomen). Die Interzellularräume sind nächst der Basis der Zellen über die Norm erweitert und die Interzellularbrücken daher an dieser Stelle stark gedehnt, weiter nach aufwärts indessen von normaler Beschaffenheit. Nach HEIDENHAIN.

Größere Schwierigkeiten bereitet der Nachweis der Zellverbindungen bei den Epithelien. Doch hat auch hier die Lehre von den Zellbrücken allmählich einen festeren Boden gefaßt, seitdem BIZZZERO und andere nachgewiesen haben, daß die von MAX SCHULTZE zuerst beschriebenen Stacheln und Riffe der Zellen des Rete Malpighi nicht wie die Zähne einer Knochennaht ineinandergreifen, sondern Fäden sind, die sich zwischen benachbarten Zellen allseitig ausspannen und kleine, mit Lymphe erfüllte, interzelluläre Spalten überbrücken. Man kann daher jetzt die unter dem Stratum corneum der Oberhaut gelegene, weiche Schicht als ein einziges, der Lederhaut aufgelagertes Netzwerk von Zellen betrachten, welches den Körper überzieht. Das Netzwerk (Fig. 397) setzt sich aus kleinen, teils zylindrischen, teils polygonalen, teils abgeplatteten Protoplasma Klümpchen mit ihren Kernen zusammen, welche auf der einen Seite durch feine, dem Lymphsystem hinzuzurechnende Interzellularlücken (*i*) voneinander gesondert, auf der anderen Seite aber auch wieder durch viele zarte, durch die Lücken ausgespannte Fäden oder die Interzellularbrücken (*zb*) zu einem zusammengesetzten System verbunden werden.

Von verschiedenen Forschern (NEYT, KOLOSSOW, COHN, GARTEN, CARLIER) ist der Versuch gemacht worden, einen Zusammenhang der Zellen auch für andere Formen des Epithels mittels besonderer Präparations- und Färbemethoden nachzuweisen. Nach COHN, GARTEN, CARLIER, HEIDENHAIN usw. sollen sich die Zylinderzellen des Magens und Darmkanals an ihren Seitenwänden durch zahlreiche quere Fädchen verbinden (Fig. 398). KOLOSSOW beschreibt Interzellularbrücken von den einfachen Plattenepithelien der serösen Häute (Fig. 399). NEYT von der einfachen Zellschicht der DESCHEMETSchen Membran.

Zellenverbindungen werden drittens auch in der Gruppe der Muskelgewebe angetroffen. Schon zur Zeit SCHWANN'S lat man das einzelne Muskelprimivbündel eine Zellfusion genannt. Es ist, wie wir jetzt besser sagen, ein Syncytium, zusammengesetzt aus vielen Hunderten von Zellen, welche als sog. Muskelkörperchen überall in der kontraktile Substanz verteilt und wahrscheinlich untereinander durch feine Protoplasmafäden vereint sind. Eigenartige netzförmige Ver-



Fig. 399. Bauchfellepithelzellen von Salamandra im senkrechten Durchschnitt mit Interzellularbrücken. Das Epithel trägt an der freien Oberfläche eine verdichtete Grenzschicht von membranöser Beschaffenheit. Sublimat-Osmiumsäure, Vanadiumhämatoxylin. Nach HEIDENHAIN.

bindungen quergestreifter, sich verästelnder Muskelzellen (Fig. 400) finden sich in der Darmwand der Insekten und im Herz der Wirbeltiere.

In unserer Aufzählung sind viertens auch die Eizellen nicht zu vergessen (Fig. 401). Nach den Untersuchungen von PALADINO und RETZIUS hängen sie während ihrer Entwicklung, ähnlich wie die Sporen einer Volvoxkugel mit den benachbarten Zellen, so hier mit den Follikelzellen zusammen. Diese verlängern sich in zarte Protoplasmafortsätze, welche in die Porenkanälchen der Zona pellucida eindringen und in den Dotter des Eies übergehen.

Fig. 400.



Fig. 401.

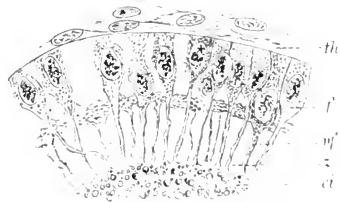


Fig. 400. Muskulatur eines Darmdrüsenkanales von Porcellio scaber. Nach WEBER.

Fig. 401. Stück eines Durchschnitts durch einen Eifollikel vom Kanincheneierstock. Nach RETZIUS. *th* Stück der Eirinde mit Protoplasmafäden (*pf*), welche die Zona pellucida (*z*) durchsetzend, sich mit den Follikelzellen (*f*) verbinden. *th* Theca folliculi.

Die bisher beschriebenen Zusammenhänge finden zwischen den zusammengehörigen Elementen einer Gewebsgruppe, entweder des Bindegewebes oder des Epithels oder des Muskelgewebes, statt. Indessen werden von einigen Forschern, wie von LEYDIG und namentlich in jüngster Zeit von SCHUBERG, Befunde mitgeteilt, nach welchen an diesen und jenen Körperstellen verschiedener Tiere auch direkte protoplasmatische Verbindungen zwischen Zellen verschiedener Gewebsformen, zwischen Epithel- und Bindegewebszellen, zwischen Endothel und glatten

Muskelfasern oder diesen und Bindegewebszellen vorkommen sollen. In seinen neuesten „Untersuchungen über Zellenverbindungen“ betrachtet SCHUBERG (1903) es als erwiesen, daß in der Haut vom Axolotl Zellen der Epidermis und Bindegewebszellen der Lederhaut durch einzelne Protoplasmafäden untereinander zusammenhängen.

Zum Schluß der Zusammenstellung sei noch erwähnt, daß neuerdings HAMMAR auch den Nachweis zu führen sucht, daß zwischen den Furchungszellen der Eier von *Echinus miliaris* primäre Zusammenhänge bestehen.

Inwieweit in einem Teil der hier referierten Angaben der Sachverhalt richtig dargestellt ist, läßt sich zurzeit noch nicht übersehen. Jedenfalls sind für manche Verhältnisse noch genauere Darstellungen und Bestätigungen von anderer Seite abzuwarten. Denn die Frage des Zusammenhanges der Zellen im tierischen Körper ist vielfach sehr schwierig zu entscheiden; sie ist indessen eine so wichtige, daß nur gewünscht werden kann, es möchten sich die besonders auf sie gerichteten Detailuntersuchungen vermehren und die zum Ziel führenden Methoden noch vervollkommen werden.

## 2. Die physiologische Bedeutung.

Reizleitung und Stofftransport durch Protoplasmaverbindungen.

Die physiologische Bedeutung der Plasmaverbindungen zwischen den Zellen kann eine doppelte sein. Einmal haben wir in ihnen Bahnen zu erblicken, auf denen Reize von einer Zelle auf die andere übertragen werden. Zweitens können sie auch zum Transport von Stoffen dienen.

Im Vergleich zur Nervenleitung wird wahrscheinlich die Übertragung durch Protoplasmafäden eine viel weniger rasche und intensive, aber dafür vielleicht eine mehr kontinuierliche und durch ihre Dauer eine wirksamere sein. Wenn man die Leistungen eines Telephons berücksichtigt und überlegt, wie durch einen einfachen Metalldraht auf große Entfernungen hin Sätze und komplizierte Melodien mitgeteilt werden, dann wird man auch die Möglichkeit nicht in Abrede stellen können, daß durch einen feinen Faden von Protoplasma komplizierte Zustände einer Zelle sich anderen mitteilen können.

Mit Hilfe des Versuches wird es möglich sein, hier und da in das Wesen der Reizübertragung durch Protoplasmaabücken tiefere Einblicke zu gewinnen, wie durch das folgende, von PFEFFER ausgeführte Experiment. Schon im ersten Hauptteil (Kap. XIII) wurde mitgeteilt, daß das Protoplasma einer Pflanzenzelle nur unter dem Einfluß des Kerns befähigt ist, eine Zellulosemembran auszuscheiden. Wird ein durch Plasmolyse von der Zellhaut abgelöster Plasmakörper durch äußere Eingriffe in einen kernhaltigen und einen kernfreien Teil zerlegt, so umgibt sich nur der erstere bei vollständiger Trennung mit einer neuen Membran. Dagegen scheidet auch der kernfreie Teil Zellulose ab, wenn er nur durch einen allerfeinsten Protoplasmafaden mit dem kernhaltigen Stück zusammenhängt.

Es läßt sich der Versuch noch in anderer Weise modifizieren. PFEFFER hat Zellen eines Moosprotonema usw. derart präpariert, daß eine völlig isolierte, kernfreie Protoplasma Masse der einen Zelle durch feine, die Zellwand durchsetzende Fäden mit dem kernführenden Inhalt

der Nachbarzelle in Verbindung blieb. In diesem Falle bildete sich um das kernfreie Stück eine Membran aus. Sie trat aber nicht auf, wenn in der Nachbarzelle die tremende Querwand ebenfalls nur mit isoliertem, kernfreiem Protoplasma in Verbindung stand. Damit ist erwiesen, daß der zu Hautbildung erforderliche Reiz auch durch die feinen, die Scheidewand zweier Zellen durchdringenden Verbindungsfäden übermittelt werden kann.

Es steht nichts im Wege, ähnliches auch für die Übermittlung anderer funktioneller Zustände anzunehmen. Aufgabe hierauf gerichteter Beobachtungen und Experimente wird es sein, das zurzeit noch sehr spärliche Tatsachenmaterial zu vervollständigen.

Außer der Reizleitung haben die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Zellen in vielen Fällen der Stoffwanderung zu dienen. Bei den Pflanzen können wahrscheinlich durch sie kleinste Stärkekörnchen und Fetttropfen usw. direkt von Zelle zu Zelle transportiert werden, wie KLEBS, RUSSOW, PFURTSCHELLER und andere Botaniker annehmen. Auch das Protoplasma selbst könnte auf diesem Wege von einer in die andere Zelle überwandern. Hieraus würde sich erklären, daß im Herbst beim Absterben der Blätter die Zellen mit Ausnahme der Schließzellen ihren Inhalt verlieren (KIENITZ, MEYER). BARFURTH gibt an, den Transport feiner Körnchen aus einer Zelle in die andere auf der Bahn protoplasmatischer Verbindungsfäden direkt an den lebenden Zellen des Zwiebelhäutchens beobachtet zu haben.

In der tierischen Literatur finden sich nur einzelne zerstreute Bemerkungen über das vorliegende Thema. PLATO hat den Nachweis zu führen gesucht, daß die interstitiellen Zellen des Hodens vom Kater und von anderen Säugetieren Fett in sich aufspeichern und es zu gewissen Zeiten durch Röhren in der Tunica propria der Samenkanälchen an die Fußplatten der SERTOLISCHEN Zelle abgeben, von welchen es dann weiter als Nährmaterial den Samenzellen übermittelt wird. Die Zellbrücken, welche zwischen Ei und Follikel epithel nachgewiesen worden sind, werden ebenfalls von vielen Forschern für Ernährungswege gehalten.

### III. Verbindungen der Zellen durch Nervenfasern.

Bei den Tieren ist außer der Protoplasmaverbindung und wahrscheinlich auf Grundlage derselben noch eine weitere höhere Form des Zusammenhangs zwischen den Elementarteilen in der Nervenverbindung entstanden. Durch sie wird eine direkte, unmittelbare Beziehung zwischen räumlich weit getrennten Teilen mit Überspringung aller zwischengelegenen Gewebe hergestellt. Erregungszustände eines Körperteils können so auf große Distanzen in kürzester Zeit auf einen anderen, weit entfernten Teil übertragen werden. Das funktionelle Abhängigkeitsverhältnis der Elementarteile im Gesamtorganismus hat dadurch eine höhere Ausbildungsform angenommen. Wie groß dasselbe ist, läßt sich schon daraus ersehen, daß Durchschneidung der Nervenfasern in sehr vielen Fällen Degeneration der aus dem funktionellen Zusammenhang gebrachten Zellelemente zur Folge hat.

### IV. Verkehr der Zellen durch die im Organismus zirkulierenden Säfte.

Ein stofflicher Verkehr und eine dadurch bedingte, wechselseitige Abhängigkeit der Elementarteile voneinander wird durch die Saftströme herbeigeführt, die im vielzelligen Organismus zirkulieren. Es gilt dies sowohl für die Pflanzen wie für die Tiere.

Bei den Pflanzen bewegen sich in Wasser gelöste Stoffe, die von den Wurzeln aus dem Boden aufgesaugt werden, nach den oberirdischen Teilen, um dort bei der Blatt- und Blütenbildung verbraucht zu werden. Und umgekehrt werden von den oberirdischen Teilen durch den Assimilationsprozeß wieder Stoffe erzeugt, die auch zum Wachstum der Wurzeln dienen, welche ja selbst nicht imstande sind, aus den dem Boden entzogenen Stoffen organische Substanz zu erzeugen. So muß im Pflanzenkörper beständig eine Stoffwanderung in entgegengesetzter Richtung vor sich gehen. Infolgedessen müssen oberirdische und unterirdische Teile sich in ihrem Wachstum in gegenseitiger Abhängigkeit voneinander befinden. Blätter und Blüten können nur in dem Maße erzeugt werden, als das Wurzelwerk imstande ist, die dazu nötigen Stoffe, Wasser und Salze, zu liefern, und umgekehrt.

Viel komplizierter liegen die Beziehungen im tierischen Organismus: Verdauungssäfte werden in den Darmkanal ergossen, wo sie die aufgenommenen Speisen chemisch verändern und resorbierbar machen; die so entstandenen Nahrungsstoffe werden von den Darmwandungen resorbiert und in den Lymph- und Blutstrom übergeführt. Lymphe und Blut zirkulieren in allen Teilen des Körpers, Stoffe aus den Geweben aufnehmend und wieder an sie abgebend. Ihre Zusammensetzung muß sich daher beständig ändern, da die einzelnen Organe: Speicheldrüsen, Leber, Niere, Geschlechtsdrüsen, Muskeln, Gehirn, Knochen, einen sehr verschiedenartigen Stoffwechsel gemäß ihrer verschiedenen Natur haben und hier diese, dort jene Stoffe aufnehmen und abgeben. Die normale Blutbeschaffenheit hängt daher von sehr zahlreichen Organen ab. Störung eines Teiles, wie z. B. der Leber, des Pankreas, der Niere usw., ruft eine andere Blutmischung hervor und beeinflußt dadurch wieder den Stoffwechsel in den verschiedensten anderen Organen.

Durch Einbringung von Arzneimitteln in den Körper, entweder in den Darmkanal oder direkt in das Blut oder in den Lymphstrom, kann man auf dieses oder jenes Organ, auf dieses oder jenes Gewebe, je nachdem es besondere Affinitäten zu den eingeführten chemischen Stoffen besitzt, unmittelbar eine Wirkung ausüben (Chemotherapie). Narkotika rufen Erscheinungen am Nervensystem hervor, Pilocarpin an den verschiedensten Drüsen, Eisen- und Manganverbindungen in den roten Blutkörperchen, Tuberkulin in den Geweben, wo sich Tuberkelbacillen angesammelt haben.

Eine noch ungleich größere Bedeutung für die Wechselbeziehungen der Elementarteile zueinander läßt DARWIN die Säfte in seiner Theorie der Pangenesis spielen. Um die Erscheinungen der Vererbung zu erklären, läßt er von den Zellen sich kleinste organisierte Teilchen (die Keimchen oder Pangene) ablösen und durch die Säfte zu den Geschlechtsdrüsen geführt und in ihnen aufgespeichert werden. Der Keimchentransport ist indessen eine höchst unwahrscheinliche Hypothese. Da zu ihren Gunsten sich nichts Tatsächliches vorbringen läßt, hat eine allgemeine Physiologie mit ihr überhaupt nicht mehr zu rechnen. Näheres darüber findet sich in meinem Buch: „Das Werden der Organismen“ (III. Aufl. 1921) in dem XII. Kapitel, welches über das Problem der Vererbung handelt und auch eine ausführliche Besprechung der Pangenesis von DARWIN und des Keimplasmas von WEISMANN bringt.



## SIEBZEHNTES KAPITEL.

### Über die Ursachen, durch welche Zellverbände in Gewebe und Organe gesondert werden.

Nachdem die vorausgegangenen Kapitel gelehrt haben, daß Pflanzen und Tiere gleichsam Staaten von vielen zu einer höheren Individualität vereinten, artgleichen Zellen sind, gilt es jetzt der Frage näher zu treten: Welche Ursachen bewirken, daß die aus dem Ei durch Teilung entstandenen, zuerst gleichartigen Zellen sich Schritt für Schritt, wie nach einem festgesetzten Plan, in die verschiedenen Gewebe und Organe während der Embryonalentwicklung umwandeln?

Hiermit wird eine der schwierigsten Fragen aufgeworfen, welche das innerste Wesen des Entwicklungsprozesses betreffen und schon vor Jahrhunderten die Naturforscher in zwei sich befehdende Lager, in die Anhänger der Präformation und der Epigenese, gespalten haben. Auch in unseren Tagen sind vielfache und lebhaft erörterte Erörterungen über diesen Gegenstand angestellt worden und haben zu ähnlichen, allerdings durch die Fortschritte der Wissenschaft modifizierten Gegensätzen geführt. Wieder stehen Theorien, die sich mehr in der Gedankenrichtung der älteren Evolutionstheorie bewegen und daher als Neoevolutionismus bezeichnet werden können, solchen gegenüber, welche mehr epigenetische Grundprinzipien enthalten und sie in einer der Neuzeit angepaßten Form durchzuführen versuchen. Als Vertreter der ersten Richtung sind besonders WEISMANN und ROUX zu nennen. Theorien der zweiten Art dagegen sind von SPENCER, NÄGELI, von OSCAR HERTWIG, von DRIESCH und anderen entwickelt worden.

OSCAR HERTWIG hat seine Anschauungen in der ersten Auflage des vorliegenden Buches zusammengefaßt und als

#### die Theorie der Biogenesis

bezeichnet. — Nach der Biogenesistheorie, welche den Inhalt der nächstfolgenden Kapitel bildet, treten die durch ihre Abstammung artgleichen Zellen, welche sich zu einem organischen System höherer Ordnung verbinden, im Laufe des Entwicklungsprozesses in unzählige, verschiedenartige Beziehungen ein, durch welche sie infolge ihrer leicht reizbaren und abänderungsfähigen Natur zu besonderen Aufgaben determiniert und infolgedessen in die einzelnen Gewebe und Organe differenziert werden.

Die Beziehungen, welche sich im Laufe der Entwicklung zwischen den Zellen ausbilden, lassen sich in zwei Gruppen sondern. Die eine Gruppe umfaßt die verschiedenerelei Beziehungen zur Außenwelt mit ihren zahlreichen Kräften. Wir wollen sie mit HERBERT SPENCER

kurzweg als die äußeren Faktoren des organischen Entwicklungsprozesses benennen. Die andere nicht minder wichtige, ja für den tierischen Organismus noch viel bedeutsamere Gruppe wird durch die Beziehungen gebildet, in denen sich eine Zelle zu allen übrigen Zellen des Organismus befindet. Die Nachbarzellen sind in gewissem Sinne ja auch ein Stück Außenwelt für die einzelne Zelle, mit der sie auf den im sechszehnten Kapitel besprochenen vier Wegen in ununterbrochenem Verkehr stehen. Vom Standpunkt der Zelle aus läßt sich die Außenwelt gewissermaßen in zwei Kreise zerlegen, in einen inneren Kreis, welcher ihren Verkehr mit den übrigen Zellen des übergeordneten Organismus oder ihre nähere und engere Außenwelt umfaßt, und in einen äußeren Kreis, der aus ihren Beziehungen zur übrigen Natur oder zu ihrer entfernteren Außenwelt besteht.

Wenn wie unseren Standpunkt dagegen wechseln und vom Organismus höherer Ordnung selbst ausgehen, so fällt der innere Kreis, den wir eben für die Zelle als ihre nähere Außenwelt unterschieden haben, in den Organismus selbst, gewissermaßen mit in seine Innenwelt hinein. Was für die Zelle äußere Ursache, sind für den übergeordneten Organismus innere Ursachen oder in der Terminologie von HERBERT SPENCER: innere Faktoren des organischen Entwicklungsprozesses.

Es ist klar, daß bei den inneren Faktoren dann wieder zwei wichtige Unterscheidungen zu machen sind. Dem außer den Wechselwirkungen der Zellen aufeinander sind als innere Faktoren auch noch die Eigenschaften oder die Anlagen der Zellen selbst zu nennen, jene Eigenschaften, aus welchen manche Forscher den ganzen Entwicklungsprozeß einzig und allein zu erklären versucht haben. Es sind die inneren Faktoren im engsten Sinne: sie sind die einzigen sogar, wenn man sich wieder auf den Standpunkt der Zelle stellt, oder wenn man die Untersuchung mit dem ungeteilten Ei oder dem Anfang der Entwicklung beginnt, wo die Beziehungen der Zellen zueinander oder unsere zweite Kategorie innerer Ursachen im weiteren Sinne ja von selbst wegfallen.

Im folgenden soll an diesen drei Unterscheidungen festgehalten und zunächst von allgemeinen Gesichtspunkten aus, dann an speziellen Fällen, gestützt auf Tatsachen und Experimente, untersucht werden, wie die Zellen durch die äußeren und inneren Faktoren des Entwicklungsprozesses (die letzten in weiterem und engerem Sinne genommen) determiniert und in Gewebe und Organe eines übergeordneten Organismus umgewandelt werden.

**1. Erstes Gesetz. Die Wichtigkeit konstanter Verhältnisse für die Ausbildung besonderer Funktionen und Strukturen an den Zellen.  
(Spezifische Energie.)**

Bei dem Verkehr der Zelle mit ihrer entfernteren und näheren Außenwelt sind zwei Unterscheidungen zu machen. Entweder befindet sich die Zelle in beständig wechselnden, verschiedenartigen oder in konstanten, gleichbleibenden Beziehungen zu ihrer Umgebung. Das Ergebnis muß in beiden Fällen ein verschiedenes sein. Im ersten Falle erhält die Zelle nach keiner Richtung eine besonders differenzierte Organisation, da sie, um unter den wechselnden Bedingungen zu bestehen, bald in dieser, bald in jener Weise mit Gegenwirkungen antworten muß. Das Protoplasma ist der Urtypus einer derartig organisierten, in einem beständigen labilen Gleichgewicht seiner Teile befindlichen, sich zer-

setzenden und wieder erzeugenden, im beständigen Wechsel sich erhaltenden Substanz.

Wenn dagegen die Zelle sich unter gleichbleibenden Bedingungen befindet und von einer Reizursache, die das Leben selbst nicht vernichtet, aber häufig und beständig wiederkehrt, getroffen wird, so ist damit die Möglichkeit zur Ausbildung einer bestimmter ausgeprägten Organisation gegeben, die nur für konstant gewordene Verhältnisse einseitig eingerichtet ist.

Auf den gleichen Reiz antwortet die Zelle durch gleichmäßig sich wiederholende Reizwirkungen. Sie ist daher immer in einer bestimmten Richtung tätig oder in Funktion. Von den zahlreichen Funktionen, in die sich die Lebenstätigkeit einer Zelle zerlegen läßt, wird jetzt eine, welche die Reaktion gegen die beständig wirkende äußere Ursache darstellt, vorzugsweise geübt und ausgebildet. So hat jetzt die Zelle durch ihre besondere Art, sich mit der Außenwelt in Verkehr zu setzen, eine Hauptfunktion erhalten, welche für sie ein Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Zellen geworden ist, die sich unter anderen Verhältnissen befinden und daher anders reagieren.

Nun kann keine Zelle tätig oder in Funktion sein, ohne hierbei irgendwelche Veränderungen in ihrer stofflichen Zusammensetzung zu erfahren, die, wie wir früher gesehen haben, eine außerordentlich komplizierte ist, so daß zahlreiche chemische Prozesse gleichzeitig nebeneinander im Laboratorium der Zelle ablaufen können. Die Veränderungen in ihr müssen in einer bestimmten Richtung erfolgen, wenn die Funktion der Zelle eine bestimmte ist; und sie werden vom Beobachter erkannt werden müssen, wenn die bei den chemischen Prozessen gebildeten spezifischen Produkte sich in dem Protoplasmakörper mit unseren mikroskopischen Hilfsmitteln sichtbar machen lassen. In diesem Falle findet die in einseitiger Richtung vor sich gehende Funktion der Zelle einen wahrnehmbaren Ausdruck auch in der besonderen Art ihrer Organisation, oder, wie man gewöhnlich sagt, in einer Struktur, welche für die bestimmte Art ihrer Funktion charakteristisch ist. So findet die Ausbildung des Vermögens der Zelle, sich in einer stets gleichen Richtung energisch zusammenzuziehen, ihren sichtbaren Ausdruck in der eigentümlichen Struktur der kontraktilen Muskelsubstanz, oder ihr Vermögen, Reize fortzuleiten, in der Differenzierung der Nervenfibrillen, oder ihre Reaktion gegen schädigende Reize der Außenwelt in der Absonderung einer Hüllschicht, die aus einer chemisch weniger leicht veränderlichen Substanz besteht.

Wenn zuweilen eine Zelle in ausgeprägter Weise funktioniert, ohne in ihrer Organisation besondere Eigentümlichkeiten aufzuweisen, so ist hieraus weniger zu schließen, daß solche fehlen, als daß sie außerhalb der Grenze unseres Wahrnehmungsvermögens liegen. Funktion und Struktur sind ebenso wie Kraft und Stoff, Seele und Leib, zwei zusammengehörige und sich ergänzende Begriffe. Der eine kann ohne den anderen nicht gedacht werden. Denn eine bestimmte Funktion setzt allemal auch eine bestimmte Struktur oder eine entsprechend organisierte materielle Grundlage voraus, so wie eine bestimmte Struktur auch nur in einer ihr gemäßen Weise funktionieren kann. Somit müssen sich zwischen ursprünglich gleichartigen Zellen eines Verbandes

gleichzeitig mit den funktionellen auch strukturelle (resp. stoffliche) Verschiedenheiten ausbilden.

Dieses Verhältnis verdient besonders betont zu werden, da vielfach unklare und unrichtige Auffassungen hierüber geäußert werden. Denn es ist ebenso falsch, zu sagen, wie man zuweilen liest, daß die Funktion eine bestimmte Struktur erzeuge oder die Ursache einer solchen sei, wie es falsch ist, daß erst die Struktur sich bilde und dann die Funktion nachfolge<sup>1)</sup>. Daher ist wegen der ihm anhaftenden Unklarheit auch der Ausdruck „Prinzip der funktionellen Selbstgestaltung des Zweckmäßigen“ zu verwerfen. Denn da nichts aus sich selbst entstehen kann, so ist einerseits der Begriff Selbstgestaltung ein irreleitender; andererseits aber ist aus dem oben angegebenen Grunde ebenso wenig möglich, von einer Selbstgestaltung durch Funktion zu reden; vielmehr ist das Verhältnis so, daß eine bestimmte Struktur mit einer ihr gemäßen Funktion an einer reizbaren Substanz entsteht, wenn bestimmte, gleichbleibende Ursachen in häufiger Wiederkehr auf sie einwirken. (Von erblichen Ursachen, die erst später ausführlicher erörtert werden, sehen wir an dieser Stelle noch ab.)

Überflüssig ist daher auch die jetzt so häufig beliebte Verkoppelung der Worte „Funktion und Struktur“ in den Ausdrücken „funktionelle Struktur“ und „funktionelle Gestalt“. Denn will man damit nur ausdrücken, daß die Besonderheit einer Struktur oder Gestalt sich auch in ihrer Funktion und umgekehrt ausspricht, so sagt man, im Grunde genommen, etwas Selbstverständliches; einen Fehler aber würde man begehen, wenn etwa mit dem Ausdruck angedeutet werden sollte, daß es Strukturen von zweifacher Art gebe, Strukturen und Gestalten „mit“ und „ohne Funktion“, was nicht der Fall ist. Denn die Funktion jedes Dinges hängt mit seiner Struktur und Gestalt untrennbar zusammen. Man kann in der Mechanik keinen Keil als eine Kugel und keine Kugel als einen Keil verwenden; wenn daher ein Stück Holz als Keil oder als Kugel dienen soll, so muß man ihm selbstverständlicher-

1) Das sechzehnte Kapitel seiner Prinzipien der Biologie beginnt HERBERT SPENCER mit der Frage: „Ist die Struktur die Ursache der Funktion oder die Funktion die Ursache der Struktur? — Das ist eine Frage, über welche viel hin und hergestritten worden ist.“ SPENCER „hält es nicht für leicht, die Frage zu beantworten, da wir gewöhnlich beide (Struktur und Funktion) so innig miteinander verbunden finden, daß keines ohne das andere möglich zu sein scheint; und allgemein scheinen sie auch gleichzeitig zuzunehmen und abzunehmen.“

Nach meiner Meinung ist die aufgeworfene Frage einfach dahin zu beantworten, daß weder die eine noch die andere der beiden gestellten Alternativen das Richtige trifft. Dem weder ist die Struktur die Ursache der Funktion, noch die Funktion die Ursache der Struktur. Vielmehr sind Struktur und Funktion zusammengehörig und sich ergänzende Begriffe, wie Stoff und Kraft, von denen auch der eine ohne den andern nicht gedacht und der eine nicht die Ursache des andern sein kann. Wie jeder Veränderung des Stoffes notwendigerweise stets auch eine Veränderung seiner Kraft entspricht, so muß jeder Veränderung in einer Struktur auch eine Veränderung in der Funktion parallel gehen. Wie eine gegebene Stoffeinheit mit ihrer Kraft, so kann sich eine bestimmte Struktur mit der ihr entsprechenden Funktion nur durch Einwirkung von außen, durch äußere Ursachen verändern. Ganz richtig bemerkt auch H. SPENCER an anderer Stelle (p. 182), „es müsse notwendig ein vollständiger Parallelismus zwischen der Entwicklung der Struktur und der Entwicklung der Funktion bestehen. Wenn die Struktur von dem Einfachen und Allgemeinen zum Komplizierten und Besonderen fortschreitet, so müsse für die Funktion dasselbe gelten.“ Dieselben Einwürfe sind zu erheben, wenn JUL. WOLFF „die Funktion als das einzig und allein formbildende Element“ bezeichnet.

weise die der beabsichtigten Gebrauchsweise zweckentsprechende Form vorher geben.

In diesen Bemerkungen liegt kein Widerspruch zu der Tatsache, daß eine Struktur nicht zu funktionieren braucht oder überhaupt der Möglichkeit zu funktionieren vorübergehend oder dauernd beraubt sein kann, z. B. wenn ein Muskel oder Nerv ruht, oder wenn er durch Zerstörung seines Zusammenhangs mit den zu ihm gehörigen Teilen außer Funktion gesetzt ist. Denn auch in diesem Falle behält der Muskel oder Nerv, solange seine Struktur noch bestehen bleibt, eine für Kontraktion und für Reizleitung eingerichtete und keine andere Struktur. Erst in dem Maße, als sie durch Inaktivitätsatrophie zugrunde geht, hört auch die Möglichkeit auf, als Muskel- und Nervenfasern zu funktionieren.

Bei der Erörterung des Verhältnisses, in welchem Struktur und Funktion zueinander stehen, ist wohl der geeignetste Ort, auch auf den in der Physiologie häufiger gebrauchten Ausdruck der spezifischen Energie näher einzugehen. Bekanntlich hat ihn zuerst JOHANNES MÜLLER für das Verhalten der Sinnesnerven eingeführt und damit die eigentümliche Art bezeichnet, wie ein Sinnesnerv reagiert, wenn er in verschiedener Weise gereizt wird.

Ein Sehnerv antwortet immer nur mit Lichtempfindung, mag die Netzhaut in normaler Weise von Lichtstrahlen getroffen oder mag der Stumpf des Sehnerven nach Entfernung des Augapfels auf elektrischem, chemischem oder mechanischem Wege direkt gereizt werden. Der Hörnerv vermittelt nur Gehörsempfindungen, auch dann, wenn er durch entzündliche Prozesse im Labyrinth in Mitleidenschaft gezogen wird.

Es läßt sich dieses Verhalten der Sinnesnerven daraus erklären, daß sie zwischen eigenartig konstruierte, periphere und zentrale Endapparate, zwischen das Sinnesorgan und das im nervösen Zentralorgan gelegene „Erfolgsorgan“ eingeschaltet sind. Da das mit der Netzhaut verknüpfte Zentralorgan immer nur Lichtreize zugeführt erhält und auf sie mit einer Gegenwirkung antwortet, die von uns als Licht empfunden wird, hat es auch eine spezifische Organisation in der oben angeführten Weise gewonnen; auf Grund derselben muß auch bei Erregung der Sehnervenfasern durch anders geartete Reize wieder die Empfindung von Licht wachgerufen werden, wie die Muskelfaser auf jeden Reiz vermöge ihrer Struktur nur mit einer Zusammenziehung und nicht anders antworten kann. Spezifische Energie ist daher ebenfalls ein Anzeichen für spezifische Organisation auch von solchen Teilen, an denen wir sie zu erkennen nicht in der Lage sind.

Einem gleichen Ideengang folgend, hat SACHS dem Ausdruck „spezifische Energie“ in der Pflanzenphysiologie eine allgemeinere Fassung gegeben, indem er reizbare Pflanzenorgane mit spezifischen Energien, wie die Sinnesorgane der Tiere, ausgestattet sein läßt. SACHS versteht darunter „im Grunde nichts anderes als den durch die Struktur der Organe vermittelten Verkehr derselben mit der Außenwelt“.

Der Ausdruck „spezifische Energie“ besagt daher so viel als besondere Funktion auf Grund besonderer Struktur. In diesem Sinne sind alle Organe und Gewebe vermöge der ihnen eigentümlichen Organisation und Struktur mit ihren besonderen, nur ihnen eigenen Energien ausgestattet, mit welchen sie im Organismus wirken und durch welche sie mit der Außenwelt in Verkehr treten.

**2. Zweites Gesetz. Die Wichtigkeit der Wechselwirkung mit anderen Zellen für die Ausbildung besonderer Funktion und Struktur in einer Zelle. (Gesetz der physiologischen Arbeitsteilung.)**

Unser oben aufgestelltes erstes Gesetz, daß eine Zelle, um eine besondere Funktion (spezifische Energie) und Struktur zu erwerben, unter konstante und gleichbleibende Beziehungen zu ihrer Umgebung geraten und gleichförmigen, sich häufig wiederholenden Einwirkungen ausgesetzt sein muß, bedarf noch eines wichtigen Zusatzes. Es läßt sich nämlich zeigen, daß äußere Einwirkungen in einem Verband von Zellen viel intensivere und verschiedenartigere Veränderungen hervorrufen, als wenn sie nur eine vereinzelt, für sich lebende Zelle treffen. Denn diese kann sich nicht in dem Maße, wie es in einem Zellenverband möglich ist, in einer Richtung einseitig entwickeln: muß sie doch gleichzeitig zahlreiche verschiedene Funktionen, soweit sie für die Erhaltung ihres Lebens notwendig sind, auszuüben in stande sein: sie muß sich demnach die hierfür eingerichtete, gewissermaßen labile Organisation bewahren. Die Beziehungen, in welche sie überhaupt zur Außenwelt treten kann, sind hierdurch eingeschränkt. Denn sie kann nur solche Veränderungen eingehen und nur solche Strukturen ausbilden, welche mit dem Bestand ihrer übrigen Funktionen und ihrer damit zusammenhängenden Organisation verträglich sind.

Um ein Beispiel anzuführen, so darf eine einzelne Pflanzenzelle ihren Chlorophyllapparat nicht verlieren, da ohne seinen Besitz pflanzliches Protoplasma nicht die zum Leben, zum Wachsen und zur Fortpflanzung nötigen Stoffe bilden kann: sie muß daher unter Einflüssen der Außenwelt, die zur Rückbildung des Chlorophyllapparates führen, zugrunde gehen. In vielzelligen Pflanzen dagegen sehen wir die Zellen im Inneren der Zweige und in den Wurzeln das Chlorophyll ohne Schaden verlieren.

Oder nehmen wir Beispiele vom tierischen Gebiet. Eine einzellebende Zelle wird niemals wie eine Oberhautzelle ihren ganzen Körper in Hornsubstanz oder wie eine Muskelfaser in kontraktile Substanz umwandeln können, weil solche einseitige Ausbildung ohne Verkümmern ihrer übrigen Funktionen und ohne Schädigung ihrer zum Leben erforderlichen Gesamtorganisation nicht möglich ist. Sie muß sich daher bei allen Gegenwirkungen gegen die Einflüsse der Außenwelt und bei allen Veränderungen, die sie erfährt, doch stets in einem Gleichgewicht aller dem Leben dienenden Funktionen erhalten. Hierin liegt der einfache Grund, warum sich bei isoliert lebenden Zellen niemals eine Funktion zur Hauptfunktion in der extremen Weise entwickeln kann, wie es bei Pflanzen und Tieren in vielen Geweben (Muskel-, Nerven-, Drüsenzellen usw.) geschieht. Daher sind im Reiche der Einzeligen auch charakteristische Strukturen, die spezifischen Zwecken dienen, wie Muskelfibrillen, Nervenfasern, Stützsubstanzen, höchstens in schwachen Anfängen vorhanden.

Wodurch gewinnt nun aber die einzelne Zelle durch den Verband mit anderen die Möglichkeit zu so weitgehenden Metamorphosen, die sonst überhaupt nicht eintreten können?

Die Beantwortung dieser Frage führt uns auf das

## „Gesetz der physiologischen Arbeitsteilung“.

Das zum Verständnis der organischen Entwicklung außerordentlich wichtige Gesetz ist von MILNE EDWARDS aufgestellt, von BRONN und ERNST HAECKEL weiter durchgeführt, namentlich aber von HERBERT SPENCER in philosophisch-kritischer Weise am ausführlichsten bearbeitet worden.

MILNE EDWARDS hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß bei der Entwicklung der Organismen, bei der Sonderung des Körpers in Organe und Gewebe sich analoge Prozesse vollziehen wie bei der Entwicklung der menschlichen Gesellschaft, in welcher mit zunehmender Kultur die soziale Arbeitsleistung eine immer größere und vollkommene, zugleich aber auch die mannigfaltige Arbeit in sehr verschiedener Weise auf die einzelnen Individuen verteilt wird. Daher der Name „Arbeitsteilung“, welcher von der menschlichen Gesellschaft auf die analogen Erscheinungen im Organismenreich übertragen worden ist.

Am ausführlichsten hat OSCAR HERTWIG dieses Verhältnis und viele andere Beziehungen, die sich zwischen der Entwicklung der Lebewesen und der Staatenentwicklung nachweisen lassen, in seiner neuesten Schrift „Der Staat als Organismus, Gedanken zur Entwicklung der Menschheit“ (Jena 1921) von allgemeinen philosophischen Gesichtspunkten aus besprochen.

## a Die Arbeitsteilung in der menschlichen Gesellschaft als Vergleichsobjekt.

Da die Arbeitsteilung in der menschlichen Gesellschaft zur Erläuterung des Prozesses, mit dem wir es hier zu tun haben, besonders geeignet ist, sei ihr Wesen zuerst kurz auseinandergesetzt.

Als isoliertes Wesen nach Art eines Robinson muß der Mensch in seinem Verkehr mit der Natur durch Ausübung der verschiedensten Tätigkeiten für alle Bedürfnisse des Lebens selbst sorgen, muß sich aus eigener Kraft in dieser oder jener Weise Nahrung, Kleidung und Schutz verschaffen. Er gleicht einer einzeln lebenden Zelle, die auch, um erhaltungsfähig zu bleiben, stets nach vielen Richtungen funktionieren muß.

Aus diesem niederen, tierähnlichen Zustand hat sich der Mensch zu höheren Stufen der Kultur erst als Glied einer menschlichen Gemeinschaft erheben können. Durch den Verband mit anderen wachsen ihm gewissermaßen neue Fähigkeiten zu, werden seine Anlagen zu viel größerer Vollkommenheit in überraschender Weise entwickelt. Denn besser, als es der einzelne vermag, kann eine soziale Gemeinschaft die Natur zu ihrem Vorteil ausnutzen. Auf Grund der in ihr sich ausbildenden Gegenseitigkeit wird jetzt der einzelne in die Lage versetzt, seine Arbeitskraft in einer bestimmten Richtung, wie es zuvor nicht möglich war, zu konzentrieren, und durch die häufige Ausübung derselben Tätigkeit eine größere Fertigkeit in ihr zu erlangen; er kann so ohne größere Mühe in einer Richtung mehr und vollkommene Arbeit leisten, von dem für ihn daraus erwachsenden Überschuß an andere abgeben und von ihnen dafür Gegenwerte in anderer, von ihm selbst nicht verrichteter Arbeit entgegennehmen.

Je mehr die Arbeitsteilung in verschiedenen Richtungen Platz greift, und je mehr sich ein innigeres, auf sie basiertes Gegenseitigkeitsverhältnis der einzelnen untereinander entwickelt, um so mehr wird die Lebens-

haltung innerhalb der ganzen Gemeinschaft auf eine höhere Stufe gehoben; ein um so höherer Grad von Kultur wird erreicht.

Zur Entwicklung einer Arbeitsteilung in größerem Umfang ist indessen noch erforderlich, daß die menschliche Gemeinschaft nach dem von uns oben aufgestellten ersten Gesetz (S. 540) zu der umgebenden Natur in festere und gleichbleibende Beziehungen tritt. Denn erst in dieser Weise kann die Außenwelt auf die einzelnen Glieder der Gemeinschaft die verschiedenen, differenzierenden Wirkungen ausüben, wie dies schon früher für die Zelle nachgewiesen wurde.

Bei einem Nomaden- und Jägervolk, das seinen Wohnsitz häufig ändert und sich dadurch in immer wechselnden Beziehungen zur umgebenden Natur befindet, ist keine Gelegenheit zu einer tiefer greifenden Arbeitsteilung gegeben. Eine solche bildet sich dagegen Schritt für Schritt aus, sowie ein Volksstamm sesshaft geworden ist und anfängt, die verschiedenartigen Gelegenheiten, welche ihm die umgebende Natur mit ihren reichen Schätzen darbietet, zum Nahrungserwerb und zur Lebenserhaltung auszunutzen. Je nach dem Orte seiner Ansiedlung beginnt der eine den Boden zu kultivieren, um von ihm mehr Früchte zu beziehen, der andere treibt Tierzucht, ein Dritter, am Fluß- oder Seefufer angesiedelt, übt Fischfang, ein Vierter die Jagd. Bald tritt der Stand der Händler hinzu, um die Früchte der Kulturarbeit zwischen den einzelnen, über ein größeres Landgebiet zerstreuten Genossen eines Stammes auszutauschen. Mit der Entwicklung des Handels bilden sich allmählich auch Handelsplätze und Märkte, Handelswege und Mittel des Transportes aus. Der Kahn des Fischers wird zum Schiff, das den Handel auch auf größere Entfernungen vermittelt und fremdartige, durch Umtausch erworbene Produkte von weither dem Markte zuführt.

Durch Anpassung an die verschiedenen Erwerbsgelegenheiten, die ein Land darbietet, hat sich die menschliche Gesellschaft schon auf frühen Stufen der Kultur in Ackerbauer, Viehzüchter, in Fischer, Händler, Seefahrer usw., in Land- und Stadtbewohner gegliedert. Mit der Teilung der Arbeit ist die größere Ausnutzung der Schätze der umgebenden Natur ermöglicht, durch den Austausch der Arbeitsprodukte ein Glied der Gesellschaft vom anderen abhängig, zugleich aber auch die Lebenshaltung, die Art, sich zu ernähren, sich zu kleiden und zu wohnen, auf eine höhere Stufe gehoben worden. Ferner hat sich anstelle der Gleichartigkeit einer Nomadenbevölkerung eine verschiedenartige Struktur in der Gesellschaft ausgebildet, indem der Ackerbauer, der Viehzüchter, Jäger, Fischer, Händler, Seefahrer usw. sich durch ihre besonderen Lebensgewohnheiten, Fertigkeiten und Charaktereigentümlichkeiten unterscheiden.

In manchen Fällen scheint der Prozeß, der aus einer Vielheit gleichartiger Teile Ungleichartiges schafft, wenn er einmal eingeleitet ist, unaufhaltsam fortzuschreiten und zu immer neuen Komplikationen zu führen. Wie jeder weiß, hat im Laufe der Kulturentwicklung die Arbeitsteilung und die mit ihr verbundene Differenzierung der menschlichen Gesellschaft in den Kulturstaaten eine ganz wunderbare Ausdehnung und Höhe, wenn auch noch lange nicht ihren Abschluß erreicht. Immer neue Schätze lernt der Mensch der Natur abgewinnen, und jede derartige neue Beziehung, die zur Außenwelt geknüpft wird, ist ein Mittel zu neuer Arbeitsteilung und Differenzierung und zu weiteren Kulturfortschritten.



Wenn in einer Gegend ein ergiebiges Kohlenlager oder Eisenerze oder Gänge von edlen Metallen entdeckt werden, so beginnen ausgedehnte Schichten der Bevölkerung, wie in Schlesien und Westfalen, sich dem Bergbau, der Eisengewinnung und Maschinenfabrikation zuzuwenden. Jährlich rufen neue Entdeckungen auf dem Felde der Naturwissenschaften bald jene Industrie mit neuen besonderen Arbeitsweisen, chemische, elektrotechnische Fabriken usw. ins Leben.

### b) Die Arbeitsteilung im Zellenstaat.

Wir sind jetzt in der Lage, die Frage, die wir am Eingang dieser Betrachtung aufwarfen, zu beantworten: Warum die einzelne Zelle erst durch den Verband mit anderen die Möglichkeit zu Metamorphosen gewinnt, die an ihr nicht oder wenigstens nicht in gleichem Maße eintreten können, solange sie ein isoliertes Lebewesen bleibt. Die Erklärung bietet uns auch hier das Gesetz der Arbeitsteilung, welches in einer Gemeinschaft von Zellen sich in ähnlicher Weise geltend macht wie in einer menschlichen Gemeinschaft und ähnliche Erscheinungen wie in dieser hervorruft.

Auch die Zellen treten gewissermaßen in einen Tauschverkehr miteinander: sie können in einseitiger Weise besondere Verrichtungen ausführen, aus denen auch die anderen Teile der Gemeinschaft Nutzen ziehen, wofür sie wieder durch Leistungen der übrigen Zellen in dieser und jener Weise gleichsam entschädigt werden. Denn vermittelt der anatomisch-physiologischen Grundlagen, die im sechzehnten Kapitel erörtert wurden, übt jede Zelle in der Gemeinschaft auf die anderen bald stärker, bald schwächer, bald in dieser, bald in jener Weise, je nach Lage und Entfernung, Wirkungen aus.

Als Teile einer höheren Lebenseinheit können sich die Zellen in ihren Funktionen ergänzen, indem die eine Zelle eine Funktion mit übernimmt, welche bei einer anderen verkümmert ist. Infolge dieser Wechselbeziehungen können sich jetzt auch differenzierende Wirkungen der Umgebung an einzelnen Zellen und Zellengruppen geltend machen, die nicht möglich wären, wenn die Zelle zur Erhaltung ihres Lebens in der vielseitigen Weise wie ein isoliertes Lebewesen funktionieren müßte. Auch die Zelle wird erst als Glied einer Gemeinschaft in die Lage versetzt, unter den Einflüssen der Außenwelt sich in einer Hauptrichtung einseitig zu entwickeln, eine Hauptfunktion oft bis zum Extrem nebst einer ihr entsprechenden, spezifischen Struktur auszubilden, unter teilweiser Verkümmern anderer zum Leben erforderlicher Funktionen, für deren Anfall dann Ersatz durch andere Zellen geschaffen wird.

Für diese wichtige Wahrheit bietet uns die Pflanzenzelle mit ihrem Chlorophyllapparat ein sehr lehrreiches und leicht verständliches Beispiel, das schon oben (S. 544) kurz erwähnt wurde und jetzt noch weiter ausgeführt werden soll. Für die Ernährung einer Pflanze ist es unbedingt notwendig, daß sie Chlorophyll besitzt, und zwar in einer Lage, in welcher es vom Licht getroffen werden kann. Denn nur unter diesen Bedingungen kann die Pflanzenzelle die Kohlensäure der Luft zersetzen und zum Aufbau von Kohlenhydraten verwenden. Eine einzellige Pflanze darf daher, wenn wir von einigen Gruppen mit eigenartigem Stoffwechsel absehen, ihren Chlorophyllapparat nicht verlieren und kann nur unter Bedingungen existieren, unter denen er funktionieren kann, wozu der

Einfluß des Lichtes genört. In einer Zellengemeinschaft dagegen kann ein Teil der Zellen ohne Schaden das Chlorophyll entbehren, wenn nur ein anderer Teil es behält und für die Ernährung des ersten durch fertig gebildete Kohlenhydrate sorgt. Die von Chlorophyll frei gewordenen Zellen können daher auch unter Bedingungen leben, wo das Licht fehlt, und wo die einzelne Pflanzenzelle absterben muß. Bei den meisten höheren Pflanzen ist denn auch als Folge äußerer Einwirkungen eine Sonderung in chlorophyllhaltige und chlorophyllfreie Zellen erfolgt, indem ein Teil von ihnen in Lagen gekommen ist, wo er nicht mehr vom Sonnenlicht getroffen werden kann.

Auf diese Weise lassen sich als das Resultat einer durch äußere Einwirkungen hervorgerufenen Arbeitsteilung zwei tief eingreifende und wichtige Sonderungsprozesse verstehen, die bei den meisten Pflanzen während ihrer Entwicklung eintreten. Der eine Prozeß ist die Sonderung in oberirdische, grüne und in unterirdische, chlorophyllfreie Organe. Wurzeln haben in den Erdboden eindringen und unter Verlust des Chlorophylls im Dunkeln existieren können, weil sie mit den Nahrungsstoffen, die sie selbst zu bilden außerstande sind, von den oberirdischen, grünen Zellen versorgt werden. Aber auch diese werden wegen ihrer räumlichen Trennung vom Boden, um gedeihen zu können, wieder in anderer Beziehung auf die Wurzelzellen angewiesen, von welchen sie Wasser und Salze zugeführt erhalten.

Der zweite Gegensatz hat sich an oberirdischen Pflanzenorganen, überall da, wo sie eine beträchtlichere Dicke erreichen, aus gleichen Ursachen wie oben ausgebildet. Nur an der Oberfläche sind die Zellen, soweit als der Lichtstrahl mit einer gewissen Stärke noch in die Tiefe wirken kann, grün geblieben, im Inneren des Stammes und dickerer Äste dagegen haben sie wieder ihr Chlorophyll verloren und müssen daher von den ersteren miternährt werden. Selbst an den Blättern, welche doch dem Assimilationsprozeß in allererster Linie dienen, tritt der durch das Licht direkt veranlaßte histologische Gegensatz zwischen Äußerem und Innerem auf, wenn sie eine erheblichere Dicke erreichen, wie bei den Sedumarten. Nur bis zu einer gewissen Tiefe sind die Zellen des Blattes grün, werden dann immer chlorophyllärmer und schließlich wie in den Wurzeln ganz farblos, da in das Innere des Blattes das Licht nur sehr stark abgeschwächt eindringt.

Noch in vielen anderen Beziehungen gestattet der Prozeß der Arbeitsteilung und der mit ihr zusammenhängenden Differenzierung, Parallelen zwischen der Organisation der menschlichen Gesellschaft und der Zellengemeinschaften zu ziehen. Wie in den am meisten vorgeschrittenen Kulturstaaten die Arbeitsteilung schließlich eine unendlich mannigfaltige und kaum noch zu überschende geworden ist und trotzdem noch weiterer Komplikationen fähig ist, so hat sie auch im Körper der höheren Tiere eine ganz erstaunliche Verschiedenartigkeit von Funktionen hervorgerufen.

Manche Zellen sind besonders reizempfindlich geworden, entweder gegen Licht, oder gegen Schall, oder gegen mechanische Berührung, oder gegen Wärme, oder gegen chemische Stoffe in gasförmigem und in flüssigem Zustande. Andere zeichnen sich durch das Vermögen aus, ihre Form durch Zusammenziehung zu verändern. Wieder andere scheiden Verdauungssäfte entweder dieser oder jener Art ab, Säfte zur Verdauung von Kohlenhydraten, von Eiweißkörpern oder von Fett; andere

dienen zum Schutz, andere zur Stütze, wieder andere zum Transport der Nahrungssäfte, andere zur Fortpflanzung usw.

Ferner haben die einzelnen Zellen und Zellengruppen nach unserem oben (S. 544) aufgestellten Prinzip, entsprechend der Sonderung ihrer Funktionen, auch entsprechende Strukturen erhalten, durch welche sie die besondere Arbeit verrichten, und welche wir daher als ihre besonderen Arbeitsmittel bezeichnen können. Die Arbeitsteilung hat somit zur Differenzierung in verschiedene Arten von Sinnes- und Nervenzellen, in Muskelzellen, in Drüsenzellen, welche wieder Speichel-, Schleim-, Leber-, Pankreas-, Talg-, Milch-, Nierenzellen usw. sein können, in Zellen der zahlreichen Stützsubstanzen (Gallerte, Knorpel, Knochen), in Gefäßzellen, Fortpflanzungszellen usw. geführt. Meist liegen gleichfunktionierende Zellen im Körper in Gruppen beisammen, wie Menschen gleicher Arbeitsrichtung zu Ständen und Berufsgenossenschaften verbunden sind. Wir bezeichnen dann solche als ein Gewebe (*Partes similaires*). In diesem Sinne sprechen wir von einem Muskel-, Nerven-, Binde-, Epithelgewebe usw.

Auch der Mensch bildet sich gleich der Zelle bei dem Prozeß der Arbeitsteilung seine besonderen Arbeitsmittel und Werkzeuge, freilich zum Teil in einer prinzipiell anderen Weise. Während die Zelle in und aus ihrer eigenen Leibessubstanz sich für besondere Arbeitszwecke geeignete Strukturen schafft, Muskel- und Nervenfibrillen, Bindegewebsfasern und die chemisch verschiedenen Arten der Stützsubstanzen usw., erwirbt zwar auch der Mensch sich besondere, für seine Arbeitsleistung erforderliche Fertigkeiten; die eigentlichen Arbeitsmaschinen und Werkzeuge aber lernt er der äußeren Natur abgewinnen, indem er sie sich aus Eisen und Glas und anderen unorganischen Stoffen oder aus Holz und anderen Mitteln, welche ihm auch die organische Natur liefert, künstlich herstellt. Telegraphen- und Telephondrähte werden zu den Nerven des gesellschaftlichen Organismus, welche alle Teile desselben auf weiteste Entfernungen hin in unmittelbaren und raschen Zusammenhang bringen. Den Saftbahnen der Pflanzen und den Blutgefäßen der Tiere entsprechend, bildet er sich seine besonderen Transportwege für den Nahrungs- und Güteraustausch aus, schiffbare Kanäle, Fahrwege, Dampf- und elektrische Bahnen. Zahllos sind die Maschinen, Werkzeuge und Instrumente, welche zur Ausführung besonderer Funktionen der Gesellschaft dienen, zur fabrikmäßigen Erzeugung unzähliger Gebrauchsartikel, als Waffen zum Schutze, als Hilfsmittel systematischer wissenschaftlicher Durchforschung der Natur.

**3. Drittes Gesetz.** Entsprechend dem Grad ihrer Differenzierung wird die einzelne Zelle zu einem unselbständigen und abhängigen Teil einer übergeordneten Lebenseinheit. (**Gesetz der physiologischen Integration.**)

Bei der Besprechung des Gesetzes der physiologischen Arbeitsteilung haben wir zum Schluß noch auf ein sehr wichtiges Verhältnis einzugehen, welches HERBERT SPENCER als die physiologische Integration bezeichnet. In demselben Maße nämlich, als in einer Lebensgemeinschaft ein Teil eine besondere Leistung übernimmt und dementsprechend differenziert wird, tritt er in immer größere Abhängigkeit zu den anderen Teilen und zum Ganzen; er wird diesem subordiniert oder integriert; d. h. er wird als zugehöriger Teil in ein höheres Ganzes, in einen Orga-

nismus höherer Ordnung eingefügt und verliert dadurch in demselben Maße seine Selbständigkeit und unabhängige Existenzfähigkeit.

Der Prozeß der Arbeitsteilung, der zur Sonderung der Funktionen führt, findet so seine naturgemäße und notwendige Ergänzung in dem entgegengesetzten und ebenso wichtigen Prozeß der Integration, durch welche wieder die differenzierten und gesonderten Teile zu einer untrennbaren höheren und vollkommeneren Lebensseinheit zusammengefaßt werden. (Kurz berührt wurde dieser Gesichtspunkt schon im XIV. Kapitel S. 502 bei Besprechung der Zellentheorie und der Zurückweisung der „Bausteinthorie“.)

Auch in dieser Beziehung bietet sich uns eine lehrreiche Parallele zwischen den Erscheinungen der menschlichen Gesellschaft und eines Zellenstaates dar. In wie hohem Maße ist jeder einzelne von uns in seiner Lebenshaltung von dem Mitwirken unzähliger Personen und von der gedeihlichen Entwicklung des ganzen Staatengebildes abhängig, in seiner Ernährung, seiner persönlichen Sicherheit, in seiner Ausbildung, seiner Berufstätigkeit? Wie werden ihm Störungen, die irgendwo im sozialen Organismus eintreten, eine Handelskrise, eine Arbeitseinstellung, eine größere Verkehrshemmung, soziale und politische Streitfälle, in irgendeiner Beziehung fühlbar? „Während auf der frühesten Stufe gesellschaftlicher Entwicklung“, bemerkt HERBERT SPENCER, „sich jede kleine Gruppe der Bevölkerung, ja oft jede einzelne Familie ihre eigenen Lebensbedürfnisse verschaffte, existiert jetzt für jedes Lebensbedürfnis und für jeden Luxusgegenstand ein verwickelter Apparat von Groß- und Kleinhändlern, welcher durch seine verzweigten Kanäle die Gegenstände in den Bereich aller bringt. Während jeder einzelne Bürger ein Geschäft treibt, welches keineswegs unmittelbar auf die Befriedigung seiner persönlichen Bedürfnisse abzielt, werden doch diese persönlichen Bedürfnisse befriedigt durch eine allgemeine Tätigkeit, welche von allen Seiten her die erforderlichen Dinge für ihn und seine Mitglieder herbeischafft, — eine Tätigkeit, welche ihre eigentümlichen Obliegenheiten nicht auch nur für wenige Tage außer acht lassen könnte, ohne sich selbst und die Tätigkeit der meisten anderen Menschen in Frage zu stellen.“

So ist bei genauerer Prüfung im Kulturstaat der einzelne trotz seiner scheinbaren Freiheit und eines eingebildeten Gefühls der Unabhängigkeit in Wirklichkeit zu einem sehr abhängigen Glied eines übergeordneten, sozialen Organismus geworden.

In derselben Weise bildet sich im Zellenstaat, dem Grad der physiologischen Arbeitsteilung entsprechend, ein geringerer oder höherer Grad von Integration aus. Bei niederen Pflanzen und Tieren, z. B. bei Moosen und Hydroidpolypen, bei welchen die Zellen in geringerem Maße in Gewebe und Organe gesondert sind, ist die Abhängigkeit der einzelnen Teile eine entsprechend geringere. Es können daher diese Organismen in Stücke zerlegt werden, von denen jedes auch selbständig weiterleben und aus sich das Ganze zu regenerieren vermag.

Je mehr aber, wie bei den höheren Tieren, eine unendlich komplizierte Arbeitsteilung, eine Sonderung in viele, sich gegenseitig ergänzende und bedingende Gewebe und Organe eingetreten ist, um so mehr wird jeder Teil dem ganzen untergeordnet und verliert die Möglichkeit, sich selbst zu erhalten, sowie er vom Ganzen abgetrennt wird. In diesem Fall ist die Selbständigkeit der Zellen als Elementarorganismen

so aufgehoben, daß sie nur noch als untergeordnete und in Abhängigkeit vom Ganzen funktionierende Teile erscheinen. In ihrer Determination sind sie zu einseitig wirkenden Werkzeugen geworden, die dem höheren Organismus nur in einer durch ihre Struktur bestimmten Weise dienen und auf äußere und innere Reize jedesmal nur mit ihrer spezifischen Energie antworten. Eine Knochen- und Knorpelzelle kann nur als Stütze dem Ganzen dienen; eine Drüsenzelle reagiert auf die verschiedensten Reize, die sie treffen, durch Absonderung eines Sekretes, welches durch ihre besondere stoffliche Organisation bestimmt wird, ebenso die Muskelzelle durch Kontraktion, die Nervenzelle durch Übertragung von Reizen.

Infolge der Integration, welche sich allmählich während der Entwicklung immer fester ausbildet, wird die Tätigkeit der Zellen durch Gesetze, die im Bau des Gesamtorganismus liegen, unabänderlich und ohne Frage festgelegt. Denn was geht im Organismus vor, wenn z. B. ein Reiz die Netzhaut trifft und momentan eine energische Bewegung veranlaßt? Es wird der Reiz nach Regeln, die von vornherein feststehen, in unzähligen Nervenfibrillen zum Zentralorgan und von diesem weiter zu Tausenden von Muskelfasern fortgepflanzt, die sich sofort auf den Reiz verkürzen und ihrerseits wieder ein Bündel von Sehnenfasern in Spannung versetzen, durch welche dann der Zug wieder auf die Knochensubstanz übertragen wird. Nervenfibrillen, Muskelfibrillen, Sehnenfasern, Knochensubstanz sind vom Protoplasma zu besonderen Arbeitsleistungen gebildete Strukturteile. An ihnen spielt sich der durch den Reiz der Retina veranlaßte Prozeß ab. Dagegen sind, wenn wir von den Ganglienzellengruppen absehen, die Hunderttausende von Zellen, die als Kerne der SCHWANNschen Scheide den Nervenfibrillen anliegen, oder als Muskelkörperchen in die Primitivbündel, oder als Sehnenkörperchen zwischen die Bindegewebsfasern, oder als Knochenkörperchen in die Knochensubstanz eingelagert sind, nicht unmittelbar in irgendeiner Weise dabei beteiligt. Offenbar hat hier die einzelne Zelle auf den durch den Reiz hervorgerufenen Enderfolg gar keinen Einfluß; denn dieser hängt lediglich ab von der bereits vorhandenen und zur Aktion bereiten, gesetzmäßigen Anordnungsweise von Strukturteilen, welche in der Entwicklung des ganzen Organismus begründet ist, und welche auch in ihrem leistungsfähigen Zustand vom Ganzen aus erhalten wird.

Natürlich ist hiermit nicht gesagt, daß die Kerne der SCHWANNschen Scheide, die Muskel-, Sehnen- und Knochenkörperchen für die zu ihnen gehörigen Protoplasmaprodukte etwas Überflüssiges seien. Vielmehr ernähren sie durch die nutritiven Prozesse, die sich in ihnen abspielen, die einzelnen Stücke des komplizierten Apparates in leistungsfähigem Zustand, indem sie durch das zu ihnen gehörige Protoplasma die Nerven-, die Muskel-, die Sehnenfibrillen und Knochensubstanz ernähren und, wo es erforderlich ist, auch bei veränderten Verhältnissen in entsprechender Weise gewissermaßen umbauen.

Der vorstehende Gedankengang läßt sich in anderer Weise auch so ausdrücken: Der durch den Reiz der Retina hervorgerufene Enderfolg ist nicht durch einen Kompromiß der unzähligen dabei beteiligten Zellindividuen zustande gekommen, sondern erklärt sich aus allgemeinen Gesetzen, die auf der ganzen Einrichtung des Organismus beruhen, dessen integrierte Teile die aufbauenden Zellen geworden sind. Somit treten in dem höchst differenzierten Organismus bei physiologischen Unter-

suchungen die Zellen den Eigenschaften des Ganzen gegenüber mehr in den Hintergrund, während man bei morphologischen Untersuchungen mehr geneigt ist, sie als die Elementarorganismen, durch deren Zusammenordnung der zusammengesetztere Organismus erst zustande gekommen ist, in den Mittelpunkt jeder Betrachtung zu stellen.

In welcher Weise die Zellen durch die Vergesellschaftung mit anderen ihresgleichen von den Bedingungen und Gesetzen abhängig werden, die sich im Zellenstaat allmählich ausgebildet haben, sei noch an einigen wenigen Beispielen veranschaulicht, die ich aus einer großen Menge anderer herausgreife.

Im tierischen Körper beziehen Milliarden von Zellen die zur Erhaltung des Lebens erforderlichen Nahrungsstoffe nicht mehr direkt von der Außenwelt, sondern durch Vermittlung einer zentralen Ernährungsanstalt, die allmählich nach dem Prinzip der Arbeitsteilung und Differenzierung im Zellenstaat entstanden ist. Im Magen und Darmkanal werden die von außen bezogenen, im Mund zerkleinerten Nährmaterialien in komplizierter Weise chemisch verarbeitet. Durch die Sekrete verschiedener Drüsen werden Kohlenhydrate, Fette und Eiweißkörper in geeignete Lösungen übergeführt und für die Darmwandungen aufsaugbar gemacht. Eine konzentrierte Nährflüssigkeit, zusammengesetzt aus allen zur Erhaltung der Zellen erforderlichen Materialien, wird so von einer Zentralstelle aus geschaffen. Hierdurch wird auch den abseits von ihr gelegenen, mit anderen Funktionen betrauten Zellen die Befriedigung ihres Nahrungsbedürfnisses so sehr erleichtert und vereinfacht, daß sie nur noch den zum unmittelbaren Gebrauch fertig gestellten Nahrungssaft von der Zentralstelle aus zu beziehen brauchen. Auch hierfür sind im Zellenstaat nach dem Gesetz der Arbeitsteilung besondere Vorkehrungen entwickelt worden. Um vom Darmkanal aus den Nahrungssaft an jede Verbrauchsstelle sofort und in raschster Weise zu schaffen, sind besondere Kanäle von größerem und kleinerem Kaliber, die Blut- und Lymphgefäße, entstanden. Sie nehmen durch den Prozeß der Aufsaugung von den Wandungen des Darmkanals den Nahrungssaft auf, um ihn auf tausend und abertausend Wegen den einzelnen Provinzen und Organen des Körpers zuzuführen. Hier wird er schließlich wieder in feinsten Röhren bis in die unmittelbare Nähe fast jeder einzelnen Zelle herangebracht. Zur Fortbewegung der Nährflüssigkeit, des Blutes, in den groben Gefäßen und feinsten Haarröhren ist auch noch bei der Arbeitsteilung ein zentrales Pumpwerk, das Herz, geschaffen worden. Mit kräftig arbeitenden Muskelzellen, mit Klappen und Ventilen ausgestattet, macht es erst eine gleichmäßige Zirkulation des Blutes in bestimmter Richtung möglich. So sind alle Zellen in dem sie umströmenden Nahrungssaft gebadet und können in jedem Moment ihren Bedarf aus ihm bestreiten. Da der Saft, je nach seiner Zubereitung, für jede Art von Organismus seine ganz besondere Mischung hat, ist jetzt jede Zelle, wenn ich mich so ausdrücken darf, in ein für jeden Organismus spezifisches Milieu geraten; auf dieses ist sie ihrer ganzen Natur nach angewiesen, so daß sie überhaupt nur in ihm existieren kann.

Nehmen wir noch ein zweites Beispiel: Zur Unterhaltung der chemischen Prozesse in der Zelle und damit ihres Lebens überhaupt ist Sauerstoff ein unbedingtes Erfordernis. Niedere einzellige Organismen nehmen den Sauerstoff an ihrer ganzen Körperoberfläche direkt aus der Luft oder aus dem Wasser auf und geben die Schlacken des Lebens-

prozesses, die bei der Verbrennung des Sauerstoffes entstehen, unter ihnen besonders die Kohlensäure, auch direkt wieder an die Umgebung ab. Bei Zellstaaten aber von Millionen und Milliarden von Elementarindividuen ist ein solcher direkter Bezug von der Quelle und ebenso eine direkte Abscheidung der Zerfallsprodukte nach außen eine Unmöglichkeit geworden. Denn die meisten Zellen sind ja wegen ihrer Lage in der Tiefe des Körpers von einem unmittelbaren Verkehr mit der Außenwelt vollkommen abgeschlossen. Sie sind daher, wie es auch bei der Ernährung der Fall war, auf die Vermittelung anderer Zellen zur Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses angewiesen. Wieder hat sich hierfür der vielzellig zusammengesetzte Organismus eine Zentralanstalt geschaffen, die indessen bei den einzelnen Tierklassen sehr verschieden eingerichtet ist. Bei dem Menschen und den höheren Wirbeltieren ist es die Lunge, die vermöge ihres eigentümlichen Baues große, dem Bedürfnisse des ganzen Körpers entsprechende Mengen von Sauerstoff durch den Atmungsprozeß aus der Luft aufnehmen kann. Eine Hauptaufgabe fällt hierbei dem durch die Lunge zirkulierenden Blut zu, und zwar den roten Blutkörperchen. Diese sind die Träger einer chemischen Substanz, die mit großer Affinität zum Sauerstoff ausgerüstet ist, des Hämoglobins. Vermittelst des roten Blutfarbstoffs absorbieren sie den mit der Atmungsluft in die Luftzellen der Lunge geratenen Sauerstoff und tragen ihn mit der Blutwelle zu anderen Organen, allen Geweben und Zellen des Körpers und versetzen sie so in die Lage, ihr Sauerstoffbedürfnis zu befriedigen. In der Physiologie nennt man den letzteren Vorgang im Gegensatz zur Lungenatmung die innere Atmung. Also auch in diesem Beispiel sind die einzelnen Zellen im Zellstaat, gerade wie es auch bei der Ernährung der Fall war, von besonderen Einrichtungen des höheren Organismus abhängig geworden. Für den normalen Lebensprozeß, für das Wohlergehen jeder einzelnen Zelle ist nicht nur die normale Arbeit einer gesunden Lunge, sondern auch die richtige Blutmischung, die Zahl der im Blut vorhandenen roten Blutkörperchen und ihre richtige Ausrüstung mit Hämoglobin eine notwendige Vorbedingung geworden. Und ähnlich geht es in der sozialen Lebensgemeinschaft der Zellen noch in sehr vielen anderen Beziehungen zu. Überall findet der Prozeß fortschreitender Arbeitsteilung und Differenzierung seine entsprechende Ergänzung in dem gleich wichtigen Prozeß zunehmender Integration, durch die erst die elementaren Lebens-einheiten bei ihrer vielseitigen Differenzierung zu einem in sich abgeschlossenen, festgefügtten und zentralisierten Organismus höherer Ordnung zusammengefaßt werden.

In vollkommenster Weise wird dies schließlich herbeigeführt durch ein Organsystem, durch das die zahlreichen Einzelbetriebe verknüpft, untereinander und von höheren Zentralstellen abhängig gemacht und schließlich den allgemeinen Zwecken des Ganzen eingeordnet werden. Ich meine das Nervensystem. Zahlreiche, mit Reizleitung begabte Fäden durchziehen, Telegraphendrähten vergleichbar, alle Provinzen des Zellstaates bis in die kleinsten Bezirke hin. Was hier und dort im Körper vor sich geht, die verschiedenartigsten Empfindungen von Zuständen im Reizleben der Zellen, werden durch sie als Botschaften nach Zentralstationen, den Ganglienzellen, übermittelt und durch sie zum Bewußtsein des Ganzen gebracht. Und umgekehrt werden durch andere Fäden, durch die motorischen Nerven, von den Zentralstellen Willensimpulse

zu diesen und jenen Organen fortgeleitet. Muskeln und Drüsen, Herz und Blutgefäße werden hierdurch zu geordneten, zweckmäßigen Leistungen veranlaßt. Zeit und Maß der Arbeit wird in vielen Fällen nicht mehr von den ausführenden Zellen, Geweben und Organen selbst bestimmt, sondern von Zentralstellen aus, die ihrerseits wieder im Dienste des Ganzen stehen.

Über die doppelte Stellung der Zelle als Elementarorganismus und als determinierter und integrierter Teil eines übergeordneten, höheren Organismus.

Die auf den vorausgehenden Seiten entwickelten Gesichtspunkte können uns zur Schlichtung einer Streitfrage dienen, welche sich betreffs der Wertung der Zelle durch die Literatur hindurchzieht.

In unseren Augen bedarf das zellulare Prinzip, durch welches die Zelle als Lebensinheit, Lebenszentrum, Elementarorganismus oft in unberechtigter Weise über Gebühr hervorgehoben wird, von allgemeineren Gesichtspunkten aus einer Einschränkung und Korrektur. Allerdings darf man dabei nicht wieder in den entgegengesetzten Fehler, in ein Verkennen der allgemeinen biologischen Wichtigkeit des Zellenbegriffs, verfallen. Dies scheint mir von SACHS, DE BARY, WHITMAN, RAUBER u. a. geschehen zu sein in mehreren interessanten Erörterungen, denen ich, von dem einen Punkt abgesehen, sonst in vielfacher Hinsicht beipflichten kann.

Die genannten Forscher wenden sich gegen die Tragweite und Allgemeingültigkeit der Zellentheorie. Auf ihre Bemerkungen sei hier noch näher eingegangen, damit die Bedeutung der Zelle als einer selbständigen Lebensinheit und eines abhängigen Teils von einem Ganzen oder von einer übergeordneten, höheren Lebensinheit nach allen Richtungen klar gestellt werde. (Vgl. hierzu auch das schon auf S. 549 Gesagte.)

Der berühmte Pflanzenphysiologe SACHS bezeichnet es als eine gänzlich verfehlte Auffassungsweise, „daß die gesamte Gestaltung und Volumzunahme einer Pflanze aus dem Leben ihrer einzelnen Zellen erklärt werden könne“. „Ebenso wie das Wachstum der ganzen Pflanze und eines ganzen Organs derselben, sei auch das ihrer einzelnen Zellen das Resultat allgemeiner Gestaltungsgesetze, welche die organische Materie ganz ebenso wie die unorganische beherrschen“. „Die Zellenbildung ist“ für SACHS „eine im organischen Leben zwar sehr allgemeine Erscheinung, aber doch nur von sekundärer Bedeutung, jedenfalls bloß eine der zahlreichen Äußerungen des Gestaltungstriebes, der aller Materie, im höchsten Grade aber der organischen Substanz, innewohnt.“

Den gleichen Ideengang hat DE BARY in den kurzen, prägnanten Satz zusammengefaßt: „Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zelle bildet die Pflanze.“

In ähnlicher Weise hat sich der amerikanische Naturforscher WHITMAN in einer interessanten Rede auf dem Zoologenkongreß, der bei Gelegenheit der Weltausstellung in Chicago tagte, über die „Unzulänglichkeit der Zellentheorie für die Entwicklungstheorie“ ausgesprochen. An Beispielen sucht er darzutun, daß die Zellenbildung keinen bestimmenden Einfluß (directive influence) auf die Gestaltungsprozesse



ausübt. „So spiele sich beim Ei die Zellteilung von Anfang bis zu Ende ab, ohne in irgendeinem wesentlichen Punkt, möge sie in regelmäßiger oder in unregelmäßiger Weise verlaufen sein, die Form der Keimscheibe zu modifizieren. Das Geheimnis der Organisation, des Wachstums, der Entwicklung beruhe nicht in der Zellbildung, sondern in noch elementareren Elementen der lebenden Substanz (Idiosomes). In ihnen habe jedes Wachstum (Assimilation, Reproduktion und Regeneration) seinen Sitz. Sie setzen jede lebende Substanz zusammen, seien die Träger der Erblichkeit und die wahren Bildner der Organismen. Ihre Aktion sei nicht durch Zellgrenzen beschränkt.“ Was diese Elemente sind und wie sie die Form der Organismen und ihre Differenzierung bestimmen, nennt WHITMAN das Problem der Probleme, welches uns allein mehr Licht bringen kann. „Das Wesen der Organisation“, hier stellt sich WHITMAN ganz auf den Standpunkt von SACHS, „kann nicht mehr in der Zahl der Zellkerne, als in der Zahl der Zellen liegen. Die Struktur, welche wir in dem Zellenmosaik erblicken, ist etwas zur Organisation noch Hinzugefügtes, nicht selbst der Grund der Organisation. Vergleichende Entwicklungsgeschichte belehrt uns auf Schritt und Tritt, daß der Organismus die Zellenbildung beherrscht, indem er für den gleichen Zweck eine, einige oder viele Zellen gebraucht, das Zellenmaterial zusammenhäuft und seine Bewegungen leitet und seine Organe formt, als ob die Zellen nicht existierten, oder als ob sie nur sozusagen in völliger Subordination unter seinen Willen existierten.“

Ähnliche Anschauungen hat schon vor WHITMAN in etwas anderer Weise RAUBER in seinen „neuen Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle“ entwickelt. Den Zellentheoretikern, welche bei ihren Untersuchungen die Zellen in den Vordergrund stellen und aus ihrer Vereinigung den zusammengesetzten Organismus erklären wollen, hält er die These entgegen: „Das Ganze bestimmt die Teile, und nicht umgekehrt. Denn der fertige Organismus sei nichts anderes als das in gesetzmäßiger Weise gewachsene und zerlegte Ei. Die Bestimmung der Art des Wachstums sei im Ei enthalten, ebenso die Bestimmung seiner Zerlegung. Das Ei sei also das Ganze im jugendlichen Zustand.“ Auch RAUBER nennt, wie SACHS, „den werdenden Organismus einen nach bestimmten Richtungen im Wachstum sich ausdehnenden, nach verschiedenen Ausdehnungen des Raumes sich zerklüftenden, in gesetzmäßiger Weise chemisch und histologisch sich gliedernden Protoplasmakörper.“

Einseitig erfaßt, ist weder der extrem zellulare Standpunkt, noch die in den Aussprüchen von SACHS, WHITMAN und RAUBER vertretene Auffassung ganz zutreffend und das Verhältnis erschöpfend. Denn so verkehrt es ist, wenn man über der Beschäftigung mit den Zellen die Bedeutung des Ganzen, von welchem doch der Bestand und die Wirkungsweise der einzelnen Zellen nach den Gesetzen der Arbeitsteilung und der physiologischen Integration (S. 544—554) abhängig ist, übersehen wollte, so wäre es nicht minder verfehlt, wenn man die Wirkungsweise des Ganzen erklären wollte, ohne dabei auf die Zusammensetzung aus Teilen in gebührender Weise Rücksicht zu nehmen. Das Ganze und die Teile gehören eben zusammen: „sie sind“, wie KEXO FISCHER vom allgemein philosophischen Standpunkt bemerkt, „ebenso wesentlich unterschieden als aufeinander bezogen. Keiner der beiden Begriffe kann ohne den anderen gedacht werden. Das Ganze ist nur

Ganzes in Rücksicht auf die Teile, in deren Verbindung es besteht. Die Teile sind nur Teile in Rücksicht auf ein Ganzes, zu dem sie sich als Teile verhalten. So fordert jeder der beiden Begriffe den anderen als notwendige Bedingung." Nach unserer Meinung sind daher die Schlagworte: „die Pflanze bildet Zellen“ oder „die Zelle bildet die Pflanze“ keine sich ausschließenden Antithesen. Man kann beide Redewendungen gebrauchen, wenn man nur das komplizierte Verhältnis, in dem die Zelle als der Teil und die Pflanze als das Ganze zueinander stehen, in der richtigen Weise erfaßt. Denn hierauf kommt es für das Verständnis der pflanzlichen und der tierischen Organisation allein an.

## ACHTZEHNTES KAPITEL.

### **Die Lehre von der Spezifität der Zellen, ihren Metamorphosen und ihren verschiedenen Zuständen.**

Wie im siebzehnten Kapitel kurz auseinandergesetzt wurde, gewinnen die ursprünglich gleichartigen Zellen eines Organismus durch die Arbeitsteilung zu ihren gemeinsamen noch neu hinzugekommene Merkmale, durch deren Besitz sie sich voneinander unterscheiden. Es gilt jetzt, in die Bedeutung dieser Unterschiede noch tiefer einzudringen, da in bezug hierauf unter den Histologen zurzeit noch zwei sehr entgegengesetzte Auffassungen herrschen. Die eine ist die Lehre von der Spezifität der Gewebszellen, die andere die Lehre von der Artgleichheit der in verschiedenen Richtungen differenzierten Zellen eines Organismus.

#### **Die Lehre von der Spezifität der Gewebszellen.**

Was das Dogma von der Spezifität der Gewebszellen zu bedeuten hat, darüber haben sich BARD, PEITZNER, HANSEMANN, NUSSBAUM in klarer Weise und, wie ich glaube, im Sinne der Mehrzahl der älteren Histologen ausgesprochen. Der Begriff der Spezies, wie er sich durch Untersuchung des Pflanzen- und Tierreiches ausgebildet hat, oder der naturhistorischen Art, wie sie NÄGELI genannt hat, wird auf das Verhältnis der Zellen im Organismus übertragen. Wie sich das Tierreich aus verschiedenen Spezies von Tieren, so setzt sich der Organismus aus verschiedenen Spezies von Zellen zusammen. Wie eine jede Tierart nur ihresgleichen zeugt, so soll auch eine spezifische Zelle oder eine Zellenpezies nur wieder eine Zelle (ejusdem generis) hervorbringen können. Eine Metamorphose verschiedener Gewebe ineinander oder eine Metaplasie wird daher in Abrede zu stellen oder in ihrer allgemeinen Bedeutung wenigstens abzuschwächen versucht.

So hat BARD (XVIII 1897) in einer unser Thema behandelnden Schrift den Satz aufgestellt: „Omnis cellula e cellula ejusdem generis.“ Der Zusatz „ejusdem generis“ soll hier sagen, daß es in einem Organismus genetisch verschiedene Zellen, d. h. verschiedene Spezies von Zellen gibt.

PEITZNER (XVIII 1897) bezeichnet es als „ein ganz allgemeingültiges Gesetz, daß Differenzierungsprodukte eo ipso auch Spezifität erlangen“. Das Wort „Spezifität“ aber definiert er gleich noch genauer in der Weise: „Wenn Wolf und Fuchs auch einen gemeinsamen Stammvater haben, so erzeugt doch seit der Trennung der Wolf nur Wölfe, niemals Füchse. Muskelzelle und Nervenzelle sind Teilungsabkömmlinge einer und derselben Zelle, aber seit sie sich differenziert haben, sind sie spezifische Zellen, gehen nicht mehr ineinander über.“

Über die Spezifität der Gewebe handelt in eingehender Weise auch HANSEMANN (XVIII 1893), wobei er auf Verschiedenheiten der Mitosen großen Wert legt und die Hypothese WEISMANN'S von der erbungleichen Teilung, welche später noch besprochen werden wird, zu demonstrieren sucht: „Wenn sich das Schleimgewebe des Fötus in Fettgewebe verwandelt, das Schleimgewebe des Glaskörpers aber nicht, so ist das schon allein ein Zeichen, daß man es mit zwei verschiedenen Arten von Schleimgeweben zu tun hat. Daß Bindegewebe und Bindegewebe nicht überall dasselbe ist, geht eigentlich schon aus der gewöhnlichen Betrachtungsweise hervor, wenn man z. B. das Bindegewebe der Cutis mit dem des Ovariums vergleicht, und die Mitosen zeigen auch hier erhebliche Unterschiede. Ja, ich bin geneigt anzunehmen, daß das Bindegewebe jedes Organs ein spezifisches ist, und zwar besonders auf Grund der Formen der Mitosen.“

Nach unserer Meinung liegt hier eine Lehre vor, welche fundamentale Vorgänge der organischen Entwicklung in einem ganz falschen Lichte erscheinen läßt und um so gefährlicher ist, weil sie gewöhnlich als etwas Selbstverständliches angesehen und dogmatisch vorgetragen wird. Zu ihrer richtigen Beurteilung und um eine Verständigung zu ermöglichen, muß man sich darüber klar werden, in welchem Sinne man den Begriff „Art oder Spezies“ gebrauchen will, ob bloß in formaler Hinsicht als Unterscheidungs- und Einteilungsbegriff oder in der biologischen Bedeutung der organischen Spezies. Man kann eine Summe von Dingen in sehr verschiedener Weise untereinander vergleichen und einteilen, entweder nach diesem oder jenem besonders in die Augen springenden, mehr äußerlichen Merkmale oder nach tieferen allgemeinen Gesichtspunkten, welche das ganze Wesen der einzelnen Gegenstände zu erfassen suchen. So erhält man Systeme mit ganz verschiedener Artgruppierung. Salze lassen sich nach ihrer Farbe in weiße, rote, grüne, blaue usw., oder nach ihrer Kristallform, oder nach ihrer tieferliegenden chemischen Konstitution einteilen. Ebenso kann man die Zellen in verschiedener Weise zu Systemen vereinigen.

Unser histologisches System ist ein rein künstliches, wenn auch ein wissenschaftlich durchaus berechtigtes und notwendiges. Es ist ein künstliches, weil nur einzelne Merkmale als Kriterien der Einteilung verwendet werden. Nach dem äußerlichen Merkmal der Kontraktibilität werden die quergestreiften Muskelfasern eines Säugetieres, eines Arthropoden, einer Meduse usw. unter der begrifflichen Einheit des Muskelgewebes zusammengefaßt und ebenso alle anderen Gewebsformen.

Nun liegt aber doch wohl zweierlei klar auf der Hand. Erstens sind die quergestreiften Muskelfasern der Säugetiere, der Arthropoden und der Medusen nicht auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen und als Erbstücke eines gemeinsamen Ahnen zu betrachten, sondern sie haben sich unabhängig voneinander überall da entwickelt, wo für ein energisch sich zusammenziehendes, kontraktiles Gewebe das Bedürfnis vorlag. Ein gleiches können wir wohl von vielen Geweben, die in verschiedenen Tierklassen ein mehr oder minder gleiches Aussehen darbieten, z. B. vom Gallertgewebe vieler Cölenteraten und vom Gallertgewebe der Wirbeltiere, oder vom Knorpelgewebe der letzteren und dem Kopfknochen der Cephalopoden behaupten. Also allgemein ausgedrückt, ist die gleiche Struktur und Funktion von Geweben nicht als Basis für eine gemeinsame Abstammung zu verwerten.

Zweitens ist durch das einzelne Merkmal der kontraktilen und quergestreiften Substanz das Wesen der quergestreiften Muskelfaser nicht erschöpft. Eine jede ist ja Teil eines Organismus und besitzt, wie wir schon früher (S. 514—517) nachzuweisen versucht haben, in dieser Hinsicht Eigenschaften, durch welche sie sich von der Muskelzelle eines anderen Organismus unterscheidet. Wir bezeichneten diese schon früher im Gegensatz zu den histologischen Merkmalen der Gewebe als ihre Arteigenschaften, weil sie das Wesen der Zellen einer Organismenart ausmachen.

Während die histologischen Merkmale uns in den Differenzierungsprodukten der Gewebe usw. erkennbar zutage treten, entziehen sich die Arteigenschaften der Zellen unserer unmittelbaren Beobachtung, weil wir zurzeit in die feinere, idioplasmatische Organisation der Zellen mit unseren derzeitigen Hilfsmitteln der Forschung nicht einzudringen vermögen. Wissenschaftliche Schlüsse allgemeiner Natur sind es, die uns mit Notwendigkeit zwingen, außerhalb unseres Sinnesbereichs gelegene Organisationen anzunehmen.

Am besten läßt sich wohl der Punkt, auf den es hier ankommt, an dem Beispiel der Geschlechtszellen klarmachen. Wo eine Differenzierung in zwei Geschlechter im Organismenreich eingetreten ist, treffen wir in der Regel zwei Arten von Zellen, die sich nach Größe, Inhalt und Form in auffälliger Weise voneinander unterscheiden: die Eier und die Samenfäden. Im histologischen System stellen wir die Eier der verschiedenen Tier- und Pflanzenarten in einer Gruppe und ebenso die Samenfäden in einer anderen Gruppe zusammen; wir erhalten durch die Zusammenstellung das merkwürdige Schauspiel, daß, während die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen ein und derselben Organismenart in allen ihren äußeren Merkmalen in höchstem Grade verschieden sind, die Eier von Organismen, die im System sehr entfernt voneinander stehen, z. B. von manchen Wirbeltieren und Wirbellosen, ja selbst von Pflanzen und Tieren, zum Verwechseln ähnlich sind, und ebenso ihre Samenfäden. Die Eier kann man dann weiter nach der Beschaffenheit des Dotters in die bekannten Unterarten einteilen, ebenso die Samenfäden nach weiteren Struktureigentümlichkeiten.

Das so erhaltene System ist ein in mancher Hinsicht zweckmäßiges, weil es einen raschen Überblick über manche Verhältnisse gestattet, aber ein durchaus künstliches, wie das ganze histologische System. Denn die Einteilung beruht auf äußerlichen und nebensächlichen Merkmalen der zusammengeordneten Gebilde, läßt dagegen ihre wesentlichen Eigenschaften ganz unberücksichtigt. Was diese sind, ergibt sich aus der Erwägung, daß Ei und Samenfaden die Anlagen für einen neuen Organismus bilden, daß sie daher die für jede Organismenart charakteristischen Eigenschaften der Anlage nach enthalten müssen. Durch solche Erwägungen gewinnen wir den Begriff des Idioplasmas (s. ersten Teil, S. 402, 405) oder der Anlagesubstanz, welche das eigentliche Wesen der Geschlechtszelle ausmacht. In der Organisation ihres Idioplasmas müssen Eier und Samenfäden ein und derselben Organismenart, also männliche und weibliche Gewebelemente, trotz ihrer großen äußerlichen Unterschiede im wesentlichen gleich sein, dagegen müssen sich die Geschlechtszellen verschiedener Tierarten, z. B. einer Säugetier- und einer Vogelart, in der Beschaffenheit ihrer Idioplasmen in demselben Grade unter-

scheiden, als die Eigenschaften eines Säugetieres von denen eines Vogels verschieden sind.

Die so erschlossene Organisation des Idioplasmas ist mit unseren Sinnen nicht wahrnehmbar. Wären wir in der Lage, für sie eine Formel, die wahrscheinlich eine höchst komplizierte sein würde, zu entwickeln, wie es die Chemiker für ihre unendlich viel einfacher aufgebauten Stoffe vermögen, so wären wir in der Lage, auf Grund der Konstitutionsformeln des Idioplasmas die Geschlechtszellen der Organismen in ein System zu bringen, welches nicht, wie das histologische, auf nebensächliche und äußerliche, sondern auf die wesentlichen Eigenschaften gegründet ist. In einem solchen System würden männliche und weibliche Geschlechtszellen einer Organismenart wahrscheinlich nur unbedeutende Varianten derselben biologischen Konstitutionsformel darbieten, während die Formeln für die Geschlechtszellen verschiedener Organismen eine Anordnung ergeben würden, die etwa der Gruppierung der Tier- und Pflanzenspezies im natürlichen System entspräche. Überhaupt würden wir nach den größeren oder geringeren Unterschieden ihres Idioplasmas und nach den Merkmalen desselben die Ei- und Samenzellen in Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Arten, Unterarten usw. in ähnlicher Weise einteilen müssen, wie wir es jetzt durch Vergleichung der uns sichtbaren Merkmale der entwickelten Repräsentanten der Art tun.

Mit den verschiedenen Gewebsarten aber verhält es sich genau ebenso wie mit den Ei- und Samenzellen. Die histologischen Unterschiede innerhalb der Zellen sind erst sekundären Ursprungs; sie beruhen auf Verschiedenheiten der für besondere Zwecke ausgeschiedenen Bildungsprodukte des Protoplasmas, der *formed matter* von BEALE; ihre Artgleichheit dagegen beruht — was das viel Wichtigere ist — auf der ursprünglichen Organisation der die Plasmaproducte überhaupt erst bildenden Zellen, der *forming matter*, besonders aber auf der Konstitution des von den Geschlechtszellen überkommenen Idioplasmas, welches in seinen Spezies-eigentümlichkeiten erst allmählich historisch in unendlich langen Zeiträumen entstanden und für jede Organismenart ein besonderes ist. Die histologische Differenzierung eines Organismus beruht also nach dieser Ansicht nur auf verschiedenen, durch Arbeitsteilung veranlaßten funktionellen Zuständen von Zellen, die, abgesehen von ihrer histologischen Struktur, sonst in der Konstitution ihres Idioplasmas übereinstimmen und als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle der Art oder Spezies nach gleich sind.

Untersuchen wir noch genauer die einzelnen Gründe, welche sich zugunsten der Lehre von der Artgleichheit der verschiedenen differenzierten Zellen einer Organismenspezies anführen lassen. Denselben Unterschied, den wir oben bei den Gewebszellen gemacht haben zwischen einer beständigen Organisation, auf welcher das Wesen des Spezies beruht, und einer im Vergleich zu ihr mehr nebensächlichen Organisation, welche durch Arbeitsteilung entstanden ist, beobachten wir vielfältig auch sonst bei Lebewesen, sowohl bei einzelligen Organismen als auch bei polymorphen Tierstücken. Wir können feststellen, daß im Leben der Art ein und dasselbe Individuum uns häufig unter sehr verschiedenen Formzuständen entgegentritt, über deren Zusammengehörigkeit unter einem gemeinsamen Artbegriff kein Zweifel aufkommen kann.



ziehung erhalten und dadurch gewissermaßen ein neues Kleid erhalten hat, also aus dem verschiedenen Aussehen zweier Zellen, die Folgerung ziehen wollen, daß dann notwendigerweise auch eine Veränderung der Art-eigenschaften eingetreten sein müsse, wie BARD, PEITZNER, NUSSBAUM u. a. meinen. Denn wenn überhaupt die Arteeigenschaften an eine Substanz gebunden sind, die als Erbmasse von dem Mutter- auf den Tochterorganismus übertragen wird, so müssen die infusorienartigen Schwärmer der Acineten und die sichelförmigen Keime der Gregarinen sie besitzen, obwohl sie vom Mutterorganismus äußerlich eine Zeitlang total verschieden sind; sie wandeln sich ja wieder in eine Acinete oder Gregarine oder in die Form um, von der sie selbst als Keime abstammen.

Nicht minder lehrreich für die Beurteilung der uns beschäftigenden Frage sind die polymorphen Tierstöcke. Die Polypen- und Medusenformen, welche die älteren Systematiker wegen ihrer großen Verschiedenheit für mehrere Tierarten gehalten hatten, sind nur, woran jetzt kein Tierkundler mehr zweifelt, verschiedene Zustände im Leben ein und derselben Art, Formen, deren Verschiedenheiten durch Arbeitsteilung hervorgerufen sind, Formen, die sich zum Teil ineinander umwandeln können, und von denen die eine die andere wieder auf dem Wege der Fortpflanzung hervorbringen kann.

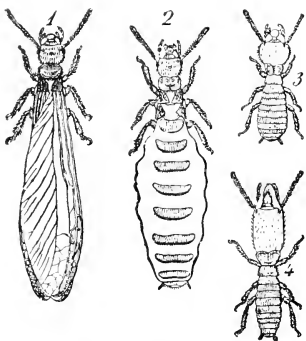


Fig. 405. *Termes lucifugus*. Nach LEUNIS-LUDWIG. 1 Geflügeltes Geschlechtstier, 2 Weibchen nach Verlust der Flügel mit Resten derselben, 3 Arbeiter, 4 Soldat.

Die polymorphen Individuen eines Siphonophorenstockes, Polypen, Taster, Schwimm- und Geschlechtslocken (Fig. 375), ebenso wie die Drohnen, Königinnen, Arbeiter eines Bienenstockes oder die verschiedenen Individuen der Termiten (Fig. 405), sind wie die verschiedenen Gewebe eines Organismus in sekundären Charakteren, die teils auf Anpassung an besondere Arbeitsleistungen, teils auf ungleiche Bedingungen während ihrer Entwicklung zurückzuführen sind, voneinander oft erheblich verschieden, aber der Art nach einander gleich. Bei den verschiedenen Individuen einer Siphonophoren-, Bienen-, Termitenkolonie haben wir ebenso wie bei den Geweben eine der Art eigentümliche, in ihrem Idioplasma gegebene, beständige Organisation zu unterscheiden und eine sekundäre Organisation, welche auf der Anpassung an besondere Arbeitszwecke beruht.

Es ist wichtig, diese Unterscheidung sich in ihrer ganzen Tragweite klarzumachen, wenn man vom Wesen des Organismus sich eine richtige Vorstellung bilden will. Ihre Nichtberücksichtigung hat namentlich in der Medizin zu manchen Verirrungen Anlaß gegeben. Weil die für bestimmte Arbeitszwecke gebildeten Produkte der Gewebe bei verwandten Tieren einander nahezu gleichartig aussehen, weil Muskelfasern, Nervenfasern, Knorpel, Knochen, Blut vom Menschen, vom Hund und Kaninchen unter Umständen für uns histologisch nicht zu unterscheiden sind, hat man den auf einem großen Irrtum beruhenden Fehlschuß gemacht, daß



sich gleiche Gewebe bei zwei Organismen auch durcheinander ersetzen lassen müßten. Unter solchem Dogma stehend, hat man geglaubt, daß Hammelblut in menschlichen Adern zum Ersatz menschlichen Blutes würde dienen können, da es doch auch eine gute Ernährungsflüssigkeit sei, und Blutkügelchen vom Hammel den Sauerstoff so gut an sich ziehen und an die Gewebe wieder abgeben wie die menschlichen. Und so hat man die Transfusion als therapeutische Methode ausgebildet und einen groben Mißgriff damit begangen. Denn wenn es auch richtig ist, daß die Arbeitsleistungen des Blutes bei verschiedenen Säugetieren dieselben sind, und seine histologischen Eigenschaften sich zum Verwechseln gleichen, so hat man doch dabei übersehen, daß jedes Blut ein integrierender Bestandteil eines Organismus und mit Eigenschaften ausgerüstet ist, die sich aus seiner Entstehung in einem bestimmten Organismus und aus seinem beständigen Verkehr mit allen übrigen Teilen des Organismus erklären. Daher vertragen sich zwei fremde Blutarten nicht miteinander und zersetzen sich gegenseitig. Anstatt als Heilmittel, wirkt fremdes Blut vielmehr als ein in die Adern gebrachtes Gift. (Vgl. auch S. 516). - Chirurgen haben Gewebsteile und Organstücke von einer Tierart auf eine andere zu transplantieren versucht, in der Meinung, daß Knochen zum Stützen, Haut zur Bedeckung von Oberflächen diene. Sie haben auch hierbei erfahren, daß zwischen gleich funktionierenden Geweben zweier Tierarten doch auch Verschiedenheiten bestehen, welche den Erfolg einer Uerpflanzung verhindern, weil sich „Fremdartiges oder Artungleiches“ nicht miteinander verbinden läßt. (Siehe das Kapitel über Transplantation.)

So haben Fragen, welche auf den ersten Blick rein theoretischer Natur zu sein scheinen, doch auch schon ihre praktischen Konsequenzen in der Medizin gezeitigt.

Indem wir mit aller Entschiedenheit die Lehre von „der Spezifität der Zelle“ bestreiten, treten wir nicht in Widerspruch zu den Erfahrungen, welche pathologische Anatomen und Histologen über die Vorgänge bei der Regeneration der Gewebe gesammelt haben. (Vgl. hierzu auch O. HERTWIGS Bemerkung in Zeit- und Streitfragen, Heft 1, S. 142.) Um Mißverständnissen gleich von vornherein vorzubeugen, sei dies mit allem Nachdruck hier noch hervorgehoben: Daraus, daß alle Zellen eines Organismus der Art nach gleich sind und Idioplasma **einer** Art enthalten, folgt noch lange nicht, daß nun auch an allen Orten und zu jeder Zeit aus jeder Zelle alles mögliche werden müsse. Wenn daher jemand uns verhalten wollte, daß noch niemand die Umwandlung einer Ganglienzelle in eine Muskelfaser oder einer Bindegewebszelle in eine Epithelzelle beobachtet hat usw., so ist dies kein Einwand, der unsere Theorie berührt, da sie dergleichen Behauptungen nicht aufstellt. Denn es hängt ja das, wozu eine Zelle wird, unter allen Umständen von verwickelten Bedingungen ab, welche nicht in jedem Moment im Handumdrehen herzustellen sind. Hier kommen in Betracht nicht allein die Lagebeziehungen der Zellen im Organismus und die verschiedenartigen Einwirkungen, welchen sie infolgedessen ausgesetzt sind, sondern auch die zahlreichen Zustände, welche eine Zelle in gesetzmäßiger Folge im Entwicklungsprozeß durchgemacht hat, und durch welche ihre Stellung im Organismus bestimmt und ihr das besondere Gepräge aufgedrückt worden ist.

Es befindet sich jede Zelle auch unter Nachwirkungen vorausgegangener Zustände, was an späterer Stelle noch näher ausgeführt werden wird. Hieraus erklärt es sich, daß, wie die von uns nicht angezweifelten Erfahrungen lehren, Defekte im Epithel gewöhnlich nur wieder vom Epithel aus ersetzt werden, und daß im allgemeinen Bindegewebe nur Bindegewebe, Muskelgewebe nur Muskelgewebe, oder allgemeiner gesagt: jedes Gewebe nur das ihm gleiche für gewöhnlich wieder regeneriert. Unter allen Umständen ist dieser Weg der nächstliegende und einfachste.

Was von uns bestritten wird, ist der Schluß, den viele Forscher aus solchen Erfahrungen ziehen, daß die Zellen der einzelnen Gewebe kraft ihrer ganzen Organisation überhaupt nicht mehr die Anlagen für andere Verrichtungen, als sie momentan ausüben, besäßen und sich daher überhaupt zu nichts anderem, als was sie schon sind, entwickeln können.

Im Gegensatz hierzu behaupten wir, daß man aus dem Nichteintreten einer Entwicklung nicht ohne weiteres auf das Fehlen einer entwicklungsfähigen Substanz oder latenter Anlagen schließen darf. Enthalten nicht die jungen Ei- und Samenzellen im Eierstock und Hoden eines neugeborenen Säugetieres Keimsubstanz? Trotzdem hat noch niemand aus unreifen Keimen eines solchen Eierstockes Organismen vor der Zeit entstehen sehen. Wir sagen: die Keime sind unreif; d. h. nach unserer Theorie: die Bedingungen, unter denen sie sich zu entwickeln vermögen, sind noch nicht erfüllt. So müssen auch für ein Gewebe mancherlei Bedingungen erfüllt sein, ehe es sich in eine andere Form umwandeln kann. Wenn jemand vor 15 Jahren hätte behaupten wollen, daß die Epithelzellen des Irisrandes unter Umständen auch einmal zu Linsenfasern auswachsen können, er würde nirgends Glauben gefunden haben. Jetzt liegen die Tatsachen vor, welche wir noch in einem späteren Kapitel beschreiben werden.

Der Lehre von der Spezifität der Zellen wird es ähnlich ergehen wie vor Zeiten dem in der Chemie herrschenden Dogma, daß es für den Chemiker unmöglich sei, organische Verbindungen, welche im lebenden Körper entstehen, in der Retorte künstlich herzustellen. Das Dogma erhielt seinen ersten Stoß, als WÖHLER die künstliche Synthese des Harnstoffes entdeckte; es ist dann bald durch die ganze weitere Entwicklung der organischen Chemie zu Grabe getragen worden. So ist auch jetzt das Dogma von der Spezifität der Zelle im Prinzip durch die Entdeckung der Linsenregeneration vom Irisepithel aus nachhaltig erschüttert worden, und es brauchen in Zukunft nur noch mehrere derartige Gewebismetamorphosen auf experimentellem Wege, was wohl nicht ausbleiben wird, hervorgerufen zu werden, um auch die letzten Zweifler zu bekehren.

Anmerkung: Es ist von historischem Interesse, hervorzuheben, daß schon zu einer Zeit, wo die Zellentheorie eben in ihren ersten Anfängen stand, JOHANNES MÜLLER in sehr klarer Weise ähnliche Gedanken ausgesprochen hat, wie sie im Kapitel XVIII entwickelt worden sind. Der sehr bemerkenswerte Plessis in seinem Lehrbuch der Physiologie heißt:

„Wenn bloße Stücke einer Planaria, einer Hydra, und bei letzterer sehr kleine Stücke, die Kraft zur Bildung eines Individuums enthalten, so ruht diese Kraft offenbar in einer Masse von Theilchen, welche, solange sie mit dem Stamme

verbunden waren, speziellen Funktionen des ganzen Tieres dienen und seinen Willenseinfluß erführen. In diesen Stücken werden Muskelfasern, Nervenfasern usw. sein. Eine klare Vorstellung dieser Tatsache führt zu dem Schluß, daß ein Haufen tierischer Gewebe von verschiedenen physiologischen Eigenschaften von einer Kraft beseelt sein kann, welche von den spezifischen Eigenschaften der einzelnen Gewebe ganz verschieden ist. Die Eigenschaften der Gewebe in einem abgeschnittenen Stück Hydra z. B. sind Zusammenziehungskraft der Muskelfasern, Wirkung der Nervenfasern auf die Muskelfasern usw. Diese Eigenschaften hängen von der Struktur und dem Zustande der Materie in diesen Theilen ab. Jene Grundkraft hingegen ist identisch mit der, welche den ganzen Polypen erzeugt hat, wovon das Stück abgeschnitten wurde.“

JOHANNES MÜLLER legt sich bei dieser Gelegenheit auch die von uns erörterte Frage vor: „Wie kommt es denn, daß gewisse Zellen der organischen Körper, den anderen und der ersten Keimzelle gleich, doch nichts erzeugen können als ihresgleichen, d. h. Zellen, aber keineswegs der Keim zu einem ganzen Organismus werden können? Wie die Hornzellen zwar neben sich durch An-eignung der Materie neue Hornzellen, die Knorpelzellen neue Knorpelzellen in sich bilden, aber keine Embryonen oder Knospen werden können?“ J. MÜLLER antwortet auch auf diese Frage: „Es kann davon abhängen, daß diese Zellen, wengleich die Kraft zur Bildung des Ganzen enthaltend, doch durch eine spezielle Metamorphose ihrer Substanz in Horn u. dgl. eine solche Hemmung erfahren haben, daß sie sowohl bald ihre Keimkraft am Stammorganismus verlieren und, tot geworden, sich abschuppen, als auch, vom Stamm des Ganzen getrennt, nicht wieder Ganzes werden können.“

Hier ist wohl auch der geeignete Platz, noch etwas tiefer in manche Eigentümlichkeiten der durch Arbeitsteilung erworbenen Organisation der Zellen einzudringen. Im Gegensatz zur erbten Organisation wurde sie schon früher als eine mehr unbeständige und vergängliche bezeichnet.

Was ist die Ursache ihrer größeren Neigung zur Veränderung? Sie ist offenbar darin zu suchen, daß die auf Arbeitsteilung beruhende Organisation nur unter ganz bestimmten Bedingungen und zur Erfüllung einer besonderen, einseitigen Leistung entstanden ist und zwecklos wird, wenn die Bedingungen sich ändern und ihre Leistungen nicht mehr vom Gesamtorganismus in Anspruch genommen werden. Solange die Protoplasmprodukte, in welchen sich uns die einseitige Differenzierung der Zelle bemerkbar macht, ihre besondere Funktion im Organismus erfüllen, sind sie gewöhnlich der Schauplatz eines sich besonders rasch vollziehenden Stoff- und Kraftwechsels, je nach der Intensität ihrer Funktion. Muskelfibrillen, Nervenfibrillen, Bindegewebsfasern, Knochen- und Knorpelgrundsubstanzen, Drüsenzellen usw. haben, ein jedes Gebilde in seiner Art, bestimmte, mit größerem Stoffverbrauch einhergehende Arbeit im Körper zu verrichten. Da nun der Lebensprozeß, wie schon früher auseinandergesetzt wurde, auf einer beständigen Zerstörung und Neubildung organischer Substanz beruht, so müssen auch die Protoplasmprodukte sich bei ihrer Tätigkeit allmählich verbrauchen und müssen, um sich in ihrem Bestand zu erhalten, durch neu eintretende Theilchen ersetzt werden, welche die formative Tätigkeit der zu ihnen gehörigen Zellen immer wieder neu bildet. Dazu ist aber erforderlich, daß die Gewebe im allgemeinen unter denselben Bedingungen verharren, unter welchen sie entstanden sind und funktionieren.

Nun ist aber, wie wir gleich anfangs hervorhoben, die Entstehung der Protoplasmaprodukte stets an besondere, zuweilen wahrscheinlich sehr komplizierte Bedingungen gebunden. Es geht mit den im Laboratorium der Zelle sich vollziehenden, chemisch-physikalischen Prozessen wie bei der künstlichen Darstellung von hochkomplizierten organischen Verbindungen. Auf direktem Wege, durch einfache Mischung der in der Verbindung enthaltenen elementaren Bestandteile kommt der Chemiker niemals zum Ziele; er muß, um ein Kohlenhydrat von einer besonderen Strukturformel darzustellen, erst die Bedingungen ausfindig machen, unter welchen sich die einfacheren Teile zu dem komplizierten Ganzen häufig auf verschlungenen Umwegen zusammenfügen. Ebenso kann Muskel-, Nerven-, Knorpelsubstanz usw. in der Zelle allein entstehen, wenn der ganze Komplex der auf Bildung von Muskel-, Nerven- und Knorpelsubstanz hinwirkenden Ursachen gegeben ist. Daß dies der Fall ist, erkennen wir am besten daran, daß die Gewebe die Verrichtungen, für welche sie im Organismus vorhanden sind, auch wirklich in angemessener Weise ausüben; denn das ist mit ein Zeichen dafür, daß sie sich unter den Bedingungen, unter denen sie entstanden sind, im allgemeinen noch befinden. Ein Nerv muß Reize leiten, das Auge Licht empfinden, ein Muskel sich zusammenziehen. Knochen, Sehnen und Bänder müssen Zug und Druck aushalten, Blutgefäße durch zirkulierendes Blut in Spannung erhalten werden, Drüsen sezernieren usw. Ein für eine bestimmte Verrichtung entstandenes Gewebe kann nicht dauernd in einem Zustand der Untätigkeit oder Leistungsunfähigkeit verharren, ohne daß es in der Beschaffenheit seiner Plasmaprodukte Schaden erleidet und Veränderungen erfährt, welche Pathologen und Kliniker als Inaktivitätsatrophie bezeichnen.

Beweisende Beispiele hierfür finden sich in großer Zahl. Ein Muskel, welcher längere Zeit nicht arbeitet, nimmt an Volumen ab, ohne daß irgendwelche Schädlichkeiten auf ihn eingewirkt haben und ohne daß seine Ernährung durch den Blutstrom eine Beeinträchtigung erfahren hat. Chirurgen haben häufig genug diese so unerwünschte Inaktivitätsatrophie der Muskeln zu beobachten Gelegenheit gehabt, wenn sie eine Gliedmaße infolge eines Gelenkleidens oder einer komplizierten Fraktur für längere Zeit durch einen Gipsverband unbeweglich gemacht und die Muskulatur zur Untätigkeit genötigt haben.

Die Sehorgane von Tieren, die beständig in unterirdischen Höhlen wohnen, sind vollständig verkümmert, so daß sie auf Lichteindrücke überhaupt nicht mehr reagieren.

Ein Blutgefäß, das infolge einer Veränderung der Zirkulation aus dem Blutkreislauf ausgeschaltet wird, verodet und verliert in kurzer Zeit vollständig die einem Blutgefäß zukommende Struktur: die Schichtung seiner Wand in *Tunica intima*, *media* und *adventitia*, die charakteristische Verteilung von elastischer Substanz und von Muskelfasern. Es wird ein Bindegewebsstrang, wie uns die Vorgänge, die sich nach der Geburt eines Säugetieres an der *Arteria umbilicalis*, der *Vena umbilicalis* und dem *Ductus Botalli* abspielen, zur Genüge lehren.

Ein Knochenvorsprung, von welchem die einen Zug auf ihn ausübende Muskelsehne abgetrennt wird, verkleinert sich. — Der Rand des *Acetabulum* verändert sich allmählich, wenn bei einer Oberschenkel-luxation der Femurkopf nicht wieder in die alte Lage zurückversetzt

wird. — Die Zahnalveolen schwinden, wenn die in ihnen befestigten Zahnwurzeln durch Ausziehen oder durch Resorption entfernt sind.

Ein Magen, dem fortgesetzt nur ein Minimum von Speise zur Verdauung dargereicht wird, büßt allmählich seine ursprüngliche Verdauungskraft ein.

Der Abschnitt des Darmes unter einer ergiebigen Kotfistel, einem sogenannten Anus praeternaturalis, atrophiert zu einer dünnen Haut (COHNHEIM).

So zerstört sich gewissermaßen jede Struktur im Organismus allmählich von selbst, wenn sie nicht mehr den Bedingungen entspricht, unter welchen sie entstanden war und deren sie daher auch zu ihrer Erhaltung bedarf. Es ist dies eine einfache Konsequenz der ganzen Auffassung, die wir vom Lebensprozeß gewonnen haben; es ist eine Konsequenz des Satzes, daß die Beständigkeit der organischen Substanz nur auf ihrer fortdauernden Neuerzeugung beruht. Kein Strukturteil des Körpers ist an sich etwas Dauerhaftes, sondern wird es nur insoweit, als er bei dem Zerstörungsprozeß, dem er in seinen einzelnen Teilen ausgesetzt ist, in demselben Maße wieder neu ersetzt wird. Damit dies aber möglich ist, müssen auch alle Bedingungen erfüllt sein, an welche die Entstehung einer bestimmten Struktur geknüpft ist. Muskelsubstanz entsteht und erhält sich nur an Orten, wo etwas zu bewegen ist, Knochensubstanz, wo etwas zu stützen und Zug und Druck auszuhalten ist, Nervensubstanz, wo Reize zu empfangen und fortzuleiten sind.

Man hat die komplizierten Erscheinungen, welche zum Teil schon die älteren Naturforscher und Ärzte gekannt und zu erklären versucht haben, in unserer Zeit verständlich zu machen gesucht durch den Satz: es sei zur Erhaltung organischer Gebilde ein funktioneller Reiz, d. h. ein Reiz, welcher in dem gereizten Teil die ihm eigentümliche Funktion hervorruft, erforderlich. ROUX hat hiermit die Hypothese verbunden, daß dem spezifischen funktionellen Reiz jedes Gewebes zugleich eine trophische, die Ernährung anregende Wirkung zukomme. Der funktionelle Reiz soll neben der spezifischen Funktion zugleich auch „direkt oder indirekt“ die Assimilation anregen, welche ohne seine Einwirkung nicht gehörig vorstatten gehen kann; er soll damit zugleich trophisch, die Ernährung lebend, wirken.

Den Sätzen liegt ebenso wie der alten Lehre von der Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches der Teile oder von der Wirkung der Übung etwas Richtiges zugrunde. Aber beide Formeln sind zu eng und zu einseitig gefaßt und dringen nicht bis zum Grund der Sache vor. Denn weder der Ausdruck „funktioneller Reiz“ noch der Ausdruck „Wirkung des Gebrauches und Nichtgebrauches“ ist umfassend genug zur Bezeichnung der meist verwickelten Bedingungen, welche in der oben angegebenen Weise zur Entstehung und zum Bestand einer organischen Struktur erforderlich sind.

Ein Beispiel wird dies am besten zeigen. Eines der am raschesten funktionierenden Organe, auf welches man sich am häufigsten bei den aufgestellten Erklärungen zu beziehen pflegt, ist der Muskel. Beim Worte „funktioneller Reiz“ denkt man hier gewöhnlich an den Impuls, welcher dem Muskel durch seinen Nerven erteilt wird. Durchschneidung, überhaupt Degeneration des Nerven, ruft ja Veränderungen in der Struktur der Muskelfasern und schließlich ihre Atrophie hervor, weil ihnen vom Nerven aus kein „funktioneller Reiz“ mehr erteilt wird.

Hierauf paßt der Ausdruck „Verkümmerung infolge mangelnder funktioneller Reize“ oder „Verkümmerung infolge Nichtgebrauchs“ ganz gut, und soweit scheint alles mit der Erklärung in Ordnung zu sein.

Nun gibt es aber auch Fälle, in denen der Sachverhalt doch ein etwas komplizierterer ist. Ein Muskel kann atrophieren, auch wenn er noch mit seinem leitungsfähigen Nerven verbunden ist. So nehmen bei Kniegelenkankylose die Schenkelmuskeln des Menschen an Volumen ab. Sie können zwar noch vom Nerven aus gereizt werden, aber sie können keine entsprechende Arbeit mehr verrichten, weil die Knochen, welche sie gegeneinander bewegen sollen, absolut unbeweglich geworden sind.

In einem anderen, gewissermaßen entgegengesetzten Falle, verkümmern die Muskeln, wenn man sie von ihren Ursprungs- und Insertionspunkten abgetrennt hat, so daß sie bei ihrer Verkürzung keine Widerstände mehr zu überwinden haben, eine Erscheinung, welche man an Amputationsstümpfen zu beobachten Gelegenheit hat.

Es kommt, wie die zwei angeführten Beispiele lehren, nicht nur darauf an, daß der Muskel vom Nervensystem „funktionelle Reize“ zugeführt erhält und sich zusammenzieht, sondern vor allen Dingen, **wie** er sich zusammenzieht. Das hängt aber wesentlich von den Bedingungen ab, unter denen er sich befindet, besonders von der Art und Größe der zu überwältigenden Widerstände, von der Spannung seiner Fasern usw. Ein Muskel muß die ihm adäquate Arbeit verrichten, um in seinem Bestand erhalten zu werden. Ändern sich daher die Bedingungen, unter denen ein Muskel entstanden ist und zuvor gearbeitet hat, so werden sich nach einiger Zeit auch entsprechende Rückwirkungen in Veränderungen seiner Struktur bemerkbar machen.

Von Wichtigkeit für die Dauerfähigkeit von Strukturen ist auch der Umfang der Zerstörungs- und Neubildungsprozesse, welche in einem Gewebe bei seiner Funktion stattfinden. Strukturen werden sich um so leichter und rascher verändern können, je mehr sie einer Zerstörung bei der Funktion ausgesetzt sind. Denn dann werden sich die infolge veränderter Bedingungen ausbleibenden Neubildungsprozesse bald bemerkbar machen. In dieser Beziehung bestehen offenbar erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Organen und Geweben. Am raschesten verändern sich in ihrer Struktur wohl Muskelfasern, Drüsenzellen und Sinneszellen, in welchen der Stoffumsatz bei ihrer Funktion am größten ist. Beständiger ist schon die Knochensubstanz, bei welcher daher statische Veränderungen der Struktur sich nur nach längeren Zeiträumen und unter konstant einwirkenden Zug- und Druckkräften ausbilden werden. Noch passiver als die Knochen sind vermutlich die Sehnen, Fascien und Bänder, so daß sie, wenn sie einmal gebildet sind, in ihrer Form sich längere Zeit erhalten, auch wenn die Bedingungen ihrer Gebrauchsweise andere geworden sind.

Außerordentlich gering sind endlich offenbar die Zerstörungs- und Neubildungsprozesse in den Zellulosemembranen der Pflanzen; daher sind hier unter bestimmten Bedingungen entstandene Strukturen für gewöhnlich an neue Bedingungen nicht mehr anpassungsfähig. Nur jugendliche Pflanzenteile sind, wie wir später (S. 584) sehen werden, geotropisch und heliotropisch usw. und verändern, wenn sie in andere Lagen gebracht werden, ihre Wachstumsrichtung (Fig. 408); schon fest

verholzte Pflanzenteile dagegen reagieren nicht mehr. Auch an veränderten Zug und Druck können sich die mechanischen Gewebe der Pflanzen nicht mehr anpassen, wie es die Knochen im tierischen Körper tun (s. S. 601). Die in die Dicke wachsenden Baumstämme der Dikotylen und Koniferen behalten die einmal erzeugte Holzmasse, sind daher „fast kompakte, also mechanisch irrational gebaute Säulen“ (JULIUS WOLFF).

SCHWENDENER bemerkt hierzu: „Denken wir uns irgendein jugendliches Organ, dessen Zellwände oder Gewebeschichten dem fraglichen Kurvensystem augenblicklich genau entsprechen, so leuchtet ein, daß jede nachträgliche Streckung notwendig eine Verzerrung desselben herbeiführen muß, sofern nicht gleichzeitig für eine fortwährende Resorption einzelner Gewebelemente und für die Neubildung anderer an günstiger Stelle Sorge getragen ist. Ein solcher Vorgang findet im Gebälke der Knochen tatsächlich statt und ist von JULIUS WOLFF noch neuerdings eingehend dargelegt worden.“ „In vegetabilischen Geweben dagegen kommen höchstens nachträgliche Membranstärkungen an statisch gefährdeten Stellen, z. B. Bildung von Holzparenchym in den Lücken eines gesprengten Bastringes u. dgl., vor; aber eine fortwährende Umgestaltung und Neubildung von Geweben nach Maßgabe der jeweiligen Zug- und Druckspannungen ist nirgends beobachtet. Wäre sie möglich, so würde es z. B. für die Dikotylen mit Dickenwachstum rationell sein, die inneren Jahresringe des Stammes durch einen in zentrifugaler Richtung fortschreitenden Lösungsprozeß in Glykose zu verwandeln und diese zum Aufbau neuer Jahresringe zu verwenden. Ebenso würde im Verlauf der äußeren Dimensionsänderungen noch manche andere Transformation der inneren Architektur erwünscht sein, wenn sie nur ausführbar wäre. Allein die Pflanze steht hier vor unüberwindlichen Schranken, welche die strenge Einkaltung vorgezeichneter Kurvensysteme von vornherein ausschließen.“

Bei den Tieren sind Kliniker und pathologische Anatomen auf die Veränderlichkeit der Gewebe schon früh aufmerksam geworden, weil sie sich ja besonders mit den Störungen der normalen Lebensprozesse und Strukturen zu beschäftigen haben. Vor allen Dingen hat VIRCHOW zur Klärung der sich hier darbietenden Erscheinungen durch seine Zellulärpathologie viel beigetragen. Er hat zuerst die einzelnen Zustände, welche im Leben der Gewebe eintreten und einander ablösen können, scharf unterschieden und sie mit Namen belegt, welche sich seitdem in der pathologischen Anatomie eingebürgert haben. Außer dem normalen Zustand der Organe und Gewebe unterscheidet VIRCHOW 1. einen Zustand der Hypertrophie, 2. der einfachen Atrophie, 3. der Metamorphose oder Metaplasie, 4. der Wucheratrophie, 5. der Hyperplasie, 6. der Degeneration und Nekrose.

Wir wollen auch im folgenden an dieser Einteilung im ganzen festhalten, dabei aber der besseren Übersicht halber die an der Zelle zu unterscheidenden Zustände in zwei Gruppen einteilen, erstens in eine Gruppe, in welcher sich der veränderte Zustand der Gewebe nur in der Beschaffenheit der Protoplasmaprodukte äußert, zweitens in eine Gruppe, in welcher sich noch außerdem auch die Zellkörper an den Veränderungen der Protoplasmaprodukte entweder durch Vermehrung ihrer Kerne oder durch Degeneration beteiligen.

## A. Erste Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äußert sich nur in der Beschaffenheit der Protoplasmprodukte.

### 1. Die Hypertrophie der Gewebe.

Es ist eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Substanz, unter günstigen Bedingungen nicht nur das im Lebensprozeß Verbrauchte zu ersetzen, sondern zugleich einen Mehrwert zu liefern oder es „überzukompensieren“, wie man sich ausdrückt. Die lebende Substanz kann daher über ihr ursprüngliches Maß hinauswachsen und immer mehr fremden Stoff in ihren Lebensprozeß hineinziehen. Eine Überkompensation des Verbrauches kommt auch in der Hypertrophie eines Gewebes, in der Vermehrung der für bestimmte Verrichtung gebildeten Substanz zum Ausdruck. Hierfür verschiedene Beispiele:

Zellen, deren ganzer Stoffwechsel im tierischen Körper darauf eingerichtet ist, aus dem allgemeinen Säftestrom Fette an sich zu ziehen und in ihrem Protoplasma aufzuspeichern, hypertrophieren, wenn im Körper der Verbrauch von Fett für Arbeitszwecke sinkt, während die Zufuhr die gleiche bleibt. Die Fettzellen kommen so in die Lage, mehr Fett aufzunehmen, als sie wieder an die Orte des Verbrauches abgeben können.

Die Epithelzellen der gewundenen Harnkanälchen haben vermöge ihrer spezifischen stofflichen Zusammensetzung die Fähigkeit, aus dem Blute harnfähige Substanzen an sich zu ziehen, und nachdem diese ihr Protoplasma durchsetzt haben, sie wieder nach außen abzugeben. Wenn infolge der Exstirpation einer Niere der von ihr auszuschleudende Anteil an harnfähiger Substanz im Blut zurückbleibt, so wird der anderen Niere ein Überschuß geboten, dadurch eine gesteigerte Tätigkeit hervorgerufen und eine vermehrte Neubildung derjenigen spezifischen Substanzen bewirkt, auf deren Anwesenheit die Eigentümlichkeit der Nierenzellen beruht, harnfähiges Material an sich zu ziehen. Die Nierenzellen vergrößern sich, wie durch Messungen festgestellt ist. Die ganze Niere hypertrophiert.

Am ausgeprägtesten tritt uns die Überkompensation beim Stoffumsatz im quergestreiften und glatten Muskelgewebe entgegen. Die kontraktile Substanz vermehrt sich unter allen Bedingungen, durch welche sie in höherem Maße in Anspruch genommen wird. Mehr kontraktile Teilchen, als sich abnutzen, fügen sich dann den alten an: der Querschnitt des Muskelprimitivbündels wächst, indem sich neue, quergestreifte Primitivfibrillen wahrscheinlich durch Wachstum und Längsteilung der alten ausbilden. Glatte Muskelfasern werden dicker und länger, wie in der hypertrophischen Darmwand oberhalb einer Stenose, oder in der Wand der Harnblase bei Prostatahypertrophie, oder in der schwangeren Gebärmutter. Mehrleistungen, die innerhalb bestimmter Grenzen an das arbeitende muskulöse Organ gestellt werden, fördern sein Wachstum und rufen allmählich eine größere Leistungsfähigkeit hervor, bis ein neues Gleichgewicht zwischen der von einem Muskel zu leistenden Arbeit und der Masse der zur Arbeit beanspruchten Substanz hergestellt ist. Die Muskeln eines Armes, welche tagüber beständig, aber nur zu leichter Arbeit in Bewegung gesetzt werden, verhalten sich ganz anders in der Ausbildung kontraktiler Substanz als die Muskeln eines Turners, welcher schwere Hanteln nur stundenweise hebt, oder eines Schmiedes, welcher beim Amboß den schweren Eisenhammer schwingt. Nicht die Kontraktion allein, sondern vor allen Dingen die



Größe des hierbei zu bewältigenden Widerstandes, die Größe der Last ist es, welche den Muskel stärkt. Muskelsubstanz findet die zu ihrer Entstehung, sowie die zu ihrer Weiterbildung erforderlichen Bedingungen nur an Stellen, wo Muskelarbeit, und in dem Maße, in welchem solche zu verrichten ist. Daher paßt sich überall das Muskelsystem von selbst innerhalb gewisser Grenzen den ihm im Organismus gestellten Bedingungen an und wird in seiner ungleich starken Ausbildung in den verschiedenen Abschnitten des Gefäßsystems, des Darmkanals, der Teile des Skeletts von selbst reguliert.

Es geht hier in der Ökonomie der Lebewesen wie in der menschlichen Gesellschaft, in welcher verstärkte Nachfrage nach einem Gebrauchsgegenstand von selbst auch die Bedingungen für seine stärkere Erzeugung schafft und so mit der Zeit auch ein vergrößertes Angebot hervorruft.

Den hier begründeten Ideengang hat PFLÜGER in seiner Schrift: „Die teleologische Mechanik der lebenden Natur“ in einer mehr teleologischen Fassung in dem Satz ausgedrückt: „Die Ursache des Bedürfnisses ist zugleich auch die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses.“ Und er fügt an späterer Stelle hinzu: „Dies führt uns leicht zur Erkenntnis, daß, wenn eine Zelle durch starke Arbeit Stoff und Kraft verbraucht hat, abermals der Verlust die Ursache des Wiedergewinnes sein muß. Diejenigen Stellen, wo aus dem Gebäude der lebendigen Organisation Bausteine ausgetreten sind, werden mit starken Anziehungen begabt sein, welche sie zur Wiedereinführung neuen Nährmaterials befähigen. Es ist aber eine Tatsache, daß bei größeren Verluste infolge verstärkter Arbeit solche Bedingungen entstehen, denen zufolge immer etwas mehr wiedergewonnen wird, als verloren ging. Denn der anhaltend stärkere Gebrauch läßt ein Organ an Masse und Kraft zunehmen. Deshalb werden Muskeln durch größere Arbeit umfangreicher und bedeutenderer Anstrengung fähig. Das Bedürfnis nach größerer Arbeitskraft hat diese zur notwendigen Folge.“

## 2. Die Atrophie der Gewebe.

Wie schon oben erwähnt, zerstört sich jede Struktur im Organismus allmählich von selbst, wenn sie nicht mehr den Bedingungen entspricht, unter welchen sie entstanden ist, und deren sie daher auch zu ihrer Erhaltung bedarf. Die Atrophie bildet daher die Kehrseite der Hypertrophie. Wenn die Neubildung von Fett und Drüsensekret, von Muskel- und Nervensubstanz infolge veränderter Bedingungen unterbleibt, so muß Atrophie der betreffenden Gewebe eintreten, weil sich jetzt in ihnen allein der natürliche Verbrauch und die Abnutzung durch den Lebensprozeß geltend macht.

Nach langem Hungern oder bei sehr starkem Stoffverbrauch verliert die Fettzelle an Umfang, weil ihr aufgespeichertes Fett von den Arbeitsorganen des Körpers in Anspruch genommen und nach den Orten des stärkeren Verbrauches geschafft wird. Der in der Zelle eingeschlossene Fetttropfen wird kleiner und kleiner und zerfällt schließlich in einzelne Tröpfchen, die ebenfalls schwinden können. Nur das Protoplasma mit dem Kern bleibt als Rest der Zelle zurück, welche so von einer einfachen Bindegewebszelle kaum noch zu unterscheiden ist.

Eine Drüse, die nicht mehr oder nur spärlich sezerniert, nimmt an Volumen ab; ihre Zellen verkleinern sich. Am leichtesten kann dieser Zustand durch Durchschneidung des Drüsennerven hervorgerufen

werden, weil dann die Reflexreize aufhören, durch welche das Drüsengewebe normalerweise zur Sekretion angeregt wird. Er wird daher auch in der pathologischen Anatomie als die neurotische Atrophie bezeichnet. So verkleinert sich z. B. nach den Untersuchungen von CL. BERNARD und HEIDENHAIN infolge der oben genannten Operation die „paralytische Unterkieferdrüse“ des Hundes sehr erheblich. „Sie gewinnt im frischen Zustande ein wachsgelbes Aussehen und zeigt bei der mikroskopischen Untersuchung ein unverkennbar verändertes Verhalten. Zwischen zahlreichen Acinis, deren Zellen den Bau der Zellen untätiger Drüsen besitzen, liegen zerstreut andere von der charakteristischen Form der Acini tätiger Drüsen, in denen Schleinzellen von gewöhnlichem Habitus nicht vorhanden sind.“ (HEIDENHAIN, l. c. S. 89.)

Wie bei der Hypertrophie, so treten auch bei der Atrophie die Erscheinungen um so rascher und prägnanter zutage, je mehr es sich um Gewebe handelt, deren Arbeitsleistung an lockorganisierte Protoplasmaprodukte gebunden ist, welche sich durch lebhaften Stoffwechsel und leichte Zerstörbarkeit auszeichnen. Obenan stehen in dieser Beziehung das Muskel- und das Nervengewebe.

Die Muskelprimitivbündel nehmen durch Schwund von kontraktile Substanz sowohl in der Längen- als in der Dickendimension unter den verschiedenartigsten Bedingungen ab. Unter ihnen ist erstens die Abtrennung des Muskels von seinen Ursprungs- und Insertionspunkten zu nennen. Hierdurch verlieren die Muskelfasern ihre normale Spannung und Dehnung. Wenn sie sich zusammenziehen, sind die bei Kontraktion zu bewältigenden Widerstände vermindert, da die Muskelfasern an nachgiebiges und dehnbare Bindegewebe angreifen. Der Muskel hat daher, auch wenn er innerviert wird, weniger Arbeit als früher zu leisten. Eine zweite Ursache der Atrophie ist verminderter oder ganz aufgehobener Gebrauch der Muskeln. Muskelgruppen, die infolge starker Arbeit beim Turnen oder in einem Berufe hypertrophisch geworden sind, verkleinern sich wieder, wenn sie infolge veränderter Lebensweise während längerer Zeit verhältnismäßig untätig geblieben sind. Mangelhafte Bewegung der Extremitäten bei langwierigen Krankheiten infolge chirurgischer Operationen usw. führt zu atrophischen Prozessen geringeren Grades. Am häufigsten wird endlich die Außerfunktionssetzung der Muskeln hervorgerufen durch verschiedenartige Erkrankungen im Bereich des Nervensystems, welche Degenerationen motorischer Nervenfasern zur Folge haben: essentielle Kinderlähmung, progressive spinale Muskelatrophie, Lähmung nach Apoplexien. Sie läßt sich experimentell durch Durchschneidung des zugehörigen motorischen Nerven am leichtesten und vollständigsten erzielen.

Höhere Grade von Atrophie der Muskelfasern bleiben nicht auf eine einfache Abnahme der kontraktile Substanz beschränkt, sondern äußern sich bald auch in einer mikroskopisch wahrnehmbaren Veränderung ihrer Struktur. Fettglänzende Körnchen mit Tropfen treten im Inhalte auf. Die Querstreifung wird dadurch undeutlicher und schwindet schließlich vollständig. Die zerfallende kontraktile Substanz wird hierauf ganz resorbiert: von einem Muskelprimitivbündel bleibt nichts als das Protoplasma mit den Kernen zurück. Während das keiner Funktion mehr dienende Protoplasmaprodukt seine Rolle im Organismus ausgespielt hat, bleibt das Protoplasma mit den Kernen, die „forming matter“, erhalten.

Gleich der Muskelfibrille zerfällt auch nach kurzer Zeit die außer Dienst gesetzte Nervenfibrille. Wie für jene zu ihrer Erhaltung die Kontraktion, so ist für diese eine zeitweise Erregung durch Nervenreize erforderlich.

Da ferner die Aufgabe der Nervenfasern darin besteht, verschiedene Organe zu gemeinsamer Funktion zu verbinden, so ist die Durchschneidung der Nervenfasern ein vorzügliches Mittel, nicht nur um physiologisch den Ausfall von Funktionen, sondern auch histologisch die Atrophien von Strukturen zu studieren, welche den ausgefallenen Funktionen dienen. Mit der motorischen Nervenfasern degeneriert die zugehörige motorische Endplatte und das Muskelp primitivbündel. Würde man noch genauer und weiter den Prozeß verfolgen, so würde man gewiß auch damit in Zusammenhang stehende Veränderungen an den Sehnen eines atrophischen Muskels und an dem zum Insertions- oder Ursprungspunkt dienenden Knochengewebe wahrnehmen können.

Degeneration sekretorischer Fasern bewirkt Veränderungen am Drüsengewebe. Durchschneidung eines Sinnesnerven hebt die Funktion der mit ihm zusammenhängenden nervösen Endapparate auf und ruft infolge der mangelnden Reizfortleitung degenerative Prozesse auch an den reizaufnehmenden Apparaten hervor. Wie S. MEYER (XVIII 1897) durch Durchschneidung des Nervus glossopharyngeus vom Kaninchen feststellte, beginnen schon 30 Stunden nach der Operation Veränderungen an den Geschmacksknospen der Papilla foliata nachweisbar zu werden. Es bildet sich eine Wucherung von Zellen am Fuß der Knospen aus, welche durch ihre Abgrenzung gegen das Epithel mehr und mehr verwischt wird. Die Zellen der Knospen verlieren ihre charakteristische Form und wandeln sich in indifferente Elemente des Plattenepithels um. Am 12. Tage sind alle Geschmacksknospen spurlos verschwunden; an ihre Stelle ist ein gewöhnliches Plattenepithel getreten. In ähnlicher Weise berichtet COLASANTI von Degeneration der Riechschleimhaut nach Durchschneidung des Nervus olfactorius, was indessen von NEUBERGER usw. in Abrede gestellt wird.

Die Atrophie von Sinnesapparaten nach Nervendurchschneidung ist von besonderem theoretischen Interesse, weil sie eintritt, trotzdem die äußeren „funktionellen Reize“ niemals aufhören auf sie einzuwirken. Die Geschmacksknospen werden von denselben Flüssigkeiten wie zuvor umspült; was gestört wird, ist allein die Reizfortleitung in der degenerierten Nervenfasern. Auch diese Art der Außerfunktionssetzung ist daher schon imstande, in den Zellen die eigentümlichen Strukturen zu zerstören, durch welche sie sich als funktionierende Sinneszellen auszeichnen, und sie dadurch wieder in indifferente Elemente umzuwandeln.

### 3. Funktionswechsel. Metamorphose und Metaplasie der Gewebe.

Je nach den Bedingungen, durch welche die Prozesse des Zerfalls und der Neubildung bei dem Stoffwechsel in den Geweben reguliert werden, lassen sich an ihnen drei verschiedene Zustände unterscheiden, die auf den vorausgegangenen Seiten besprochen wurden. Es kann sich erstens ein Gewebe in seinem normalen Bestand erhalten, wenn in dem durch die Verhältnisse regulierten Stoffwechselprozeß sich Zerstörung und Neubildung die Wage halten. Zweitens kann die Zerstörung, drittens die Neubildung überwiegen und im zweiten Fall zur Atrophie, im dritten zur Hypertrophie führen.

Nun ist aber auch noch ein vierter Zustand möglich: Die formative Tätigkeit der Zelle kann durch veränderte Lebensbedingungen in ganz andere Bahnen gelenkt werden und an Stelle des zerstörten ein anders geartetes Protoplasmaprodukt an bilden. Die Richtung des Stoffwechsels der Zelle verändert sich. Wie einzelne Organe, erleiden auch die Gewebe einen Funktionswechsel und damit selbstverständlicherweise eine veränderte Struktur. Daher unterscheiden wir im Eigenleben der Gewebe außer der Erhaltung des normalen Bestandes, außer Atrophie und Hypertrophie, jetzt viertens noch die Gewebismetamorphose oder die Metaplasie. Je nachdem diese infolge von Bedingungen erfolgt, die für den Bestand des Organismus nützlich oder schädlich sind, lassen sich physiologische und pathologische Gewebismetamorphosen unterscheiden.

#### a) Die physiologischen Gewebismetamorphosen.

Während der Entwicklung eines Organismus aus dem Ei bieten sich uns, namentlich in der Gruppe der Stützgewebe, verschiedenartige interessante Gewebismetamorphosen dar, deren Studium für das Eigenleben der Gewebe außerordentlich lehrreich ist. Gallert- und Bindegewebe, Knorpel und Knochen machen eine einzige Formenreihe aus, in welcher eine in die andere Form sich umwandeln kann.

Das Gallertgewebe ist die einfachste und ursprünglichste, zugleich aber auch die am wenigsten leistungsfähige Form der Stützsubstanz, die sich in der Entwicklung aller Wirbeltiere zwischen den Keimblättern zuerst ausbildet. Es wird normalerweise teils in faseriges Bindegewebe, teils in Knorpel auf weiteren Stadien des Entwicklungsprozesses umgewandelt. Im ersten Fall produzieren die Gallertzellen, welche in ihrem Stoffwechsel eine Zeitlang nur Mucin abgesondert haben, infolge irgendeines Anreizes Kollagen, das sich der Oberfläche ihres Protoplasmakörpers in feinen, zu einem Bündel vereinten Fibrillen ablagert. So entsteht das fötale Bindegewebe, das aus einem Gemisch ursprünglich ausgeschiedener, schleimiger Grundsubstanz und neu ausgebildeter, leimgebender Fasern zusammengesetzt ist. Dasselbe kann die eingeleitete Metamorphose noch weiter fortsetzen und zum reifen Bindegewebe werden, indem die schleimige Grundsubstanz infolge veränderten Stoffwechsels des Gewebes aufgebraucht und nicht wieder erzeugt, dagegen immer mehr Kollagen in der Form von Fasern gebildet wird.

Das faserige Bindegewebe selbst ist ein wahrer Proteus durch die zahlreichen und sehr verschiedenartigen Modifikationen, welche es an verschiedenen Stellen des Körpers durch die auf es einwirkenden, eigenartigen Bedingungen erfährt. Je nachdem es abscherenden Kräften oder Zug in einer oder mehreren Richtungen ausgesetzt ist oder noch anderen Aufgaben zu dienen hat, gestaltet es sich hier zu lockerem und interstitiellem, dort zu retikulärem, dort zu straffem, geformtem Bindegewebe, zu Sehnen, Fascien, Aponeurosen, Bändern um.

Noch in anderen Richtungen können die chemischen Prozesse in den Bindegewebszellen aus uns unbekanntem Ursachen in andere Bahnen gelenkt werden und zu neuen Arten formativer Tätigkeit führen.

Elastin entsteht beim Stoffwechsel der Zelle und scheidet sich in einer für diese Substanz wieder charakteristischen Weise in feinen Fäser-

chen aus, die eine ausgesprochene Neigung haben, Seitenästchen zu treiben und sich dadurch untereinander zu Netzen zu vereinigen. Je nach der verschiedenen, durch äußere Bedingungen regulierten Mischung elastischer und leimgebender Fasern gehen wieder mannigfache neue Gewebismetamorphosen hervor.

An manchen Orten im Körper gewinnen ferner die Bindegewebszellen stärkere Affinitäten, durch die sie aus dem Säftestrom entweder Kalksalze oder Fette an sich ziehen. Indem die Kalksalze mit dem Kollagen chemisch fest verbunden werden, wandelt sich faseriges Bindegewebe in Knochensubstanz um. Am unmittelbarsten läßt sich diese Metamorphose an den verknöchern den Sehnen der Vögel verfolgen. Die „Häutchenzellen“ der Sehnenfasern nehmen eine den veränderten Bedingungen entsprechende neue Form an. Wie die sternförmigen Gallertzellen mit der Entstehung der Bindegewebsfasern sich in Häutchenzellen umgewandelt haben, so bilden sich jetzt wieder die Häutchenzellen mit der Entstehung der Knochengrundsubstanz in die ihr angepaßten zackigen Knochenkörperchen um.

Dadurch daß an manchen Orten Bindegewebszellen Fett aus dem Säftestrom an sich ziehen und in ihrem Protoplasma in größerem Maßstab abscheiden, geht aus lockerem Bindegewebe Fettgewebe hervor, und dieses kann sich unter Umständen wieder zu Bindegewebe rückbilden, wenn das Fett durch Atrophie aus den Zellen schwindet.

Zu den schon aufgezählten zahlreichen Metamorphosen gesellt sich noch weiter der Faserknorpel hinzu. Er entsteht, wenn Zellen, die ursprünglich leimgebende Fasern ausgeschieden haben und als Bindegewebskörperchen zwischen ihnen erhalten geblieben sind, ihre formative Tätigkeit ändernd, Chondrin auf ihrer Oberfläche anbauen und, sich mit einer Knorpelkapsel umgebend, nunmehr als Knorpelkörperchen erscheinen.

Eine zweite Reihe von Metamorphosen führt vom Gallertgewebe durch das Knorpel- zum Knochengewebe hindurch. Indem in die schleimige Grundsubstanz das konsistentere Chondrin abgelagert wird, entsteht als Mischprodukt der Vorknorpel, der wieder verschiedenartiger Umwandlungen fähig ist (Hyalinknorpel, elastischer Knorpel, Knochen).

Unter den Begriff der Metaplasie lassen sich endlich auch die oft tiefgreifenden Umwandlungen einreihen, welche die Knochen sowohl während ihrer Entwicklung als auch später bei der Veränderung der statischen Verhältnisse erleiden, wie es nach den noch genauer zu besprechenden Untersuchungen von ROUX und von JULIUS WOLFF der Fall ist. Wenn sich die Struktur der Spongiosa infolge einer veränderten Richtung der Zug- und Druckkurven umbildet, so werden ältere Knochenbälkchen, soweit sie nicht mehr mechanisch in Anspruch genommen sind, entweder verdünnt oder selbst ganz aufgelöst; der von ihnen vorher eingenommene Raum wird durch rotes Knochenmark ausgefüllt, während sich neue Bälkchen in anderen Richtungen anlegen oder alte in entsprechender Weise verstärkt werden.

Neben den Bindesubstanzen, welche allerdings die zahlreichsten und lehrreichsten Beispiele für Metaplasien liefern, sind auch die übrigen Gewebe als Zeugen in der uns beschäftigenden Frage heranzuziehen.

Platte Epithelzellen können durch veränderte Bedingungen veranlaßt werden, sich in kubische oder zylindrische Elemente umzuwandeln, wie umgekehrt Zylinderzellen sich auch abplatten können. In

dem später genauer beschriebenen Fall der Linsenregeneration wachsen z. B. Pigmentzellen des Irisrandes, welche vom Epithel des sekundären Augenbecklers, also von der Wand des ersten embryonalen Hirnbläschens abstammend, zu langen Linsenfasern aus. Indifferente Epithelzellen können sich ferner in diese oder jene Art von Sinneszellen differenzieren, wie die im Kapitel XXV besprochenen Erscheinungen der Regeneration und Heteromorphie lehren, und umgekehrt können Sinneszellen wieder ihren spezifischen Charakter verlierend, z. B. beim Abtrennen von ihren Sinnesnerven, zu indifferenten Epithelzellen werden (siehe das Beispiel der Degeneration der Geschmacksknospen, S. 573).

Selbst den Charakter eines Gallertgewebes können Epithelzellen durch Metamorphose annehmen, wobei an die Umwandlungen im Schmelzorgan der Säugetiere erinnert sei. Hier scheiden ursprünglich polygonale Epithelzellen eine gallertartige Grundsubstanz aus und wandeln sich selbst in sternförmige Zellen mit langen, untereinander anastomosierenden Ausläufern um. So entsteht die Schmelzpulpa, welche sich in nichts von einem Gallertgewebe unterscheiden läßt.

Überhaupt ist ja das Epithelgewebe, wie uns die Entwicklungsgeschichte auf das deutlichste lehrt, das Muttergewebe, aus dem sich die übrigen Gewebsformen direkt oder indirekt herleiten. Aus den primären Keimblättern, die nichts anderes als embryonale Epithellagen sind, entsteht das Gallertgewebe, wie sich besonders klar bei Ctenophoren und Echinodermlarven verfolgen läßt: aus ihnen leitet sich ferner das Muskelgewebe her, nicht minder das Nervengewebe. Für die Entstehung der Gewebe bilden die Cölenteraten einen hochinteressanten Tierstamm: bei ihnen liegen zum Teil Muskel- und Ganglienzellen noch in der äußeren und inneren Epithelschicht des Körpers, in dem Ektoderm und Entoderm, und können daher auch als Epithelmuskelzellen und Epithelnervenzellen bezeichnet werden. Auch läßt sich hier in schöner und lehrreicher Weise verfolgen, wie die Epithelmuskelzellen sich aus dem Verbande mit dem Epithel allmählich ablösen und zu einem selbständigen, in das Mesenchym eingeschlossenen Muskelgewebe (quergestreiften Muskelblättern und Muskelfasern) werden.

Metaplasien setzen in der Regel einen noch jugendlichen, weniger scharf fixierten Charakter der Zellen voraus; daher sie am häufigsten während des embryonalen Lebens zu beobachten sind. Wenn dagegen die Zellen schon nach einer vorausgegangenen längeren Entwicklung und nach ihren konstant gewordenen Beziehungen zu den übrigen Teilen des Körpers (vgl. S. 540) auf eine ganz bestimmte Funktion eingestellt und dementsprechend durch Ausbildung feststrukturierter Protoplasma-Produkte hochgradig differenziert sind, so behalten sie dann auch den erworbenen Charakter mit größerer Zähigkeit fest. Dann liefern die Zellen während des Wachstums eines Gewebes bei ihrer Teilung nur wieder Tochterzellen ihresgleichen, wie Epithel-, Bindegewebs-, Knorpel-, Muskelzellen u. a. Hierdurch sind viele Forscher und besonders pathologische Anatomen zur Annahme eines Gesetzes der Spezifität der Zellen und zu dem Satz: *Omnis cellula e cellula ejusdem generis* veranlaßt worden (vgl. S. 557). Daß derselbe einer näheren Erläuterung und Einschränkung bedarf, ist schon an verschiedenen Stellen der allgemeinen Biologie gezeigt worden.

Aber auch bei hochgradig differenzierten Zellen kann gelegentlich noch eine Metaplasie erfolgen, doch in diesem Fall gewöhnlich nur in

der Weise, daß die unzweckmäßig gewordenen Strukturen zuvor zerstört werden, ehe eine neue an ihre Stelle tritt. Knorpelgrundsubstanz wird aufgelöst, ehe bei der Entstehung von Knochen auf knorpeliger Grundlage leimgebendes Knochengewebe an seine Stelle tritt. Ebenso wird Knochengewebe, wenn seine Architektur nicht mehr der veränderten Beanspruchung genügt, wieder zerstört und durch neu geordnete Knochenbälkchen ersetzt. Zerstörung und Wiederaufbau greifen hier naturgemäß ineinander. Ein großartiges Beispiel dieser Art liefert der als Histolyse bekannte Vorgang in der Metamorphose der Insekten, wenn während des Puppenstadiums der Körper der Raupe in den des Schmetterlings umgebaut wird.

b) Die pathologische Gewebsmetamorphose.

Metaplasien spielen auch bei krankhaften Prozessen im Körper eine große Rolle. Alle Lehrbücher der allgemeinen Pathologie beschäftigen sich daher sehr eingehend mit ihnen. Nach starken Adremlüssen verliert das gelbe Knochenmark seinen Fettgehalt und gewinnt das Aussehen von Schleimgewebe.

„Bei Arthritis fungosa (Fig. 406) verflüssigt sich die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels zu einer mucinhaltigen Gallerte; es wandeln sich die dadurch frei werdenden Knorpelzellen in sternförmige, untereinander anastomosierende Zellen um, so daß ein Gewebe entsteht,



Fig. 406. Metaplasie des Knorpels in retikuliertes Gewebe bei Arthritis fungosa. Vergr. 400fach. Nach ZIEGLER a Hyaliner Knorpel. b Aus verzweigten Zellen bestehendes Gewebe. c Durch Auflösung der Knorpelgrundsubstanz frei gewordene Knorpelzellen in Schleimgewebszellen übergehend.

das in seinem Bau dem Schleimgewebe oder dem Stützgewebe des Knochenmarks entspricht.“

Bei intensiven Ernährungsstörungen werden manche Organe und Gewebe von der amyloiden Entartung befallen; es entsteht eine eigentümlich wachsartig glänzende Substanz, ein modifizierter, durch charakteristische Reaktion ausgezeichneter Eiweißkörper, der anstelle der normalen Interzellularsubstanzen zur Ablagerung kommt. Denn „die amyloide, degenerative Metaplasie ist eine lediglich auf die Bindesubstanzen beschränkte Erkrankung. Sie beginnt entweder in der Wand und der schleimartigen Umhüllung der Kapillaren oder in den glashellen Säumen verdichteter Bindesubstanz, womit das Stroma sich gegen die eingeschlossenen, spezifischen Parenchymteile abgrenzt; und nicht die Muskeltasern selbst sind es, die amyloid degenerieren, sondern das sogenannte Perimysium internum und die Kittsubstanz zwischen ihnen.

ebenso in der Leber nicht die Zellen, sondern das Stroma, und in der Milz und den Lymphdrüsen nicht die Pulpa und Lymphzellen, sondern die Gerüstbälkchen.“

Bei der ADDISON'schen Krankheit füllen sich die Zellen des Rete Malpighii mit Pigment, so daß die Haut eine eigentümliche Bronzefärbung (Bronze-skin) gewinnt.

Sehr häufig sind abnorme Kalkablagerungen in den Arterienwänden älterer Individuen und in vielen Knorpeln. Rippenknorpel zeigen im Alter die bekannte faserige oder asbestartige Zerklüftung der Interzellularsubstanz.

In ähnlicher Weise treten bei pathologischen Prozessen noch vielfach Veränderungen im Stoffwechsel ein, welche mit Bildung oder Ansammlung abnormer Stoffe und mit ihrer Abscheidung im Protoplasma der Zellen oder in der Zwischensubstanz verbunden sind. Hier werden allerdings meist die Gewebe in schädlicher Richtung verändert, so daß alle diese Metaplasien den Charakter der Degeneration an sich tragen.

### **B. Zweite Gruppe. Der veränderte Zustand der Gewebe äußert sich außer in der Beschaffenheit der Protoplasmaprodukte auch in der Beschaffenheit von Protoplasma und Kern.**

Bei Untersuchung der Frage, an welchen Stellen des Körpers im ausgebildeten Zustand Kernteilungsfiguren vorkommen, fällt es auf, daß solche in Zellen, die mit einer spezifischen Funktion betraut sind, solange sie normal fungieren, fast stets vermißt werden. Nach den umfassenden, mit den zuverlässigen Mitteln der modernen Färbungsmethoden ausgeführten Untersuchungen von BIZZOZERO finden in den sezernierenden Zellen der verschiedensten Drüsen keine Kernteilungen statt. Noch weniger ist dies bei Ganglienzellen der Fall. Ebenso werden die Eizellen, wenn sie in das Stadium treten, in welchem sie Reservestoffe aufzuspeichern beginnen, absolut unfähig zur Teilung. Sie wachsen oft zu einer gewaltigen Größe heran, vermehren sich aber nicht mehr. Auch nimmt der Kern als Keimbläschen eine Beschaffenheit an, welche ihn ebenfalls als ganz ungeeignet zur Teilung erscheinen läßt.

Daß im Leben der Eizelle Zeiten sehr lebhafter Vermehrung und Zeiten von Teilungsunfähigkeit abwechseln, läßt sich in eklatanter Weise besonders bei Untersuchung der Eiröhren von Nematoden feststellen. In ihnen sind drei verschiedene Abschnitte, als Keimzone, Wachstumszone und Reifezone zu unterscheiden. In der Keimzone findet man die Ureier in außerordentlich lebhafter Vermehrung. In der Wachstumszone dagegen ist ihre Vermehrungsfähigkeit vollkommen erloschen; keine einzige Mitose ist mehr anzufinden, dagegen beginnen jetzt die Zellen durch Aufspeicherung von Dottermaterial zu wachsen. Erst mit Abschluß des Wachstums kehrt die Fähigkeit zur Kernsegmentierung in der Reifezone wieder, indem das Keimbläschen aufgelöst, aus einem Teil seines Inhalts die Polspindel und darauf die erste Polzelle gebildet wird.

Angesichts derartiger Beobachtungen läßt sich die Frage aufwerfen: Durch welche Ursachen werden Zellen oft während langer Zeiträume in einen Zustand der Teilungsunfähigkeit versetzt? — Die Antwort scheint uns nahe zu liegen, wenn wir beachten, daß Teilungsunfähigkeit besonders bei solchen Zellen beobachtet wird, welche in energischer Weise eine bestimmte, spezifische Funktion ausüben, sei es, daß sie als Drüsen-



zellen Sekret abcheiden, oder als Ganglienzellen vom Nervenstrom erregt werden, oder als Eizellen Nahrungsmaterial für die Zukunft aufspeichern usw. Wie uns scheint, wird hier alles in die Zelle aufgenommene Nährmaterial einseitig nur für die Zwecke derjenigen Funktion verwandt, auf welcher die Eigenart der betreffenden Zelle beruht, während das Wachstum des Idioplasma dabei zurückgedrängt wird. Mit der Arbeitsteilung ist daher besonders für die Zellen, welche eine intensive Arbeit leisten, dabei einem leichteren Zerfall ausgesetzte Plasmaproducte bilden und einen spezifischen Stoffwechsel unterhalten, eine Abnahme ihrer Vermehrungsfähigkeit verbunden. Die mehr indifferent gebliebenen Zellen des Körpers dagegen bewahren ihre Teilfähigkeit mehr oder minder.

Nach dem Mitgeteilten stehen offenbar formative und reproduktive Prozesse in einer gewissen Abhängigkeit voneinander, indem der eine Prozeß den anderen ausschließt. Es ist dies ein sehr wichtiger Punkt, der uns zur Erklärung für viele Erscheinungen bei der Entwicklung und dem Wachstum der Pflanzen und Tiere dienen kann. Als solche sind bei den Pflanzen zu nennen die Beschränkung des Wachstums auf einzelne Vegetationspunkte und Schichten von embryonal, d. h. teilfähig gebliebenen Zellen (Cambiumschicht). Entsprechendes findet sich bei Tieren, bei denen auch von bestimmten Stellen des Körpers und der einzelnen Organe das Weiterwachstum, wenn auch nicht in so ausgeprägter Form wie bei den Pflanzen, bewirkt wird. Dagegen hört in allen Körperteilen, wo volle histologische Differenzierung eingetreten ist, die Teilbarkeit der Zellen mehr oder minder auf.

Auch bei den oben als Atrophie und Hypertrophie beschriebenen Zuständen lassen sich Beziehungen zwischen formativer und reproduktiver Tätigkeit feststellen. In leichteren Graden der Atrophie und der Hypertrophie, welche man dann als einfache bezeichnet, bleiben die Veränderungen auf die Protoplasmaproducte allein beschränkt. Bei allen Ursachen indessen, welche in intensiver Weise in den normalen Verlauf des Stoffwechsels der Zelle eingreifen, bei nutritiver Reizung der Zelle, wie sich VIRCHOW ausdrückt, werden außer den Plasmaproducten auch die bildenden Substanzen der Zelle selbst, Protoplasma und Kern, in Mitleidenschaft gezogen. Mehr oder minder lebhaftere Vermehrungsprozesse beginnen alsdann infolge der veränderten Existenzbedingungen in einem Gewebe aufzutreten, sowohl bei höheren Graden von Atrophie als von Hypertrophie. Im einen Fall redet man von einer Wucheratrophie, im andern Fall von einer Hyperplasie (Virchow).

#### 4. Wucheratrophie.

Atrophie, verbunden mit Vermehrung der Kerne, beobachtete FLEMMING beim Fettgewebe. Bei langsam eintretendem, aber über längere Zeit sich ausdehnendem Fettschwund infolge ungenügender Ernährung fand er in vielen Fettläppchen den größten Teil der Zellen, deren Fettgehalt stark herabgesetzt war, mit zwei, drei oder vier Kernen versehen, welche in der den Fetttropfen einschließenden Protoplasmahülle verteilt waren. Bei starker Nahrungsentziehung und akuten Krankheitsattacken tritt nach den Untersuchungen von FLEMMING - bei Tieren schon nach wenigen Tagen - eine hochgradige Wucherung der Kerne zugleich mit dem Schwund und Zerfall des Fetttropfens auf; um die

einzelnen Kerne sammelt sich das gleichfalls vermehrte Protoplasma an und grenzt sich ab, so daß es aussieht, als ob innerhalb der mit Serum und Fettkügelchen erfüllten Membran der Fettzelle sich eingedrungene Lymphkörperchen befänden.

In ähnlicher Weise treten Kernwucherungen in der degenerierenden Muskel- und Nervenfaser auf. Dort sind es die Kerne der Muskelkörperchen, hier der SCHWANNschen Scheide. Beim Muskelprimitivbündel entstehen so auf vorgeschrittenen Stadien der Degeneration innerhalb des unveränderten Sarkolemmeschlauches kernhaltige Protoplasmanmassen, welche mehr oder minder voneinander isoliert sind: sie nehmen, wenn die kontraktile Muskelsubstanz die Querstreifung verloren hat und in einzelne Schollen zerfallen ist, diese zum Teil in sich auf und beschleunigen ihren weiteren Zerfall und ihre Resorption. In ähnlicher Weise treten Zellen, die durch Wucherung der Kerne der SCHWANNschen Scheide und des sie umhüllenden Protoplasmas entstanden sind, in den mit den Zerfallsprodukten des Achsenzylinders und der Myelinscheide erfüllten Neurilemmschläuchen auf und vermitteln ihre Resorption. — Ebenso wurden Kernwucherungen bei der Atrophie der Geschmacksknospen beobachtet.

Hieraus läßt sich der allgemeine Schluß ziehen: Während bei höheren Graden der Atrophie die spezifischen Strukturen, auf denen die Eigenart der einzelnen Gewebe beruht, zugrunde gehen, bleiben die Zellen selbst nicht nur als solche erhalten, sondern ihre Kerne werden sogar durch den Zerfallsprozeß der Protoplasmaprodukte und durch den veränderten Stoffwechselprozeß noch zu Wachstum und zu wiederholter Teilung angeregt.

### 5. Hyperplasie.

Wie bei der Atrophie ist auch bei der Hypertrophie die Veränderung an den Protoplasmaprodukten in gewissen Fällen mit einer Vermehrung der Kerne verbunden. Man bezeichnet sie dann als eine Hyperplasie. Sie scheint besonders in den Fällen zustande zu kommen, in denen die Inanspruchnahme der hypertrophierenden Organe, wie einzelner Drüsen und Muskeln, eine übermäßig große ist.

Bei Exstirpation der einen Niere oder eines großen Teiles der Leber, der Schilddrüse, der Speicheldrüse werden in dem zurückgebliebenen Teil außer der nachweisbaren Vergrößerung der Drüsenzellen selbst auch Kernteilungsfiguren und Wucherungen einzelner Elemente eine Zeitlang wahrgenommen. Bei häufig und stark in Anspruch genommenen Muskeln treten in einzelnen Primitivbündeln die Muskelkörperchen gleichfalls in Vermehrung ein. So entstehen vergrößerte, besonders kernreiche Fasern, welche wahrscheinlich zu einer Vermehrung der Fasern auf dem Wege der Längsspaltung, zu einer Hyperplasie des Muskelgewebes führen. Die Vermehrung der Zellen ist hier durch andere Reize als bei den Prozessen der Atrophie herbeigeführt und bleibt im Verhältnis zu ihnen auch auf einen viel geringeren Grad beschränkt.

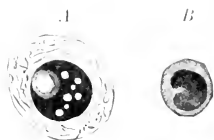
### 6. Degeneration und Tod der Zelle (Nekrose).

Auch wenn ein vielzelliger Organismus selbst noch in voller Lebendigkeit steht und von der Zeit weit entfernt ist, wo er dem Tod ver-

fallen ist, können doch gleichwohl einige seiner Zellen allmählich oder plötzlich infolge lokaler Störungen und ungünstiger Lebensbedingungen absterben. Die eingetretene Degeneration kann man gewöhnlich an einigen charakteristischen Veränderungen sowohl des Protoplasmas als des Kerns erkennen. Das Protoplasma der Zellen wird trüber. Es treten in ihm kleinere und größere Körnchen auf, die wie Fett glänzen und sich auch wie dieses durch Osmiumsäure schwärzen. Auf experimentellem Wege haben OSCAR und RICHARD HERTWIG solche Veränderungen häufig an Eizellen, die befruchtet waren und sich furchten, dadurch hervorgerufen, daß sie auf dieselben dünne Lösungen von Chloralhydrat, Morphinum, Chinin usw. kurze Zeit einwirken ließen. Wenn der Grad der Einwirkung so war, daß sich die Eier, wenn auch in etwas verlangsamter und gestörter Weise, noch weiter entwickeln konnten, so wurde nach 12 oder 24 Stunden doch immer ein verändertes Aussehen des Dotters durch Auftreten fettglänzender Körnchen beobachtet. Die Körnchen nahmen noch einige Zeit an Größe zu, vielleicht indem sie untereinander verschmolzen. Öfters wurde auch bemerkt, daß, wenn die Körnchen in größerer Menge vorhanden waren, sie vom übrigen Protoplasma ausgestoßen wurden.

Fig. 407. Chromatolyse von Zellkernen. A Samenzelle mit entartetem Kern aus dem Hoden von Salamandra maculata. Nach FLEMMING.

B Zwischenkörperchen (corps résiduel) aus dem Hoden oder Eierstock von Ascaris megalocephala. Nach HERTWIG.



Der Prozeß der Degeneration hat nach einiger Zeit auch eine veränderte Struktur des Kerns zur Folge. Namentlich das Chromatin erfährt eigentümliche Veränderungen, welchen FLEMMING den Namen der Chromatolyse gegeben hat. Jetzt wird gewöhnlich der Name „Pyknose“ für degenerierte Kerne gebraucht. Geeignete Organe zu ihrer Untersuchung sind namentlich die männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen. Neben Elementen, die hier in lebhafter Neubildung und raschem Wachstum begriffen sind, findet man häufig entweder Eifollikel (Follikelatresie) oder Samenbildungszellen aus unbekanntem Ursachen in Degeneration begriffen, wie FLEMMING und HERMANN bei Säugetieren und Amphibien. O. HERTWIG an Ei- und Samenröhren von Ascaris nachgewiesen haben. An den Kernen geht das Gerüst zugrunde. „Das Chromatin erscheint“, wie FLEMMING bemerkt, „diffus im Kern verteilt und verdeckt jede Struktur desselben; dieser tingierbare Klumpen (Fig. 407) ist mehr oder weniger von Vakuolen durchsetzt, unter denen eine besonders groß und an die Peripherie gelagert zu sein pflegt. Andere solcher Kerne finden sich, an denen eine randständige Vakuole stark vergrößert ist, wobei oft einzelne kleine chromatische Brocken an ihrem freien Rande liegen. In noch anderen ist der Chromatinklumpen verkleinert und besonders stark färbbar; wieder andere zeigen gar nichts mehr von der Vakuole, nur einen großen chromatischen Klumpen und viele, sehr kleine solcher im Zellleib verstreut. Die Zelle ist in solchem Falle verkleinert. Endlich findet man auch vielfach kleine Zellkörper, die nur verstreute chromatische Körnchen und gar keinen Kernrest enthalten.“

Deutlich vorkümmerte Zellen mit ganz desorganisierten Kernen sind in Fig. 407 abgebildet. *A* ist eine Samenzelle aus einem Hodenfollikel von Salamandra, *B* eine Keimzelle von *Ascaris*, wie sie sowohl im Hoden als im Eierstock vorgefunden wird und in der Literatur unter dem Namen *corps résiduel* oder Zwischenkörperchen bekannt ist. — WASIELEWSKI hat durch Injektion von Terpentin in den Hoden von Säugetieren die Kerne von Keimzellen in einen entsprechenden Zustand der chromatolytischen Degeneration (Pyknose) auf experimentellem Wege versetzen können. Massenhaft aber treten Zellen mit pyknotischen Kernen besonders im Hirn und Rückenmark von Amphibienlarven auf, die sich aus befruchteten, mit Radium während längerer Zeit bestrahlten Eiern entwickelt haben.

In der pathologischen Anatomie (P. ERNST, XVIII, S. 375—376) werden einzelne Zwischenformen der Degeneration noch mit besonderen Namen belegt: 1. als Karyorhexis, wenn das Chromatin in einzelne Bröckel zerfallen und unter Zerstörung der Kernmembran in das Protoplasma eingebettet ist, 2. als Kernwandhyperchromatose, wenn das Chromatin anstatt in einem Netzwerk zu Schalen und Ringen an der Kernoberfläche angeordnet ist.

## NEUNZEHNTES KAPITEL.

### Die Theorie der Biogenese.

#### 1. Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung.

In den vorausgegangenen Kapiteln XIV—XVIII und besonders in Kap. XVII wurden in mehr theoretischer Weise die allgemeinen Grundsätze aufgestellt, von denen aus sich die Differenzierung gleichartiger Zellen in verschiedene Gewebe und Organe begreifen läßt. Die Grundsätze im einzelnen zu prüfen und zu erläutern, sowie das empirische Beweismaterial für ihre Gültigkeit herbeizuschaffen, wird die Aufgabe der folgenden Abschnitte sein. Sie handeln teils von den äußeren, teils von den inneren Faktoren, durch welche Zellenaggregate zu Sonderungsprozessen veranlaßt werden. Die Beispiele sind sowohl dem Pflanzen- wie dem Tierreich entnommen und aus der schon ziemlich umfangreichen, aber sehr zerstreuten Literatur so ausgewählt, daß sie uns ein ungefähres Bild von der ungeheuren Mannigfaltigkeit aller Faktoren geben, welche für die Umformung der Zellen und für die Bildung von Geweben und Organen in Betracht kommen.

Obwohl die inneren Faktoren für den Ablauf der Entwicklung und ihr Ergebnis weitaus die wichtigsten sind, so wollen wir auf sie doch erst an zweiter Stelle eingehen, da ihr Verständnis größere Schwierigkeiten bereitet. Wir beginnen daher mit einer systematischen Besprechung der äußeren Faktoren. Da diese sehr zahlreich sind, muß sich der Organismus infolge seines beständigen Verkehrs mit der Außenwelt, auf welchem der Lebensprozeß beruht, den verschiedensten Bedingungen anpassen. Schwerkraft und mechanische Kräfte, wie Zug und Druck, Licht und Wärme und alle die zahllosen chemischen Kräfte, welche in den Stoffen der Luft, des Wassers und der Erde wirksam sind, üben ihren Einfluß auf ihn aus und beherrschen seine Gestaltbildung. Nur in seltenen Fällen läßt sich die Wirksamkeit eines einzelnen Faktors rein für sich erkennen. Meist handelt es sich um komplizierte Faktoren, unter deren Einfluß sich der Organismus befindet.

Endlich sind neben den Einwirkungen der umlebten Natur auch noch solche zu erwähnen, welche dadurch entstehen, daß zwei Organismen mit ihren etwas verschiedenen Lebensprozessen in Beziehung zueinander treten. Hierher gehören die Verbindungen zweier oder mehrerer Organismen durch Pfropfung, die Erscheinungen der Bastardbefruchtung, die Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus und endlich das Zusammenleben artverschiedener Zellen teils in normal-physiologischen Symbiosen, teils in pathologischen Organisationen wie in den krankhaften Geschwülsten.

## 1. Die Schwerkraft.

Die Gravitation ist die allgemeinste Naturkraft, unter deren Einfluß sich jeder Körper fortwährend befindet und welcher sich keiner entziehen kann. Unorganische und organische Körper sind jederzeit bestrebt, sich ihrer Schwere nach im Raume zu orientieren, und wo die Orientierung unterbleibt, hängt es jedesmal von besonderen Bedingungen ab, welche ihren Eintritt unmöglich gemacht haben. So kann man durch Stützen oder durch magnetische Kraft oder durch Reibung usw. verhindern, daß ein Körper die seiner Schwere entsprechende Lage im Raume einnimmt. Aber „aufheben“ kann niemand die Wirkung der Schwerkraft, welche, allgegenwärtig, nur in ihrer momentanen Äußerung gehindert werden kann.

Im Bau der Pflanzen und der Tiere läßt sich der Einfluß der Gravitation daher auch in vielfacher Beziehung nachweisen, besonders deutlich bei den Pflanzen. Wie SACHS auf Grund ausgedehnter Untersuchungen bemerkt, „besitzen die Pflanzen eine Empfindlichkeit, man möchte fast sagen eine Wahrnehmung davon, unter welchem Winkel ihre Organe von

Fig. 408.

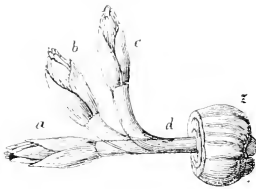


Fig. 409.

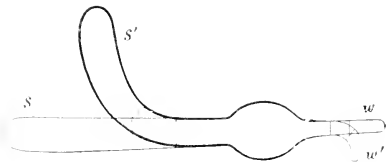


Fig. 408. Austreibender Blütenproß der Kaiserkrone (*Fritillaria imperialis*). Nach Sachs. Der obere Teil der Zwiebel Z ist ringsum weggeschnitten, um den unteren Teil des Schaftes *a* freizulegen. Dann wurde die Pflanze horizontal gelegt, und nach etwa 20 Stunden erhob sich der anfangs gerade Proß *a* durch *b* in die Lage *c*.

Fig. 409. Schema für die geotropische Auf- und Abwärtskrümmung. Nach Sachs. *s s'* Proß, *w w'* Wurzel.

der Vertikalen ihres Standortes geschnitten werden. Sie sind empfindlich für die Richtung, unter welcher die Gravitation auf jedes ihrer Organe einwirkt, und zwar unabhängig von dem Gewicht und etwaigem Druck. Sie besitzen für die Schwere eine Empfindung, wie wir für das Licht und für die Wärme, während uns eine unmittelbare Wahrnehmung der Gravitation völlig abgeht; dem wir selbst nehmen diese nur durch die Wirkungen des Gewichtes und des Druckes wahr.“

Man kann sich von dieser Eigenschaft der Pflanzen durch ein sehr einfaches Experiment überzeugen. Man braucht nur einen Blumentopf, in welchem sich eine in lebhaftem Wachstum begriffene Pflanze befindet, umzulegen, so daß jetzt ihr Stamm aus der vertikalen in eine horizontale Lage gebracht ist (Fig. 408 und 409). Nach kurzer Zeit bemerkt man, wie die noch wachsenden Pflanzenteile wieder in die ihnen naturgemäße Richtung zum Erdradius zu kommen suchen, während die schon ausgewachsenen und verholzten Teile die ihnen aufgedrungene Lage beibehalten. Die Sproßachse (*a*) beginnt, wie die obenstehende Figur zeigt, nach einiger Zeit sich nach oben (*b* und *c*) zu krümmen und in der Krümmung

mung so lange fortzufahren, bis ihre Wachstumsrichtung wieder mit der Vertikalen zusammenfällt. In entgegengesetzter Richtung krümmt sich die Spitze der Hauptwurzel nach abwärts (Fig. 409) und nimmt so allmählich auch wieder ihre ursprüngliche Lage und Wachstumsrichtung ein. Man nennt die Reaktion der Pflanze, vermöge deren sie die Lage ihrer Teile immer in der Richtung des Erdradius zu orientieren bestrebt ist, den Geotropismus. In den geotropischen Erscheinungen erblickt SACUS „Reizwirkungen, dadurch veranlaßt, daß die Organe jede Lageveränderung gegen die Richtung der Gravitation empfinden und dadurch zu Bewegungen veranlaßt werden, welche erst dann aufhören, wenn sie ihre ursprüngliche Richtung wiedererlangt haben“. In dem senkrechten Wuchs eines Kornhalmes oder eines Baumschaftes wie der Tanne gibt sich die richtende Wirkung der Gravitation zu erkennen; dadurch gewinnen die Pflanzen eine statische Gleichgewichtslage, eine lotrecht aufgebaute Achse, um welche dann wieder die horizontal oder schräg aus ihr hervorwachsenden Seitensprosse angeordnet sind.

Neuerdings haben auch zwei Forscher, NĚMEC und HABERLANDT, gleichzeitig bei den Pflanzen Einrichtungen entdeckt, welche nach ihrer Meinung der Schwerkraftswirkung dienen. Es sind die Statocysten, Zellen, welche eine Anzahl beweglicher Stärkekörner, die passiv dem Zug der Schwere folgen, als Statolithen einschließen. Sie finden sich stets in den geotropisch reizbaren Organen, in den Wurzelspitzen und in den Stengeln und Blattstielen, wo sie einen einschichtigen Hohlzylinder, die sogenannte Stärkescheide, bilden.

Die Wirkungsweise der Statocysten denkt sich HABERLANDT in der Weise, daß ihre „wandständigen Plasmahäute für den Druck der auf ihnen lagernden Stärkekörner in verschiedenen Graden empfindlich sind, und daß diese Empfindlichkeit so abgestimmt ist, daß in der geotropischen Gleichgewichtslage der Druck der Stärkekörner auf die physikalisch unteren Plasmahäute nicht empfunden oder wenigstens nicht mit einer Reizbewegung beantwortet wird. Bringt man jedoch das Organ aus seiner Gleichgewichtslage heraus, wird z. B. ein aufrechter Stengel und eine abwärts wachsende Wurzel horizontal gelegt, so sinken die Stärkekörner auf die nunmehr nach unten geklärten Plasmahäute hinüber, und der dadurch ausgeübte neue und ungewohnte Reiz löst eine geotropische Krümmung aus, die das Organ in die Gleichgewichtslage zurückführt. Die Zellen mit den sensiblen Plasmahäuten und den umlagerungsfähigen Stärkekörnern sind demnach „die Sinneszellen für den Schwerkraftreiz“.

Auch in der inneren Struktur der Pflanzen hat der beständige Einfluß der Schwerkraft bis zu einem gewissen Grade einen polaren Gegensatz hervorgeufen, auf welchen VÖCHTING aufmerksam gemacht hat. Unter Polarität versteht man bei den Pflanzen, wenn wir uns der von GOEBEL gegebenen Definition anschließen, die Tatsache, daß die Organbildung an der „Spitze“ und der „Basis“, z. B. einer Sproßachse oder einer Wurzel, verschieden ist. Die Spitze ist gegeben durch den Vegetationspunkt, die Basis durch das ihm abgekehrte Ende.

In das Polaritätsproblem ist ein tieferer Einblick zuerst durch Experimente gewonnen worden, welche HANSTEIN, VÖCHTING, KRY u. a. in sinnreicher Weise ausgeführt haben. Bei sehr vielen Pflanzen, wie bei Weiden und Pappeln, kann man jeden beliebigen Zweig durch Querschnitte in viele einzelne Teilstücke zerlegen, von denen jedes als Steck-

ling, unter günstige Bedingungen gebracht, wieder zu einer vollständigen Pflanze anzuwachsen imstande ist. Das Gelingen derartiger Experimente ist aber an die Bedingung geknüpft, daß jeder Steckling in richtiger Weise zur Schwerkraft orientiert ist. An jedem Teilstück sind nämlich die Schnittflächen der beiden Enden einander nicht gleichwertig, sondern zeigen gewissermaßen denselben polaren Gegensatz zueinander ausgeprägt, welchen man an der ganzen Pflanze zwischen dem zenitwärts und erdwärts wachsenden Ende, zwischen Sproßspitze und Wurzelspitze findet. VÖCHTING bezeichnet daher auch die der Spitze zugewendete Schnittfläche eines Zweiges als Spitze und das entgegengesetzte Ende als Basis. Ein Zweig, den man in viele Stücke quer durchschneidet, verhält sich ähnlich wie ein Magnet, den man in Stücke bricht, von denen jedes ebenfalls einen Nordpol und einen Südpol unterscheiden läßt.

Der polare Gegensatz an einem beliebig herausgeschnittenen Stück eines Zweiges gibt sich bei der weiteren Entwicklung darin zu erkennen, daß an seiner Basis, mag sie erdwärts oder zenitwärts gerichtet sein, die Augen sich zu Wurzeln umbilden, während an der Spitze sich die Augen zu Trieben entwickeln. Das Experiment stellt man in der Weise an, daß man entweder die Basis in die feucht gehaltene Erde eines Blumentopfes mehrere Zentimeter tief einsenkt und mit einer darüber gestülpten Glasglocke bedeckt, oder daß man das Stück in einen Glashafen, dessen Atmosphäre feucht gehalten wird, mit seiner Basis nach abwärts gekehrt, aufhängt.

Wäre das Teilstück seiner Länge nach gleichartig organisiert, so müßten an der Spitze des Stückes, wenn sie nach abwärts gekehrt würde, unter dem Einfluß der Schwerkraft Wurzeln und an der Basis Sprosse entstehen. Da dies nicht geschieht, so muß man folgern, daß dem entwickelten Pflanzenteile durch den beständigen Einfluß der Schwerkraft eine polare Organisation aufgeprägt worden ist, die sich dann darin kundgibt, daß auch an den verkehrt orientierten Enden Wurzeln statt Sprosse an der Basis und Sprosse anstatt Wurzeln an der Spitze zum Vorschein kommen.

Allerdings macht sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung ein wichtiger Unterschied zwischen richtig orientierten und umgekehrten Stücken bemerkbar. Erstere gedeihen, treiben an der Basis ein immer kräftiger werdendes Wurzelwerk und an der Spitze Laubsprosse. Die umgekehrten Stücke dagegen gehen nach kürzerer oder längerer Zeit zugrunde. „Ein Schwarzwerden und Eintrocknen der Rinde an der Basis zeigt“, wie VÖCHTING beschreibt, „daß dort ein Zersetzungsprozeß vor sich geht, der sich dann allmählich mit verschiedener Schnelligkeit nach der Spitze hin fortsetzt. Während die jungen Triebe in der Nähe der Spitze noch frisch und grün sind, wird das Laub der weiter nach der Basis hin befindlichen schon gelb und fällt ab, ein Vorgang, dem dann bald das Eintrocknen der entsprechenden Rindenpartie des Mutterzweiges folgt. Dann ergreift der Zersetzungsprozeß auch die apikalen Partien dicht über und in der Erde, und es bleiben endlich nur noch solche Spitzen lebendig, deren Knospen in der Erde aus-, dann über dieselbe zuwachsen waren und nun grüne Laubblätter gebildet hatten. — Beim schließlichsten Untersuchen der Zweige stellt sich heraus, daß in fast allen Fällen in der Erde Augen entwickelt, aber vor Erreichung der Oberfläche zugrunde gegangen waren. In den Fällen, in welchen sie über



die Oberfläche gelangt waren, hatten sie in der Erde ihre eigenen Wurzeln gebildet und stellten nun normal aufrechtstehende Pflanzen dar. — Wenn an den Spitzen in der Erde Wurzeln erzeugt waren, so standen sie regelmäßig an Zahl, Stärke und Länge weit hinter denen zurück, welche die Basen der aufrecht gesetzten Zweige gebildet hatten. Von allen diesen Erscheinungen war an den normal aufrecht gesetzten Zweigen nichts zu sehen. Sie hatten an ihren Basen kräftige Wurzelsysteme, an ihren Spitzen entsprechende Triebe gebildet und standen üppig und gesund zu der Zeit, als die verkehrt gesteckten längst zugrunde gegangen waren.“

Es liegt die Frage nahe, ob eine ähnliche, durch den Einfluß der Schwerkraft bewirkte Polarität der Teile auch bei Tieren beobachtet werden kann. Nach den spärlichen, in dieser Richtung angestellten Versuchen läßt sich ein allgemeines Ergebnis noch nicht formulieren.

Bei *Tubularia* zeigen Stücke eines Zweiges nach später zu besprechenden Experimenten von LOEB wenigstens keine deutlich ausgesprochene Polarität. Basis und Spitze verhalten sich gleichartig, da an jedem Ende, je nachdem es nach abwärts oder nach oben gerichtet ist, Haftwurzeln oder ein Köpfchen regeneriert werden.

Auch WETZEL ist durch seine Pfropfungsversuche zu dem Ergebnis gelangt, daß der Körper von *Hydra* keine Polarität, wie sie VÖENTING für die Pflanzen annimmt, besitzt. Denn als er an zwei Hydren die basalen Enden wegschnitt, sie mit den Schnittflächen zusammenpflanzte, und später auch den Kopf bei einem Individuum entfernte, so entwickelte diese jetzt an der Schnittfläche einen Fuß, der durch seine hohen Sekretzellen als solcher deutlich gekennzeichnet war.

Daß aber auch bei Tieren die Schwerkraft auf ihre Organbildung während der Entwicklung einen Einfluß ausübt, läßt sich durch genaues Studium des Froscheies nachweisen. Da es zu den polar differenzierten Eiern gehört, nimmt es bald nach der Befruchtung im Wasser eine feste Ruhelage nach der ungleichen Schwere der vegetativen und der animalen Hälfte der Kugel ein. Hierbei sind schon frühzeitig die Dottersubstanzen zu beiden Seiten einer Symmetrieebene angeordnet, die, weil sie sich zur Schwere lotrecht einstellt, auch als Gleichgewichtsebene bezeichnet werden kann. Zu ihr werden auf den einzelnen Stadien die sich anlegenden Organe normalerweise symmetrisch orientiert (Fig. 410). Der Urmund legt sich als Halbkrone so an, daß er von der Symmetrieebene in der Mitte balbiert wird; die Verwachsung der Urmundränder erfolgt wieder von vorn nach hinten in der durch sie bezeichneten Richtung. In gleichem Abstand von ihr und von der Urmundnaht erheben sich die Medullarwülste (Fig. 410 *mp*) und verschmelzen wieder mit der in der Symmetrieebene zusammenfallenden Naht des Rückenmarkes. Wenn man durch die verschiedenen Stadien des unter dem Einfluß der Gravitation sich normal entwickelnden Froscheies Schnitte hindurchlegt, durch die Keimblase, durch die Gastrula, durch Embryonen mit Rückenwülsten usw., so findet man immer die Dottersubstanz, die Urmundlippen, die ein Gewölbe bildende Decke des Urdarms, die Medullarplatte usw. zur Gleichgewichtsebene des Eies so genau orientiert, daß vollkommen symmetrische Bilder entstehen.

Die symmetrische Entwicklung des Eies wird sofort gestört, wenn man durch äußere Eingriffe dem richtenden Einfluß der Schwerkraft

entgegenwirkt. Dies geschieht, wenn man das befruchtete Froschei zwischen zwei horizontal oder vertikal gestellten, parallelen Glasplatten durch Kompression zu einer dicken Scheibe etwas abplattet (Fig. 411).

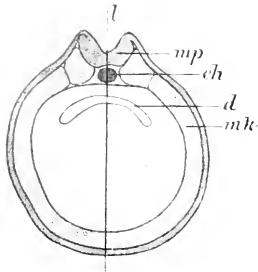


Fig. 410. Querschnitt durch ein normal symmetrisch entwickeltes Froschei, bei welchem sich die Medullarwülste (*mp*) in gleichem Abstand von der Gleichgewichts- und Symmetrieebene (*l*) anlegen. *ch* Chorda, *d* Darm, *mk* mittleres Keimblatt.

Dem richtenden Einfluß der Schwerkraft wird hierbei entgegengewirkt, einmal, weil die Scheibe nicht mehr so frei nach allen Richtungen wie die Kugel rotieren kann, und zweitens, weil infolge der Kompression die Eioberfläche auch die Reibung an der Eihaut zu überwinden hat. So kann das Ei tagelang auch in Lagen verharren, in welchen sein Inhalt nicht genau zu einer Symmetrie- und Gleichgewichtsebene orientiert ist. Da in dieser einen Beziehung das die Zellen ordnende Regulativ fehlt, wird häufig die Gestalt des Embryos eine mehr oder minder asymmetrische.

Anstatt besonderer Beschreibung genügt es, auf die Durchschnitte durch vier Froscheier hinzuweisen (Fig. 411), die auf vier verschiedenen Stadien der Entwicklung sich befinden, und deren auffällige Asymmetrie in den angegebenen Entwicklungsbedingungen ihre Erklärung findet.

Am meisten wird dem richtenden Einfluß der Gravitation entgegengewirkt, wenn man die Eier zwischen horizontalen Platten komprimiert und auf dem Stadium der Vierteilung umkehrt. Denn bei dieser Versuchsanordnung kommt die vegetative Hälfte der Scheibe der Schwere entgegen nach oben zu liegen und läßt sich in dieser Lage 1—2 Tage

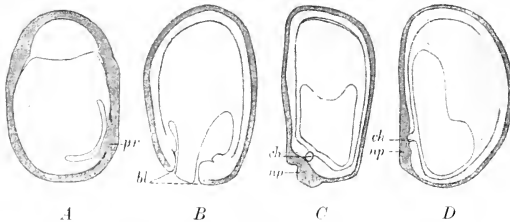


Fig. 411. Durchschnitte durch Froscheier, die bald nach der Befruchtung zwischen zwei vertikal gestellten Glasplatten gepreßt und zu verschiedenen Zeiten in Chromsäure gehärtet wurden. *A* Ei auf dem Gastrulastadium. *B* und *C* Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste anzutreten beginnen. *B* Querschnitt durch den Blastoporus. *C* Querschnitt in einiger Entfernung von demselben durch Medullarplatte und Chorda. *D* Querschnitt durch ein asymmetrisches Froschei mit Medullarplatte und Chorda. *pr* Ummundnaht, *bl* Urmund, *ch* Chorda, *np* Nervenplatte.

erhalten, da die Umdrehung infolge der Teilung des Eies in vier Stücke, infolge der Scheibenform und wegen der Reibung gehemmt und mehr oder minder unmöglich gemacht wird. Auf dem Stadium der Keimblase schieben sich allmählich die Dotterzellen mehr nach einem Rande der Scheibe hin und nehmen eine seitenständige Lage ein. Die durch die

Gastrulation entstehende Decke des Urdarmes trägt die Urmundöffnung und später die Urmundnacht nicht in der Mitte des Gewölbes, sondern in noch höherem Grade als bei den vorher beschriebenen asymmetrischen Embryonen zur Seite geschoben. Die Urmundnacht erfolgt anstatt in einer geraden in einer mehr oder minder stark gezackten Linie.

O. HERTWIG konnte daher die Resultate der von ihm angestellten Experimente in die beiden Sätze zusammenfassen: „Wenn die Froscheier gezwungen werden, sich in Zwangslage zu entwickeln, sei es, daß sie ihrer Schwere entgegen im Raum umgekehrt orientiert sind, sei es, daß durch Kompression zwischen Glasplatten erzeugte Reibungswiderstände die Orientierung nach der Schwere beeinträchtigen, so entstehen asymmetrische Embryonen mit ungleich entwickelten Körperhälften. Wie bei den Pflanzen, übt die Schwerkraft auch bei den Froscheiern einen gewissenmaßen richtenden Einfluß auf die Zellen und auf ihre Anordnung zu beiden Seiten einer Symmetrie- und Gleichgewichtsebene aus.“

Man kann daher mit SACHS sagen: „Alles, was im Pflanzen- und Tierreich mit den Begriffen Bauch- und Rückenseite, rechte und linke Flanke usw. irgendwie zusammenhängt, trägt den Stempel der Schwerkraft, ins Organische übersetzt, an sich.“

## 2. Die Zentrifugalkraft.

In ähnlicher Weise wie die Schwere wirkt die Zentrifugalkraft. Sie bietet für Experimente sogar den Vorteil dar, daß man es in seiner Hand hat, die Kraft beliebig zu variieren. Entweder kann man dem Zentrifugalapparat, auf den man den zu untersuchenden Gegenstand bringt, eine verschieden starke Umdrehungsgeschwindigkeit geben oder man kann den Radius des Kreises, in dessen Peripherie der Gegenstand rotiert, beliebig verlängern oder verkürzen. Wie durch die Gravitation, wird auch durch die Zentrifugalkraft, auf deren Wirkung bei der Besprechung der Protoplasmastruktur (S. 26, 27) schon kurz eingegangen worden war, eine Sondernung der Substanzen von ungleicher Schwere hervorgerufen, indem die schwersten sich am weitesten vom Umdrehungsmittelpunkt entfernen, die leichteren sich proximalwärts anordnen. Wenn die Zentrifugalkraft die Wirkung der Gravitation der Erde übertrifft, so muß sie natürlich auch einen stärker sondernden Einfluß auf organische Teile und auf Organismen ausüben, die aus Substanzen von verschiedener Schwere zusammengesetzt sind.

Von diesem Gesichtspunkt ausgehend, hat O. HERTWIG die ersten Entwicklungsprozesse des Froscheies, dessen Dotterplättchen, Protoplasma und Zellkerne von verschiedener Schwere sind, von Grund aus umzuändern vermocht. Bei genügender Stärke der Zentrifugalkraft wird im befruchteten Ei der Gegensatz zwischen animaler und vegetativer Eihälfte noch vergrößert. Der Furchungsprozeß bleibt mehr und mehr auf die animale Hälfte beschränkt, weil die Kerne als die leichtesten Teile in der Nähe des animalen, der Umdrehungsachse zugekehrten Poles gewissermaßen festgehalten werden. Man kann auf diesem Wege schließlich die totale, inäquale Furchung des holoblastischen Froscheies mehr oder minder in eine meroblastische überführen (Fig. 412). Wenn nach 24 Stunden der Furchungsprozeß unter dem Einfluß der Zentrifugalkraft genügend weit fortgeschritten

ist, findet man das Froschei wie das Ei eines Vogels aus einer kleinzelligen, die Blastulahöhle einschließenden Keimscheibe und einer ungeteilt gebliebenen, größeren Masse von Nahrungsdotter zusammengesetzt. Beide sind ziemlich scharf mit einer ebenen Fläche gegeneinander abgegrenzt. Die Übereinstimmung geht sogar so weit, daß sich in der subgerminalen Schicht des Dotters vereinzelt Kerne eingelagert finden. Dadurch ist eine dem Dottersyncytium meroblastischer Eier vergleichbare Schicht entstanden. Auf Grund derartiger Experimente kann man wohl die Behauptung aufstellen und rechtfertigen, daß, wenn eine der unsrigen entsprechende Lebewelt auf einem vielmal größeren Planeten, als die Erde ist, existierte, sie unter dem Einfluß einer stärkeren Gravitation vielfach abgeänderte Züge in ihrer Organisation aufweisen müßte. So würden vielleicht die Eier mancher Tierklassen, wie der Amphibien oder der Accipenseriden, die sich bei der von der Erde ausgeübten Gravitation holoblastisch entwickeln, bei einer vielmal stärkeren Gravitationswirkung dem meroblastischen Typus folgen.

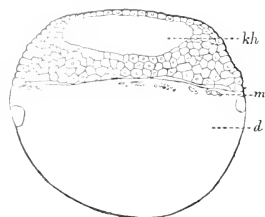


Fig. 412. Froschei, durch den Einfluß der Zentrifugalkraft während der Entwicklung gesondert in eine Keimscheibe und eine unentwickelt gebliebene Dottermasse mit einem Dottersyncytium, *kh* Keimblasenhöhle, *d* ungeteilter Dotter, *m* Meroocyten.

Die Wirkungen der Zentrifugalkraft auf das tierische Ei sind auch noch an einigen anderen Objekten — so besonders von MORGAN, LILLIE, BOVERI — in den letzten Jahren studiert worden.

Durch geeignete Verwendung der Zentrifugalkraft in einer von

Fig. 413.



Fig. 414.



Fig. 415.



Fig. 413-415. Drei Entwicklungsstadien von Eiern von *Rana esculenta*, die mit dem animalen Pol nach außen  $3\frac{3}{4}$  Stunden zentrifugiert und darauf befruchtet wurden. Nach OSCAR HERTWIG.

Fig. 413. Stadium der Achtteilung. Die vier am ursprünglich vegetativen Pol gelegenen Zellen sind klein und pigmentfrei, während aus der animalen Hälfte die vier großen, pigmentierten Zellen entstanden sind.

Fig. 414 und 415. Morula und Blastula zweier in gleicher Weise zentrifugierter Eier mit Umkehr der Verhältnisse, wie sie für die animale und vegetative Hälfte unter normalen Verhältnissen typisch sind.

O. HERTWIG ausgeführten Weise läßt sich sogar eine vollständige Vertauschung der animalen mit der vegetativen Hälfte beim polar differenzierten Froschei herbeiführen. Da das Ei vor der Befruchtung der

Dotterhaut dicht und fest anliegt, kann es sich im Ganzen nicht drehen, wenn es mit dem animalen Pol nach außen gekehrt zentrifugiert wird. Wohl aber finden im Inneren Verlagerungen statt, durch welche das leichtere Protoplasma und namentlich der weit leichtere Eikern in die ursprünglich vegetative Eihälfte hineingetrieben werden. Bei solchen Eiern bleibt, wenn sie vom Zentrifugalapparat genommen und befruchtet werden, der ursprünglich vegetative Pol nach oben gekehrt und spielt nun bei der weiteren Entwicklung die Rolle, welche unter normalen Verhältnissen dem animalen Pol zukommt. Es beginnt also an ihm der Furchungsprozeß. Die ersten Teilebenen treten in der Mitte der unpigmentierten, jetzt nach obengekehrten Kugeloberfläche auf und schneiden von hier nach der pigmentierten, unten liegenden Hälfte durch. Bei vollständig gelungener Umkehr des Furchungsprozesses fallen auf dem Stadium der Achtteilung (Fig. 413) die nach oben gekehrten vier Zellen sehr klein aus und sind pigmentfrei, während die abwärts gekehrten, vielfach größeren Zellen das Pigment enthalten. Und dementsprechend weicht dann auch das Morula- und Blastulastadium vom Normalen ab (Fig. 414 und 415). Am ursprünglich vegetativen Pol liegen die kleinen, pigmentfreien, am animalen Pol die großen, pigmentierten Zellen (Fig. 414). In der ursprünglich vegetativen Hälfte entsteht die Furchungs- und die Keimblasenhöhle (Fig. 415). Daß unter diesen Verhältnissen alle Kerne mit anderen Teilen des Eihalts als bei normalem Verlauf umhüllt sind und überhaupt die weitestgehenden Verschiebungen zwischen den Bestandteilen des Eihalts eingetreten sind, liegt auf der Hand. Es kann daher ohne Frage die größere Eistruktur, welche sich in der polaren Differenzierung, in der Verteilung des Pigments und anderer Substanzen erkennen läßt, ebenso wie ihr Verhältnis zu den aufeinanderfolgenden Kerngenerationen durch experimentelle Eingriffe in hohem Maße verändert werden, ohne daß die Entwicklungsfähigkeit des Eies in auffälliger Weise aufgehoben und geschädigt wird. Nach der Keimplasma- und der Mosaiktheorie dürfte dies nicht der Fall sein!

### 3. Mechanische Einwirkungen von Zug, Druck und Spannung.

Auf manche Gestaltungsprozesse bei Pflanzen und Tieren, auf die Richtung der Teilebenen der Zellen, auf ihre Form und Anordnung, ferner auf die Entstehung der sogenannten mechanischen Gewebe üben Faktoren, wie Druck, Zug usw., einen sehr wichtigen Einfluß aus, wenn sie in konstanter Richtung während längerer Zeiträume auf Zellverbände einwirken. Es liegt hier ein der Experimentierkunst besonders leicht zugängliches Gebiet vor.

#### a) Einwirkung auf sich teilende Zellen von Geweben.

Wie es nicht schwer ist, durch Druck und Zug die Form von Eiern zu verändern und dadurch zugleich auch die Richtung der Teilungsebene bei ihrer Bildung in gesetzmäßiger Weise zu beeinflussen (vgl. das neunte Kapitel, S. 266—268), so läßt sich in ähnlicher Weise auch durch Zug und Druck die Richtung der Scheidewände von sich teilenden Zellen im Pflanzengewebe abändern. Zum Beweis können uns die interessanten, an der Kartoffel angestellten Experimente von Kxy dienen.

Wenn man an einer Kartoffelknolle eine Schnittfläche anbringt, so wird an ihr nach zwei Tagen Wundperiderm gebildet. Hierbei kommen die Scheidewände der sich teilenden Zellen mit wenigen Ausnahmen der

Wundfläche genau oder annähernd parallel zu liegen. Der Grund dafür, daß diese Richtung bevorzugt wird, ist wohl darin zu suchen, daß die sich zur Teilung vorbereitenden Zellen wegen ihres festen Anschlusses an die benachbarten Gewebszellen sich nur nach der freien Fläche leicht ausdehnen und verlängern können.

Der Experimentator kann indessen die gewöhnliche Teilungsrichtung der Zellen durch Druck oder Zug verändern. Um dies zu erreichen, hat KNY aus einer großen Kartoffelknolle dünne Scheiben herausgeschnitten, hat sie darauf zusammengebogen und in einer feuchten Kammer zwischen zwei parallele Glasplatten gebracht, von welchen er die obere in zweckentsprechender Weise mit Grammgewichten belastete. Bei dieser Anordnung werden an der konvexen Fläche der Umbiegungsstelle der Kartoffelscheibe die Zellen in einer Richtung, parallel zu ihrer Oberfläche, gedehnt, dagegen an der konkaven Fläche noch mehr zusammengepreßt als unter gewöhnlichen Verhältnissen.

„Der Erfolg des Versuchs“, berichtet KNY, „war der erwartete. An der konkaven Seite waren die Teilungswände, welche die Bildung des Wundperiderms einleiteten, ebenso annähernd periklin (d. h. parallel zur Oberfläche gerichtet) wie an ebenen Wundflächen. An der konvexen Oberfläche sah ich bei den gelungensten der oben beschriebenen Versuche die meisten während des Versuchs entstandenen Wände antiklin gerichtet; neben diesen traten aber in größerer oder geringerer Zahl auch perikline und solche von mittlerer Stellung auf. In allen Versuchen, wofern bei denselben die Belastung der gebogenen Riemen bis zur äußersten zulässigen Grenze getrieben war, sprang der Unterschied in der vorherrschenden Richtung der Teilungswände an der konvexen und an der konkaven Wundfläche so deutlich in die Augen, daß eine ursächliche Beziehung zu Zug und Druck unverkennbar war.“

Man kann den Versuch auch in der Weise anstellen, daß man aus der Kartoffelknolle Riemen ausschneidet, vertikal auflängt und mit Grammgewichten stark belastet. Auch hierbei zeigt sich nach einigen Tagen, daß die Zahl der neugebildeten antiklinen Wände die der periklinen erheblich übertrifft. In einem Versuch von KNY war das Verhältnis beider etwa wie 3:1.

Die angeführten Versuche werfen Licht auf die in der Natur zu beobachtende Erscheinung, daß Wasserpflanzen, wie *Ranunculus fluitans*, *Potamogeton* und andere, in schnell fließendem Wasser stärker in die Länge wachsen als im ruhigen Wasser. Wahrscheinlich wird auch hier durch den mechanischen Zug eine stärkere Streckung der Zellen in der Richtung des Wasserlaufes und eine dementsprechende Stellung der Teilungswände begünstigt werden.

#### b) Die Bedeutung von Druck und Zug für die Entstehung der Grundsubstanzen mechanischer Gewebe.

Wie aus mehreren gleich mitzuteilenden Erscheinungen hervorgehen wird, wirken Zug und Druck als Reiz, welcher die Bildung von zug- und druckfesten Substanzen im Protoplasma und ihre Ablagerung an den am meisten in Anspruch genommenen Stellen befördert. Pflanzen und Tiere bieten uns in ihren Einrichtungen eine außerordentlich interessante Parallele dar.

Bei den Pflanzen werden die Gewebe, welche sich vor anderen Zellverbänden durch ihre Zug- und Biegungsfestigkeit besonders aus-

zeichnen, nach dem Vorschlag von SCHWENDENER als die mechanischen zusammengefaßt. Sie setzen sich aus verschiedenen Arten meist langgestreckter und sehr dickwandiger Zellen zusammen, die man je nach Form und Lage als Bast-, Libriform-, Holzzellen, als Tracheiden, Collenchymgewebe usw. bezeichnet.

Durch mikroskopische Studien läßt sich zeigen, wie in allen Pflanzenorganen die mechanischen Gewebe an Stellen, die in erhöhter Weise durch Zug und Druck beansprucht werden, in zweckentsprechender Stärke und Anordnung entwickelt werden. Mit Zunahme der Belastung nimmt auch die Tragfähigkeit und Zugfestigkeit von Pflanzenorganen zu. Früchte, die zu beträchtlicher Größe heranwachsen und ein erhebliches Gewicht erlangen, werden durch Stiele festgehalten, die durch allmählich erfolgende besondere Entwicklung der mechanischen Gewebe mit einer der zu tragenden Last proportionalen Tragfähigkeit ausgestattet werden.

In dieser Weise deuten, wie schon SPENCER vor Jahrzehnten hervor gehoben hat, „mancherlei alltäglich zu beobachtende Tatsachen darauf hin, daß die mechanischen Zugwirkungen, welchen aufwärts wachsende Pflanzen ausgesetzt sind, an sich schon eine Zunahme in der Ablagerung fester Substanzen verursachen, wodurch solche Pflanzen in den Stand gesetzt werden, den genannten Wirkungen Widerstand zu leisten“.

Auf tierischem Gebiet sind die schon 1864 ausgeführten Experimente von SEDILLOT besonders lehrreich. Der französische Physiologe entfernte bei jungen Hunden von den beiden Unterschenkelknochen teilweise die Tibia, indem er aus ihr das Mittelstück resezierte. Die ganze Last des Körpers, welche sich sonst auf Tibia und Fibula verteilte, wirkte jetzt allein auf letztere ein. Die Folge von derartigen Operationen war, daß nach längerer Zeit die Fibula, welche normalerweise fünf- bis sechsmal schwächer als die Tibia ist, diese an Größe und Dicke erreicht hatte, ja endlich selbst noch übertraf.

Wenn die Entwicklung mechanischer Gewebe eine Reaktion auf mechanische Reize, auf Zug und Druck ist, so läßt sich auch erwarten, daß die Reaktion hauptsächlich an den Stellen erfolgen wird, welche in besonderem Maße dem Reiz ausgesetzt, d. h. besonders mechanisch in Anspruch genommen werden. Daher müssen die in dieser Weise erzeugten Strukturen als durchaus zweckentsprechende erscheinen, insofern sie nun auch den an sie gestellten mechanischen Bedingungen entsprechen. Sie sind uns überaus lehrreiche Beispiele, die zeigen, wie direkt durch Anpassung an die äußeren Verhältnisse sich Einrichtungen von vollkommener Zweckmäßigkeit haben entwickeln können.

Wie für die pflanzlichen, gilt dies in demselben Maße auch für die tierischen Skelettbildungen. Beide sind im großen und ganzen den Gesetzen der Mechanik und den daraus abgeleiteten Vorschriften der Ingenieurwissenschaft entsprechend aufgebaut. Da wenige Organsysteme so beweisend wie die mechanischen für den direkten Einfluß äußerer Verhältnisse auf die Gestaltbildung sind, empfiehlt es sich, etwas ausführlicher bei ihnen zu verweilen und als Einleitung einen kleinen Exkurs auf das Gebiet der Mechanik voranzuschicken.

Um sich zunächst über die Veränderungen klar zu werden, welche Zug- und Druckkräfte an einem biegsamen, aber hinlänglich festen Material hervorrufen, denke man sich einen ursprünglich geraden, dicken

Stab von Holz oder Eisen etwas zusammengebogen. Die Krümmung läßt sich herbeiführen entweder dadurch, daß man den Stab aufrichtet, an seinem unteren Ende in der Erde gut befestigt und am oberen Ende einen seitlichen Zug mit entsprechender Kraft ausführt, oder dadurch, daß man den Stab horizontal mit seinen Enden auf zwei feste Unterlagen legt und auf die nicht unterstützte Mitte ein schweres Gewicht einwirken läßt. Im ersten Fall wird der Stab durch den auf sein freistehendes Ende seitlich ausgeübten Zug und im zweiten Falle durch einen auf seine nicht unterstützte Mitte ausgeübten Druck infolge starker Belastung gekrümmt.

In beiden Fällen haben die Teilchen in der Mitte des so gebogenen Stabes einen verschiedenen Widerstand gegen die biegende Kraft zu leisten. An der jetzt konkav gewordenen Fläche des Stabes werden die Teilchen stark zusammengepreßt, an der entgegengesetzten konvexen Fläche werden sie dagegen auseinandergezogen oder gedehnt. Es liegt auf der Hand, daß der Dehnung bzw. der Zusammenpressung am meisten die oberflächlichsten Schichten der zwei gegenüberliegenden Flächen des Balkens unterworfen sind. Denn nach der Achse des Stabes zu müssen sich die entgegengesetzten Wirkungen der Pressung und der Dehnung allmählich ausgleichen und schließlich gegenseitig aufheben. An der konkaven Seite werden die Teilchen, je weiter von der Oberfläche entfernt, um so weniger zusammengedrückt und an der konvexen Fläche in entsprechender Weise, je mehr nach innen, um so weniger gedehnt werden. In der Achse selbst aber werden die Teilchen weder gedehnt noch gepreßt, sie bleiben gegen Druck und Zug vollständig indifferent und bilden daher die „neutrale Schicht“.

Da die Biegefestigkeit eines Stabes auf dem Widerstand beruht, welchen seine oberflächlichen, allein mechanisch in Anspruch genommenen Schichten den einwirkenden Kräften entsetzen, kann man ohne Schaden die neutrale Schicht aus ihm herausnehmen oder durch eine mechanisch minderwertige Substanz ersetzen.

„Zerrung und Pressung sind aber nicht die einzigen Wirkungen eines Gewichts, welches den Balken belastet. An einem auf Biegefestigkeit beanspruchten Körper haben die Teilchen eines jeden Querschnittes das Streben, sich gegen die Teilchen des benachbarten Querschnittes, und die Teilchen jedes Längsschnittes des Streben, sich gegen die des benachbarten Längsschnittes zu verschieben. Die Kraft, mit der dies geschieht, nennt man die Schub- oder Scherkraft, und es wird demnach in jedem Schnitte noch eine Spannung, die Schubspannung, hervorgerufen, welche der Verschiebung zweier benachbarter Schnitte gegeneinander Widerstand leistet“ (J. WOLFF).

Die scherende Kraft wird in der neutralen Achse am größten. Am besten überzeugt man sich davon, wenn man einen Balken in seiner Mitte der Länge nach entsprechend der neutralen Schicht durchsägt (Fig. 416). Bei einer durch Belastung hervorgerufenen Verbiegung des Balkens wird sich dann die eine gegen die andere Hälfte verschieben oder absehen. Um dies zu vermeiden, müssen daher Druck- und Zugseite untereinander fest verbunden sein.

Die hier kurz auseinandergesetzten mechanischen Prinzipien bringt man in der Ingenieurwissenschaft bei der Konstruktion eiserner Träger in Anwendung. Um Material zu ersparen und gleichzeitig den Träger möglichst leicht zu machen, verwendet man keine eisernen Voll-



balken, sondern läßt die „neutrale Schicht“ ausfallen. Je nachdem der Träger nur einseitig oder allseitig biegungsfest sein soll, hat er verschiedene Formen erhalten.

Zum erstgenannten Zweck hat man den sogenannten T-Träger konstruiert, welcher auf dem Querschnitt die Form eines römischen Doppel-T hat (T). Zwei in einem größeren Abstand voneinander befindliche parallele Eisenplatten werden ihrer Länge nach in ihrer Mitte durch eine dritte, vertikal gestellte Platte untereinander in feste Verbindung gesetzt. Die eine der parallelen Eisenplatten, welche der Pressung Widerstand zu leisten hat, heißt die Druckgurtung, die entgegengesetzte die Zuggurtung, weil sie auf der gedehnten Seite liegt. Die Verbindungsplatte ersetzt die Füllung und verhindert die Abscherung. Die Biegungsfestigkeit eines solchen T-Trägers wächst mit der Größe des Abstandes der beiden Gurtungen voneinander.

Fig. 416.

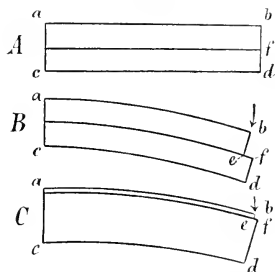


Fig. 417.

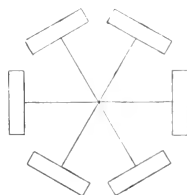


Fig. 416. Schema zur Erläuterung der Abscherung. Nach J. WOLFF. A Ein gerader Balken  $abcd$ , der bei  $ac$  befestigt ist, ist genau in der neutralen Faserschicht  $f$  durchgesägt. B Derselbe Balken infolge einer starken Belastung bei  $b$  ( $\downarrow$ ) eingekrümmt, wobei sich die obere gegen die untere Balkenhälfte infolge der Abscherung um  $e/f$  verschoben hat. C An einem entsprechenden Balken eine obere dünne Schicht durch einen Längsschnitt abgesägt und bei  $b$  belastet. Die Verschiebung  $e/f$  ist viel geringer ausgefallen.

Fig. 417. Querschnitt durch eine mehrseitig biegungsfeste Konstruktion.

Soll der Träger nach allen Richtungen den gleichen Grad von Biegungsfestigkeit besitzen, so gibt man ihm die Form eines hohlen Zylinders. Hier ist jede Stelle des Zylinders, je nach der Richtung, in welcher die biegende Kraft wirkt, entweder Zug- oder Druckgurtung. Den geschlossenen Hohlzylinder kann man auch ersetzen durch eine Anzahl von T-Trägern, die man so anordnet, wie es Fig. 417 zeigt. Wenn man in dieser Figur die einzelnen Gurtungen untereinander an ihren Seiten verbindet, so kann man jetzt die inneren Füllungen, die Verbindungen zwischen den opponierten Platten der einzelnen T-Träger, weglassen, ohne die Festigkeit der ganzen Anordnung zu verringern, und erhält dadurch die hohle Säule.

Nach denselben Regeln sind gewöhnlich auch die mechanischen Gewebe bei Pflanzen und bei Tieren angeordnet, über die wir uns jetzt nach den vorausgeschickten Erörterungen einen Überblick verschaffen wollen.

## c) Die mechanischen Einrichtungen bei Pflanzen.

In die bei Pflanzen bestehenden verschiedenartigen Einrichtungen gewährt uns das bahnbrechende Werk von SCHWENDENER einen Einblick, betitelt: „Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen, mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen“.

Viele Pflanzen besitzen einen über die Erdoberfläche senkrecht in die Höhe steigenden Schaft, welcher an seinem Ende häufig stark belastet ist, bei Gräsern durch die Blüten- und Fruchtlähre, bei Bäumen durch eine mächtig entfaltete Blätterkrone. Die Anforderungen an seine Biegefestigkeit können aber noch außerdem erheblich gesteigert werden, wenn er seitlich einwirkenden, kräftigen Windstößen, ohne zu zerreißen, Widerstand zu leisten hat.

Die Festigkeit des Schaftes beruht auf Strängen der obenerwähnten

Fig. 418.

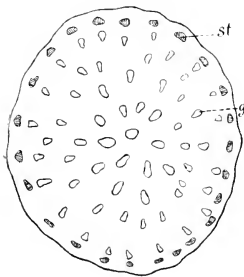


Fig. 419.

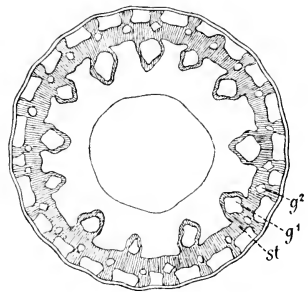


Fig. 418. Querschnitt durch den Blütenschaft von *Arum maculatum* mit 24 peripheren Stereomsträngen (*st*), deren Querschnitte schraffiert sind. Die übrigen, über den ganzen Querschnitt zerstreuten, hell gelassenen, umschriebenen kleinen Partien sind Querschnitte der die Nahrung leitenden Stränge (*g*). Nach PORONIE Fig. 8.

Fig. 419. Querschnitt durch den hohlen Stengel von *Molinia coerulea*. In dem schraffierten, gerippten Skelett-Hohlzylinder (*st*) sind die Mestombündel (*g*<sup>1</sup>, *g*<sup>2</sup>) eingebettet. Die sich an die Innenfläche des Zylinders anlehenden größeren Bündel sind von Stereom umgeben, welches mit dem Zylinder in Verbindung steht. Zu äußerst die Epidermis. Nach PORONIE Fig. 10.

mechanischen Zellen (dem Stereom). Ihre Leistungsfähigkeit ist keine geringere als diejenige eines entsprechend dicken Eisendrahtes. Denn „ein Faden frischer Bastzellen von 1 qmm Querschnitt vermag, je nach der Pflanzenart, welcher er entnommen ist, ungefähr 15—20, in seltenen Fällen 25 kg zu tragen, ohne daß er nach Entfernung der Gewichte eine dauernde Verlängerung erfahren hätte, weil seine Elastizitätsgrenze durch die Belastung nicht überschritten wurde“.

Die Stereomstränge sind nun mit sehr seltenen Ausnahmen im Schaft so angeordnet, daß sie möglichst dicht an der Oberfläche liegen und zusammen einen Hohlzylinder darstellen. Nach außen von ihnen findet sich noch die Epidermis und je nach der Pflanzenart, um die es sich handelt, eine bald dünnere, bald dickere Schicht von anderen Geweben;

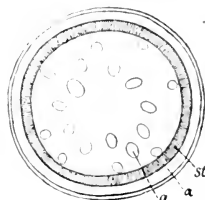
bei grünen Stengeln z. B. findet man Assimilationsgewebe, das wegen seines Chlorophylls ja ebenfalls auf die Oberfläche angewiesen ist und so mit den mechanischen Geweben um den Raum konkurriert.

Im einzelnen kommen mannigfache Variationen in der Anordnung der Stereomstränge vor, wie uns die Querschnittsbilder durch den Schaft von drei Pflanzen lehren.

Bei *Arum maculatum* (Fig. 418) bilden den Skelettzylinder 24 peripher gelegene Stereomstränge, deren Querschnitt, um sie kenntlich zu machen, schraffiert sind; sie sind voneinander getrennt durch breite Streifen von grünem Assimilationsgewebe, das die Rolle eines Füllmaterials spielt und sich auch noch unter der Rinde in dünner Schicht ausbreitet.

Der Querschnitt durch den Stengel einer Graminee, *Molinia coerulea* (Fig. 419), zeigt uns die Stereomstränge zu einem geschlossenen Zylindermantel verbunden, dessen Biegungsfestigkeit noch durch longitudinal verlaufende, von seiner Außen- und Innenfläche vorspringende Stereomrippen erhöht ist. Die Zwischenräume zwischen den äußeren Rippen und der Epidermis werden wieder durch Assimilationsgewebe ausgefüllt, während in die nach innen vorspringenden Rippen die Mestombündel, das Nahrung leitende Gewebe, eingebettet sind.

Fig. 420. Querschnitt durch den Blütenschaft von *Anthericum Liliago*. Zwischen der schraffierten Skelettpartie (*st*) und der Epidermis befindet sich ein Ring von Assimilationsgewebe (*a*). Über den zentralen Teil des Querschnitts finden sich Mestombündel (*g*) zerstreut, von denen sich einige an die Innenfläche des Skelettzylinders anlegen. Nach PORONIE Fig. 11.



Ein ebenfalls geschlossener, aber innen und außen glatt begrenzter Zylindermantel von Stereom ist drittens auf dem Querschnitt durch den Blütenschaft von *Anthericum Liliago* (Fig. 420) zu sehen. Nach außen von ihm liegt wieder eine ziemlich dicke Schicht von Assimilationsgewebe und die Epidermis.

Der Raum im Innern des Skelettzylinders kann bei den Pflanzen eine sehr verschiedenartige Füllung zeigen, welche aber in allen Fällen mechanisch ohne Bedeutung ist. Bei *Arum maculatum* und *Anthericum* findet sich weiches Parenchymgewebe, in welchem Gefäßstränge ihren Weg nehmen, deren Querschnitte in den Figuren von dem Stereomgewebe durch Fortfall der Schraffierung zu unterscheiden sind. An stärker verholzten Stengeln wird die im Skelettzylinder eingeschlossene und leicht aus ihm herauszulösende Füllmasse auch als Mark bezeichnet (Hollundermark, Mark der Sonnenblume). Bei den meisten Gräsern und vielen anderen Pflanzen sind die Schäfte im Innern ganz hohl und lufthaltig, wie die zu Trägern beim Hausbau verwandten eisernen Hohlzylinder.

Als konstruktives Material dient das mechanische Gewebe bei den Pflanzen noch zu anderen Zwecken als zur Herstellung biegungsfester Organe und läßt dann auch in diesen Fällen wieder eine dem Zweck entsprechende Anordnung erkennen. Auf manche Pflanzenteile wirken nur Zugkräfte in ihrer Längsrichtung ein, wie besonders auf die meisten unterirdischen Teile. Die Hauptwurzeln eines

vom Winde heftig bewegten Baumes haben einen oft gewaltigen Zug auszuhalten. Zugfest müssen ferner manche Stengel sein, die schwere, nach abwärts hängende Früchte: Kirschen, Äpfel, Kürbisse, zu tragen haben. Einen kontinuierlichen Zug erfahren endlich die Stengel untergetauchter Wasserpflanzen, welche mit ihren Blättern im strömenden Wasser flottieren, wie *Ranunculus fluvialis*.

Die Zugfestigkeit einer Konstruktion hängt von der Masse des verwandten, widerstandsfähigen Materials und von der Größe seines Querschnitts ab; und es ist am zweckmäßigsten, wenn das Material auf einen einzigen Strang zusammengedrängt ist. Im Gegensatz zu den Pflanzenteilen, welche auf Biegefestigkeit gebaut sind, müssen die auf Zug in Anspruch genommenen Organe die mechanischen Gewebe mehr oder minder zu einem Strang vereinigt haben, welcher die Mitte der Wurzel oder des Stengels einnimmt. Das ist in der Tat bei den oben aufgeführten Organen auch mehr oder minder der Fall.

### β) Die mechanischen Einrichtungen bei Tieren.

Wie bei den Pflanzen das Stereom, ist bei den Wirbeltieren das Knochengewebe in vielen Fällen offenbar nach den Vorschriften der Ingenieurwissenschaften zur Bildung biegeunempfindlicher Stützen mit dem Aufwand der geringsten Menge zweckdienlichen Materials ausgenutzt worden. Die langen Röhrenknochen sind nach dem Prinzip des Hohlzylinders gebildet. Ein Mantel kompakter Knochensubstanz umschließt einen von mechanisch indifferenten Substanz, dem gelben Knochenmark, ausgefüllten Raum. Beim Studium der Entwicklung der Röhrenknochen kann man verfolgen, wie in demselben Maße, als sich an der Oberfläche der erst knorpeligen, später spongiösen knöchernen Skelettanlage eine Scheide kompakter Knochensubstanz entwickelt, die mechanisch überflüssig werden den zentralen Teile allmählich resorbiert und in Fettgewebe umgewandelt werden. Oder die Röhrenknochen werden, wie bei den Vögeln, pneumatisch, indem Ausstülpungen der Lunge in sie hineinwachsen.

Eine noch wunderbarere, nach mechanischen Prinzipien durchgeführte Architektur, deren Abhängigkeit von Zug und Druck nachweisbar ist, findet sich in der spongiösen Knochensubstanz, an den Enden der Röhrenknochen, in den Wirbelkörpern, in den Hand- und Fußwurzelknochen. Den Einblick in das Wesen derselben verdankt die Wissenschaft dem glücklichen Umstande, daß HERMANN v. MEYER, als er sich mit der feineren Struktur der Knochenpongiosa beschäftigte, den Begründer der graphischen Statik, CULMANN, als Berater zur Seite hatte.

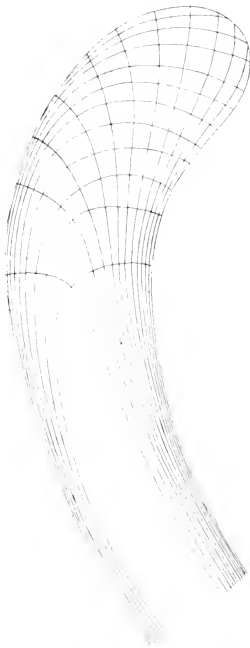


Fig. 421. Gebogener Kran mit Zug- und Druckkurven. Nach einer Konstruktion von CULMANN aus H. v. MEYER.

Besonders lehrreich ist das obere Ende des Femur geworden, welches man nach seiner Form und Aufgabe einem Kran vergleichen kann. Wie JULIUS WOLFF in seiner Geschichte der Knochenarchitektur erzählt, „bemerkte CULMANN bei Betrachtung der MEYERSchen Präparate, daß die Spongiosabälkchen an vielen Stellen des menschlichen Körpers in denselben Linien aufgebaut sind, welche er für solche Körper zu zeichnen gelehrt hatte, die ähnliche Formen haben wie die betreffenden Knochen und ähnlichen Kräfteeinwirkungen ausgesetzt sind wie diese“. „Er zeichnete nun einen Knochen (Fig. 423), dem er die Umrisse des oberen Endes eines menschlichen Oberschenkels gab, und bei dem er eine den Verhältnissen beim Menschen entsprechende statische Beanspruchung annahm. In diesen Kran ließ er unter seiner Aufsicht die sogenannten Zug- und Drucklinien von seinen Schülern hineinzeichnen. Es zeigt sich, daß diese Linien in der Tat ganz und gar identisch waren mit denjenigen, welche die Natur am oberen Ende des Oberschenkels durch die Richtungen, die sie hier den Knochenbälkchen in Wirklichkeit ausgeführt hat.“

Fig. 422.



Fig. 423.

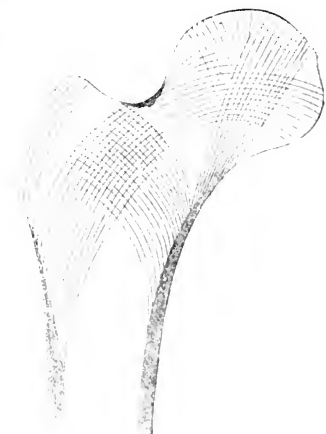


Fig. 422. Schnitt (Furnierblatt) durch das obere Ende des Femur eines noch nicht ausgewachsenen (15jährigen) männlichen Individuums. Photographische Abbildung nach J. WOLFF.

Fig. 423. Schematisierte Abbildung der Architektur des oberen Femurendes. Nach H. v. MEYER 1867.

Was versteht man in der Mechanik unter Zug- und Drucklinien oder Kurven? Sie zeigen uns die Richtungen an, in welchen ein belasteter Körper am meisten durch Zug und Druck in Anspruch genommen wird und daher am widerstandskräftigsten gebaut sein muß. Zugleich sind in der Richtung der Kurven auch die scherenenden Kräfte beseitigt. Ein Körper, welcher, dem Verlauf der Zug- und Druckkurven entsprechend,

aus Stäben und Bändern einer mechanisch brauchbaren Substanz zusammengesetzt wird, kann eine ebensolche Belastung aushalten wie ein solider Körper aus der gleichen Substanz. Es wird also durch die Konstruktion derselbe Zweck, aber in vorteilhafterer Weise, weil mit einem Minimum von Material, erreicht.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, wollen wir jetzt die Architektur des oberen Femurendes untersuchen. Ein in frontaler Richtung von ihm angefertigter dünner Durchschnitt (Furnierblatt) ist in Fig. 422 abgebildet und in der nebenstehenden Fig. 423 schematisiert wiedergegeben. Man sieht von unten nach oben die kompakte Knochen substanz, welche unten die Markhöhle umgibt, allmählich dünner werden und schließlich zugespitzt aufhören. In demselben Maße aber, als dies geschieht, lösen sich von der Subst. compacta in kleinen Abständen voneinander feine Knochenblätter ab, die auf dem Durchschnitt in regelmäßigen, bestimmt gerichteten Kurven weiter verlaufen. Man kann daher sagen: an dem oberen Epiphysenende blättert sich die Compacta in Knochenlamellen der Spongiosa auf, oder man kann auch umgekehrt, wie H. v. MEYER und JULIUS WOLFF betonen, die sogenannte kompakte Substanz durch eine Zusammendrängung der Bälkchen der Spongiosa gebildet sein lassen.

Auf dem Frontaldurchschnitt sind zwei Blättchenzüge zu unterscheiden, ein von der großen Trochanterseite ausgehender und ein an der Adduktorenseite gelegener Zug. Die von der Trochanterseite ausgehenden Kurven enden auf der Adduktorenseite und umgekehrt. Wie WOLFF auseinandergesetzt hat, stehen erstens die Enden der Bälkchen beider Züge überall rechtwinklig auf der oberflächlichen Rindenschicht des Knochens, zweitens kreuzen sich die unzähligen, in Kurven verlaufenden Bälkchen der beiden Seiten, wo sie in ihrem Verlaufe einander schneiden, unter rechtem Winkel. Die zwischen ihnen gelegenen, von rotem Knochenmark ausgefüllten Räume sind daher mehr oder minder quadratisch.

Mit den Augen des Ingenieurs betrachtet, stellen die von der Adduktorenseite ausgehenden Züge „Druckbälkchen oder Druckplättchen dar, d. i. Bälkchen, in denen die scherenen Kräfte aufgehoben sind, und welche zugleich der Druckwirkung der Körperlast auf die Adduktorenseite den erforderlichen Widerstand entgegensetzen. Es wird ausschließlich in den Richtungen dieser Bälkchen das obere Ende des Oberschenkels gedrückt, und wenn daher in diesen Richtungen keine oder nicht entsprechend starke Bälkchen vorhanden wären, so müßte der Druck zu einem Zerdrücken des Knochens führen.“

Die Bälkchen der Trochanterseite dagegen sind Zugbälkchen, in denen ebenfalls keine scherenen Kräfte störend wirken und welche zugleich dem durch die Körperlast bedingten, auf die Trochanterseite wirkenden Zug den erforderlichen Widerstand leisten und demnach ein Auseinanderreißen des Knochens zu verhindern bestimmt sind.

Wie in der Konstruktion des Krans (Fig. 421) die Zug- und Drucklinien, so „drängen sich am Femur (Fig. 422) die Bälkchen der Spongiosa gegen das Mittelstück des Knochens hin zu kompaktem Gefüge zusammen, welches am festesten und dicksten sein muß gegen das Mittelstück des Knochens hin“. Denn hier muß die größte Biegefestigkeit vorhanden sein.

In den meisten Fällen ist die Architektur der Spongiosa für einfachere statische Verhältnisse als am oberen Femurende eingerichtet; sie ist gewöhnlich nur einem Druck durch Belastung in einer Richtung

unterworfen. Als lehrreichstes und einfachstes Beispiel hierfür führt H. v. MEYER das untere Ende der Tibia an (Fig. 424).

Auch an der Tibia beginnt die kompakte Knochensubstanz sich nach dem Gelenkende zu erheblich zu verdünnen, wobei sie sich allmählich in ein System parallel verlaufender Knochenplättchen auflöst, welche nach unten ein wenig auseinanderweichen und auf der dünnen, kompakten Rindensubstanz der Gelenkfläche in ihrer ganzen Ausdehnung senkrecht enden. Verbunden werden sie untereinander durch Plättchen, die sie in senkrechter Richtung rechtwinklig schneiden. Auf diese Weise wird ein Ausweichen oder Ausbiegen eines Plättchens bei gesteigertem Druck unmöglich gemacht. Durch die Zerlegung der kompakten Knochen- substanz in Lamellen, welche sich wie Strebepfeiler von der unteren Gelenkfläche erheben und den spongiösen Bau des unteren Gelenkendes bedingen, wird der durch das Mittelstück der Tibia von oben her fortgesetzte Druck gleichmäßig auf die ganze Gelenkfläche verteilt und auf die ganze entsprechende Gelenkfläche des Astragalus fortgepflanzt.

Noch mehr als die Architektur normaler Knochen ist für die Lehre, daß die Gestaltungsprozesse durch äußere Faktoren beeinflußt werden, von Bedeutung der Nachweis, daß die Architektur eines Knochens etwas Veränderliches ist und, wie WOLFF und ROUX zu zeigen versucht haben, während des Lebens „Transformationen“ erfahren kann.

Wenn bei Brüchen oder infolge anderer krankhafter Störungen die Knochen einer veränderten Gebrauchsweise unterliegen und anderen mechanischen Bedingungen zu genügen haben, indem die Richtungen des stärksten Zuges und Druckes nicht mehr dieselben geblieben sind, so beginnen allmählich die Knochenplättchen an den Stellen, wo sie nicht mehr mechanisch in Anspruch genommen werden, zu schwinden, während sich nun Plättchen der veränderten Lage der Zug- und Druckkurven entsprechend neu entwickeln.

„An vielen Frakturenpräparaten“, bemerkt JUL.

WOLFF, „hatte ich beobachten können, daß in der Tat jedesmal, wenn die Fraktur mit einer von der Norm abweichenden Winkelstellung der Fragmente geheilt war, eine neue Architektur des Knochens sich gebildet hatte, die den neuen statischen Verhältnissen entsprach. Und das Merkwürdigste und am eklatantesten den mathematischen Erwägungen Entsprechende war hierbei der Umstand, daß die Architekturumwandlungen sich bis in sehr weit von der Bruchstelle entlegene Stellen des Knochens hin erstreckten, daß sie sich beispielsweise bei Diaphysenbrüchen langer Knochen an den weit entfernten Gelenkenden dieser Knochen bemerklich machten.“ Ebenso hatte ihm das Studium rhachitisch verbogener Knochen gezeigt, „daß sowohl in der neutralen Faserschicht als in der senkrecht zu ihr stehenden Knochen- schicht eine ganz neue, den neuen mechanischen Verhältnissen genau entsprechende Architektur entsteht“. Zu demselben Ergebnis wurde ROUX durch das Studium einer Kniegelenksankylose geführt.

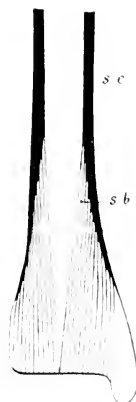


Fig. 424. Frontaler Durchschnitt durch das untere Ende der Tibia. Schema nach H. v. MEYER.

## ZWANZIGSTES KAPITEL.

### Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

#### 4. Das Licht.

Schon bei Besprechung der Irritabilität des Protoplasmas haben wir das Licht (Kap. VII, S. 173) als eine wichtige Reizquelle kennen gelernt. Auch viele formative Prozesse vielzelliger Organismen stehen unter seiner Herrschaft. An manchen wachsenden Organismen können auffällige Veränderungen sowohl durch Belichtung und Verdunkelung, als auch durch Verwendung von Strahlen verschiedener Brechbarkeit hervorgerufen werden.

Zu Experimenten auf diesem Gebiete sind Pflanzen viel geeignetere Objekte als tierische Organismen; sie reagieren viel leichter und intensiver als diese. Sie lehren uns an zahlreichen verschiedenartigen Beispielen auf das unzweideutigste, daß man durch experimentelle Eingriffe den Ort, an welchem sich spezifische Organe am Pflanzenkörper ausbilden sollen, willkürlich verändern und bestimmen kann, je nach der Richtung, in welcher man Lichtstrahlen einfallen läßt.

Als eines der lehrreichsten Beispiele sind die Prothallien der Farnkräuter zu nennen, wie aus den Experimenten von LEITGEB hervorgeht. Die Prothallien sind dünne, auf feuchter Erde wachsende Plättchen grüner Zellen, welche an ihrer der Erde zugekehrten Unterseite Wurzelfäden und die weiblichen Geschlechtsorgane (Archegonien) normalerweise entwickeln. An ihnen gelingt es, durch künstlichen Eingriff nach Willkür zu bestimmen, ob die genannten Organe auf der oberen oder unteren Seite der Zellenplatten entstehen sollen. Man verschafft sich, wie es zuerst LEITGEB getan hat, das zum Experimentieren geeignete Material dadurch, daß man die Sporen eines feuchte Orte liebenden Farnkrautes, *Ceratopteris thalictroides*, auf die Oberfläche einer Nährstofflösung aussät. Man hat es dann in seiner Hand, die Prothallien, welche sich aus den Sporen als schwimmende Platten entwickeln, entweder von ihrer oberen oder unteren Seite zu beleuchten. Bei Beleuchtung von oben entstehen die Wurzeln und Archegonien wie unter normalen Verhältnissen an der unteren, beschatteten Fläche. Bei Einfall des Lichtes von unten dagegen ändert sich das Verhältnis: „die Prothallien wachsen in die Flüssigkeit hinein, dem einfallenden Lichte entgegen, krümmen sich aber, sobald sie die eigentliche Fläche zu entwickeln beginnen, so, daß die eine Seite der letzteren senkrecht zum einfallenden Lichte gestellt wird“. Beide Flächen verhalten sich jetzt in bezug auf ihre Umgebung gleich, da sie beide von Wasser umspült werden. Nur in ihrer Beleuchtung besteht ein Unterschied und veranlaßt, daß die



Archegonien und die Wurzelfasern sich nun an der oberen oder der Schattenseite entwickeln.

In ähnlicher Weise läßt sich auch bei einigen Phanerogamen der Ort der Wurzelbildung durch die Richtung der Beleuchtung beeinflussen. Als geeignetes Versuchsobjekt ist von VÖCHTING eine kleine Kaktee, *Lepismium radicans*, und von SACUS der Ephen empfohlen worden. *Lepismium* besteht aus breiten, plattgedrückten Stengeln mit flügelartig vorspringenden Kanten, die mit kleinen, schuppenartigen Blättchen bedeckt sind. Die Stengel kriechen auf der Erde hin oder erheben sich ein wenig über sie; in der Mitte ihrer unteren Seite erzeugen sie in Längsreihen geordnete Luftwurzeln. „Die Untersuchung ergibt nun“, wie VÖCHTING mitteilt, „daß die Wurzeln stets auf derjenigen Seite des Stengels gebildet werden, welche am schwächsten beleuchtet ist; nie auf derjenigen, welche von direkt einfallendem Licht getroffen wird. Bindet man die Zweige vertikal und stellt sie so, daß die eine Seite vom Licht getroffen wird, so entstehen die Wurzeln auf der Schattenseite. Sind hier nun mehrere Wurzeln gebildet und kehrt man die Pflanze um, so daß



Fig. 425. Ephenproß (*Hedera helix*). A Seit mehreren Tagen von der Rückenseite. B ebenso von der Bauchseite her beleuchtet; C ein späterer, aus B hervorgegangener Zustand. Nach SACUS Fig. 339.

die frühere Schattenseite nunmehr zur beleuchteten wird, so werden die neuen Wurzeln wieder auf der Schattenseite erzeugt. Befestigt man Zweige so, daß sie horizontal vom Topfe abstehen und auf keiner Seite von einem beschattenden Gegenstand berührt werden — was durch geeignete Manipulation leicht zu erreichen ist — und läßt das Licht von oben einfallen, so entstehen die Wurzeln auf der Unterseite. Bringt man den Topf so an, daß die Zweige ihre horizontale Stellung behalten, jedoch von unten beleuchtet werden, so bilden sich die neu entstehenden Wurzeln auf der Oberseite.“

Ein genau entsprechendes Verhalten hat SACUS beim Ephen (*Hedera*, Fig. 425) festgestellt. Wenn unter normalen Verhältnissen seine Zweige auf einer Unterlage hinklettern, entwickeln sich Haftwurzeln nur an der ihr zugekehrten Fläche, welche man als die untere bezeichnet und welche zugleich die beschattete ist. Das ist auch der Fall, wenn ein einzelner Zweig frei schwebend in horizontaler Lage gezogen wird, so daß seine untere Fläche nach abwärts gekehrt ist. Dagegen wird die Wurzelbildung hier unterdrückt, sowie man längere Zeit das Licht auf sie einfallen läßt, und es entstehen unter diesen Bedingungen nun die Luftwurzeln auf der ursprünglichen Rücken- oder Lichtseite.

Nicht minder beweisend für den Einfluß des Lichtes sind die von VÖCHTING an Weidenzweigen ausgeführten Experimente. Unter der Rinde jähriger Zweige finden sich bei vielen Weidenarten Anlagen, welche unter geeigneten Bedingungen zu Wurzeln auswachsen. Dies geschieht aber nur auf der vom Licht abgewandten Seite; um zu erzielen, daß an einem Zweig ringsum die Anlagen zu Wurzeln auswachsen, muß man den betreffenden Abschnitt, an dem dies geschehen soll, mit einer schwarzen Hülse umgeben und dadurch vor der direkten Einwirkung des Lichtes schützen.

Auch alle mit der Fortpflanzung der Gewächse zusammenhängenden Prozesse sind vom Licht oft außerordentlich abhängig. Besonders die umfassenden Untersuchungen von KLEBS haben uns auf diesem Gebiete mit interessanten Tatsachen bekannt gemacht. Einen lehrreichen Fall bildet unter anderen die Entwicklung von *Funaria hygrometrica*, einem kleinen, weitverbreiteten Laubmoos. Sporen, die auf eine Nährlösung ausgesät werden, entwickeln zuerst, wie bei allen Lebermoosen, eine Art Vorkeim, das Protonema, welches einer Fadenanlage sehr ähnlich aussieht und früher auch als eine solche angesehen wurde. An ihm entstehen erst nach einigen Wochen durch ungeschlechtliche Sprossung als eine zweite Geschlechtsgeneration die kleinen Moospflänzchen. Für ihre Entstehung ist aber eine nicht zu schwache Belichtung unbedingt notwendig. Denn wenn man eine 3—4 Wochen alte Kultur von kräftig gewachsenem Protonema „halbdunkel, z. B. im Hintergrunde eines sonst hellen Zimmers aufstellt, so treten an ihm keine Moosknospen auf, während dieselben an den am Fenster stehenden Kulturen sich reichlich zeigen“. — KLEBS hat Kulturen von Protonema zwei Jahre lang im Halbdunkel fortgezüchtet. Die Protonemafäden assimilierten und wuchsen in dieser Zeit fortgesetzt weiter, während sie unter normalen Verhältnissen zugrunde gingen, nachdem sie Moospflänzchen erzeugt hatten. Es blieb hier also die sonst vergängliche Jugendform über die Zeit erhalten, weil sie durch mangelnde Intensität des Lichtes verhindert war, die höher organisierte Geschlechtsform zu bilden.

Ähnliches ist auch bei einer Süßwasserfloridee, *Batrachospermum*, experimentell festgestellt worden.

Ganz anderer Art als in den bisher angeführten Fällen sind wieder die Veränderungen, welche Gegenwart oder Mangel des Lichtes bei manchen Phanerogamen in der Struktur einzelner Organe verursacht. Nach den Untersuchungen von STAHL, GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, KELLER usw. zeigen die Blätter von Schattenpflanzen eine etwas abweichende Struktur von den Blättern von Pflanzen, die im Licht aufwachsen. Und dieselben Unterschiede kann man auch beobachten, wenn Individuen ein- und derselben Pflanzenart an schattigen oder sonnigen Orten gezogen werden.

Die Blätter von stark belichteten Pflanzen (Sonnenpflanzen) haben ein Parenchym, zusammengesetzt aus zwei verschiedenen Zellenformen (Fig. 426—428). Die eine Form, das Palisadenparenchym (*p*), bildet an der nach oben gekehrten Fläche des Blattes eine besondere Schicht von gestreckten, zylindrisch geformten Zellen, die mit ihrer Längsachse senkrecht zur Blattoberfläche angeordnet sind. In den Palisadenzellen bedecken die Chlorophyllkörner die längeren Seitenwände; sie nehmen also eine Profilstellung ein (s. Kap. VII, S. 178).

Die zweite Gewebsform ist das Schwammparenchym (*sch*), zusammengesetzt aus mehr polygonalen oder parallel zur Blattoberfläche etwas abgeplatteten Zellen. Sie erzeugen eine mehr oder minder dicke Schicht unter den Palisadenzellen an der unteren Fläche des Blattes. Die Chlorophyllkörner nehmen die der Blattoberfläche parallelen Zellwände ein und befinden sich daher in En-face- oder Flächenstellung. Die Chlorophyllkörner in den Palisadenzellen werden von den Lichtstrahlen am stärksten getroffen; die Körner in den Schwammzellen nur von dem abgeschwächten Licht, welches noch von den darübergelegenen Zellschichten durchgelassen wird. „Die Palisadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessene Zellform.“

Fig. 426.

Fig. 427.

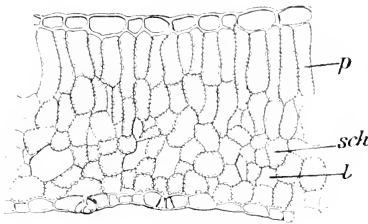


Fig. 426. Querschnitt durch ein Buchenblatt aus halbschattiger Lage.

Fig. 427. Querschnitt durch ein Buchenblatt von sehr schattigem Standort.

Fig. 428. Querschnitt durch ein Sonnenblatt der Buche.

Fig. 428.

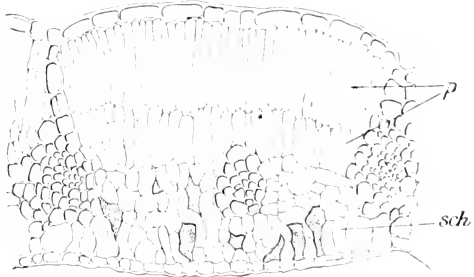


Fig. 426—428. Durchschnitte von Blättern. Nach E. STAHL. *p* Palisadenparenchym; *sch* Schwammparenchym; *l* Interzellularlücken.

Durch vergleichendes Studium der Blattstruktur hat STAHL gezeigt, daß die Blätter echter Schattenpflanzen, die auf Waldboden wachsende *Oxalis acet.*, *Mercurialis per.* usw. aus Schwammparenchym aufgebaut sind. Die Blätter von Sonnenpflanzen dagegen, wie *Galium verum*, *Distelarten* usw., bestehen vorwiegend aus Palisadenparenchym. *Lactuca scariola* hat an sonnigen Plätzen vertikal gestellte Blätter mit Palisadenzellen an beiden Flächen. An schattigen Orten wachsende Exemplare zeigen die Blätter horizontal ausgebreitet, in welchem Falle fast alles grüne Parenchym in flache Schwammzellen umgewandelt ist.

Was für erhebliche Unterschiede in der Blattstruktur durch starke, mittlere und sehr schwache Belichtung zustande kommen können, dafür liefert eines der lehrreichsten Beispiele nach den Untersuchungen von STAHL die Buche, welche sich unter unseren Waldbäumen am meisten

sehr verschiedenartigen Beleuchtungsbedingungen anzupassen vermag (Fig. 426—428). Es unterscheiden sich die Schattenblätter von den Sonnenblättern sowohl durch ihre geringere Größe als auch durch ihre zartere Struktur. „Es betrug bei zwei unter extremen Beleuchtungsbedingungen erwachsenen Blättern die Dicke des Sonnenblattes (Fig. 428) das Dreifache der Dicke des Schattenblattes (Fig. 427). Betrachtet man die Querschnitte solcher Blätter, so würde man kaum glauben, die gleichnamigen Organe einer und derselben Pflanzenart vor sich zu haben.“

„Im Sonnenblatt ist beinahe sämtliches Assimilationsparenchym als Palisadengewebe ausgebildet. An die Epidermis der Blattoberseite grenzt zunächst eine Schicht äußerst enger und hoher Palisadenzellen; es folgen weiter nach innen noch ein oder zwei Lagen ähnlicher Zellen. Nur wenige Zellen des Blattinnern zeigen eine der Blattfläche parallele Ausdehnung; die überwiegende Mehrzahl der Chlorophyllkörner bedeckt die zur Blattfläche senkrechten Wände; verhältnismäßig nur wenige vermögen ihre Lage zu verändern — Flächenstellung mit Profilstellung umzutauschen.“

„Das Schattenblatt (Fig. 427) dagegen besteht ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen (*sch*). Die Zellen der obersten Zellschichten allein zeigen eine sich an die der Palisadenzellen annähernde Form; sie sind zu Trichterzellen (*p*) ausgebildet. Die Betrachtung der beiden Blattquerschnitte (Fig. 427 und 428) lehrt uns außerdem, daß die Häute der Oberhautzellen verschiedene Dicke und die Interzellularräume verschiedene Größe erreichen.“

Zwischen den beiden Extremen (Fig. 427 und 428) kommen je nach der Helligkeit der Standorte alle denkbaren Mittelstufen vor, von denen eine in Fig. 426 dargestellt ist. Hier liegen unter der Epidermis an der Blattoberseite zwei Reihen von Palisadenzellen (*p*), unter ihnen folgt nach der Blattunterseite zu Schwammgewebe (*sch*).

Entsprechende Ergebnisse gewann G. DE LAMARLIÈRE bei seinen Experimentaluntersuchungen über den Einfluß der Beschattung und Belichtung auf die Entwicklung der Blätter. In der Sonne werden die Blätter dicker und gewinnen eine andere Struktur, was sich in höchstem Grade bei *Taxus baccata* zeigte. Die Verdickung der Sonnenblätter betrug hier unter Umständen 50 bis 100 % der Dicke der Schattenblätter. Sie war vor allen Dingen durch eine Vermehrung des Palisadengewebes hervorgerufen worden, dessen Durchmesser bei Schattenblättern 135  $\mu$ , bei Sonnenblättern 215  $\mu$  beträgt. Unter dem Einfluß starker Belichtung ist in vielen Fällen entweder eine zweite Palisadenschicht oder ein dichteres Zellgewebe entstanden, welche beiden den Schattenpflanzen fehlen. — Ähnliche Veränderungen der Struktur durch das Licht lassen sich aus dem Pflanzenreich noch in großer Anzahl zusammenstellen.

Daß im Tierreich das Licht auf die Entwicklung einzelner Organe hemmend oder fördernd einwirkt oder sogar Strukturen verändert, ist schwieriger zu beobachten. Trotzdem fehlt es aber auch hier nicht an beweisenden Beispielen. Über einige berichtet LOEB in seinen Experimentaluntersuchungen über den Einfluß der Lichtes auf die Organbildung bei Tieren: Das Polypenstöckchen *Eudendrium racemosum* läßt sich in einem Seewasseraquarium gut kultivieren, verliert aber in den ersten Tagen „wahrscheinlich infolge der mit dem Sammeln des Materials verbundenen Insulte“ alle Polypenköpfchen, die bald

darauf von dem Stamm aus durch neue ersetzt werden. Bei diesem Regenerationsprozeß spielt das Licht mit eine wesentliche Rolle, wie sich leicht nachweisen läßt, wenn man einen Teil der Stöckchen, welche die Polypen verloren haben, im Licht, einen anderen Teil im Dunkeln, aber sonst unter genau gleichen Bedingungen kultiviert. Bei den belichteten Kulturen entwickeln sich im Laufe von fünf Tagen zahlreiche neue Polypen, während im Dunkeln kein einziger in dieser Zeit gebildet wird. Selbst nach drei Wochen war noch keine Neubildung eingetreten; sie kann aber sofort noch hervorgerufen werden, wenn man die im Dunkeln gehaltenen Tiere jetzt gleichfalls ins Licht bringt. In der kurzen Zeit von fünf Tagen werden dann alle Stämmchen mit neu erzeugten Polypen bedeckt.

Aus anderen Versuchen geht hervor, daß durch Beleuchtung oder Mangel an Licht die Färbung der Körperoberfläche in hohem Maße verändert werden kann. FLEMMING hat dies für Salamanderlarven, LOEB für Fundulusembryonen festgestellt.

Wenn man jüngere Salamanderlarven im Halbdunkel hält, so nehmen sie durch stärkere Pigmententwicklung eine dunklere Farbe an. Werden sie dagegen in weißen Porzellanschalen im Lichte gezüchtet, unter sonst gleichen Verhältnissen (Zimmertemperatur, Fütterung mit *Tubifex rivulorum* usw.), so werden sie hell und gebleicht. Die Bleichung, welche sich nach FISCHER auch im Dunkeln durch Erhöhung der Wassertemperatur auf 20° C hervorrufen läßt, beruht auf einer Abnahme der Menge des Pigments. Nach den Angaben von FISCHER, die FLEMMING bestätigt, „ist an den gebleichten Larven erstens das im Epithel enthaltene Pigment bedeutend an Menge vermindert; zweitens sind die verästelten Pigmentzellen des Epithels nur selten mit Fortsätzen versehen, meist rund oder eiförmig zusammengezogen; drittens endlich sind die großen, verästelten Pigmentzellen in der Cutis fast sämtlich auf runde Formen kontrahiert“.

Ebenso wie bei den Salamanderlarven fällt die Pigmentierung von Fundulusembryonen verschieden aus, je nachdem man sie sich im Dunkeln oder im Lichte entwickeln läßt. Im Lichte entstehen, besonders in der Haut des Dottersacks, zahlreiche schwarze und rote Pigmentzellen, „welche auf die Blutgefäße kriechen und sie wie eine Scheide umhüllen“. So gewinnen allmählich die Embryonen mit ihrem Dottersack ein ganz dunkles Aussehen. Bei der im Dunkeln gehaltenen Zucht dagegen bilden sich zwar im Körper des Embryos die Pigmentzellen, so im Pigmentepithel der Retina, in normaler Weise aus; der Dottersack aber wird völlig hell und durchsichtig. Es entstehen hier nur sehr wenige Pigmentzellen, die auch auf die Blutgefäße kriechen, aber anstatt wie bei den belichteten Embryonen eine fast lückenlose Scheide zu bilden, nur hier und da vereinzelt auftreten. In den Maschen zwischen den Gefäßen fehlen sie gegen das Ende der Entwicklung überhaupt.

Dauernder, vollständiger Lichtmangel ist der Pigmentbildung ungünstig. Ein Höhlentier, wie *Proteus anguineus*, der Bewohner der Adelsberger Grotte, ist daher vollkommen farblos. Er wird aber durch Pigmentbildung wieder etwas dunkler, wenn er im Aquarium bei Lichtzutritt gezüchtet wird (EIMER).

Auf die organischen Prozesse, und dadurch auch auf die Gestaltbildung, üben die stärker brechbaren, die ultra-

violetten und die blauen Strahlen des Spektrums einen anregenden Einfluß aus, während die schwächer brechbaren, roten Strahlen in ihrer Wirkung dem völligen Mangel des Lichtes gleichkommen.

Das schwierige Thema von dem Einfluß des verschiedenfarbigen Lichtes auf die Chromatophoren der Pflanzen und dadurch auf ihren Assimilationsprozeß ist von ENGELMANN und E. STAHL in wichtigen und interessanten Untersuchungen näher erforscht worden. Übersieht OSCAR HERTWIG einen eingehenderen Bericht in seinem neuesten Werk: „Das Werden der Organismen“ (III. Aufl. 1922, S. 384—386) gegeben. Als Ergänzung des vorliegenden Abschnitts der allgemeinen Biologie beschränken wir uns darauf, auf das dort bereits Gesagte nur kurz hinzuweisen.

Auch auf den tierischen Körper sind die verschiedenen Strahlen des Spektrums von ungleicher Wirkung. Ein Beispiel mag hierfür genügen. LOEB belichtete Stöckchen des schon oben erwähnten *Eudendrium racemosum* durch Strahlen, welche entweder durch rote oder durch blaue Glasscheiben durchgehen mußten. Wieder zeigte es sich ausnahmslos, „daß nur die stärker brechbaren (blauen) Strahlen die Polypenbildung begünstigen, während die weniger brechbaren (roten) Strahlen wie die Dunkelheit wirken“. Die in blauem Licht neugebildeten Polypen gingen sogar nachträglich noch zugrunde, wenn sie in rotes Licht gebracht wurden.

### 5. Die Temperatur.

Die organischen Gestaltungsprozesse werden durch Temperaturunterschiede in nicht geringerem Grade als durch das Licht beeinflusst, so vor allen Dingen und in der auffälligsten Weise die Geschwindigkeit des Wachstums. Eine von O. HERTWIG hierüber systematisch durchgeführte Experimentaluntersuchung wurde schon im siebenten Kapitel (S. 170) mitgeteilt. Aber nicht nur die Zeitdauer des Entwicklungsprozesses, auch seine Form kann in dieser und jener Weise durch die Wirkung der Temperatur verändert werden. Wie für manche Pflanzen- und Tierarten durch Experimente festgestellt ist, haben extreme Temperaturunterschiede zur Folge, daß sich aus einer Anlage entweder nur die männliche oder nur die weibliche Form entwickelt. Melonen und Gurken, welche an demselben Stamme männliche und weibliche Blüten erzeugen, entwickeln bei hoher Temperatur nur die männliche, im Schatten und bei Feuchtigkeit dagegen nur die weibliche Form.

Sehr zu Abänderungen geneigt infolge von Temperaturdifferenzen sind die auf verschiedenartigen Pigmenten beruhenden Färbungen im tierischen Körper. Hier liegt ein für experimentelle Untersuchungen sehr geeignetes und lohnendes Gebiet vor. Verschiedene Untersuchungen, welche von FISCHEL und FLEMMING, von DORFMEISTER, WEISMANN, STANDFUSS und FISCHER ausgeführt wurden, haben schon manche interessanten Ergebnisse zutage gefördert.

Von FISCHEL und FLEMMING wurden Larven von *Salamandra maculata* in zwei Gruppen getrennt; die eine von ihnen wurde in fließendem Wasser von 5—7° Temperatur, die andere in stehendem Wasser bei einer Temperatur von 15—18° gezüchtet. Bei der ersten Gruppe nahm die Haut ein immer dunkleres, schwärzliches Aussehen an; die Wärmelarven dagegen wurden zusehends heller. „Der früher schwarze Grundton der Farbe wird zunächst ein goldbrauner; am ganzen, früher gleich-

mäßig schwarzen Rumpfe treten helle Flecke hervor; am 3. Tage wird der Grundton mehr gelblich, besonders am Kopfe. In diesem Stadium verharren die Larven meist längere Zeit; es kann dieses Stadium auch wochenlang andauern; gewöhnlich jedoch sind die Larven nach längstens zwei Wochen ganz hell. Wenn die während längerer Zeit in kaltem oder in warmem Wasser gezüchteten Larven nachträglich noch in Wasser von höherer oder niedriger Temperatur gebracht werden, so tritt jetzt zwar auch eine entsprechende Umfärbung, aber viel langsamer und in viel geringerem Grade ein. FISCHER schließt hieraus, daß bei Salamandlarven „in jungen Stadien eine weit lebhaftere Reaktion des Pigments auf äußere Reize hin stattfindet, daß ferner die durch Wärme oder Kälte hervorgerufene verschiedene Pigmentierung keinen bloß dem momentanen Reize der verschiedenen Temperaturen entsprechenden vorübergehenden Zustand darstellt, sondern daß sie sich allmählich stabilisiert und daher um so schwerer veränderlich ist, je länger sie bestanden hat“. Wärme und Kälte vermögen also die Färbung dauernd zu beeinflussen.

Die interessantesten Versuchsobjekte für das Studium der Temperatureinflüsse liefern unstreitig die Schmetterlinge mit ihren prachtvollen, charakteristischen Färbungen. Es gibt unter ihnen eine größere Anzahl von Arten, welche unter zwei oder dreiverschieden gefärbten und gezeichneten Formen vorkommen. Die eine von ihnen entwickelt sich aus Puppen, die überwintert haben, die andere aus Puppen, welche ihre ganze Entwicklung aus dem Ei, sowie auch die Raupen- und Puppenmetamorphose in den Frühjahrs- und Sommermonaten durchmachen. Die erste oder die Winterform hat daher ihre Flugzeit im Frühjahr, die zweite oder die Sommerform im Sommer und Herbst. Beide Formen sind bei einzelnen Arten, wie bei *Vanessa* (Fig. 429), so verschieden voneinander, daß sie als besondere Spezies beschrieben worden sind, bis die Kultur der einen Form aus den Eiern der anderen gelang.

Die Erscheinung, daß eine Art in zwei Formen auftritt, die mit der Jahreszeit variieren, hat man als Saisondimorphismus bezeichnet. Man kennt einen solchen von *Vanessa*, von *Papilio Ajax*, *Autocharis*, *Lycæna*, von verschiedenen *Pieris*arten usw. Ihre Winterformen werden als *Vanessa Levana* (Fig. 429 A), *Papilio Ajax Telamonides*, *Autocharis Belia*, *Autocharis Belemia*, *Lycæna Polysperchon*, *Pieris Bryoniae* beschrieben; die zu ihnen gehörenden Sommerformen sind *Vanessa prorsa* (Fig. 429 B), *Papilio Ajax Marcellus*, *Autocharis Ausonia*, *Autocharis glauca*, *Lycæna Amyntas*, *Pieris Napi*. Durch künstliche Veränderung der Temperatur gelang es nun, wie DORFMEISTER, WEISMANN, STANDFUSS und FISCHER durch ausgedehnte Experimente nachgewiesen haben, aus der Puppe, welche die Sommerform liefern sollte, die Winterform oder wenigstens Zwischenformen zwischen ihnen, welche allerdings in der Natur gewöhnlich nicht gefunden werden, künstlich zu züchten.

WEISMANN hat Puppen von *Vanessa prorsa* vier Wochen lang bei



Fig. 429. *Vanessa levana* ♀. A Winterform, B Sommerform (*Vanessa prorsa*). Aus CLAUDIUS GROBBEN, Zoologie.

einer Temperatur von 0—1° R gehalten. Als sie dann in Zimmertemperatur gebracht wurden, gewann er unter den ausgeschlüpften Schmetterlingen eine kleine Anzahl von Exemplaren, welche in ihrer Färbung so umgewandelt worden waren, daß man sie für die echte *V. levana* hätte nehmen können; nur wenige glichen der Sommerform, die meisten stellten Übergänge von *V. levana* und *V. prorsa* dar und glichen mehr oder minder der sogenannten *Prorima*, „einer zuweilen auch im Freien beobachteten Zwischenform, welche mehr oder weniger noch die Zeichnung von *Prorsa* besitzt, aber bereits mit vielem Gelb der *Levana* vermischt“. Bei *Pieris Napi* hatte WEISMANN noch durchgreifenderen Erfolg. Durch dreimonatliche Abkühlung konnte er alle Exemplare der Sommerform in die Winterform (var. *Bryoniae*) überführen. Dagegen gelang es ihm nicht, die Wintergeneration von *Vanessa* zur Annahme der Sommerform zu zwingen.

Noch umfassender, weil mit Tausenden von Puppen ausgeführt, sind die von FISCHER vorgenommenen Experimente. Durch Kälte erhielt er von *Vanessa antiopa* L. die Varietät *artemis*. Von *Vanessa Jo* die Varietät *Fischeri*, von *Papilio Machaon* eine Abart, die der Wintergeneration entsprach. Ebenso ließen sich durch höhere Temperaturen von 34—36° C Veränderungen in der Zeichnung und Färbung hervorrufen; so lieferte *Vanessa urticae* eine Abart, die der in Sizilien vorkommenden Varietät *icnusa* glich; *Vanessa antiopa* ergab die Varietät *epione* usw.

Entsprechende Umwandlungen hat STANDFUSS noch an zahlreichen anderen Schmetterlingsarten durch Aufzucht der Puppen bei sehr niedriger, bzw. hoher Temperatur hervorgerufen. So konnte er *Araschnia levana* in *A. prorsa*, *Chrysophanus amphidamas* in *Chr. obscura*, *Callimorpha dominula* in *Call. var. bithynica* umprägen und verschiedenartige Aberrationen vom Trauermantel, Admiral, dem großen und kleinen Fuchs erhalten.

Auch den sogenannten sexuellen Färbungsdimorphismus konnte STANDFUSS in einigen Fällen auf experimentellem Wege aufheben. Durch Aufzucht der Puppen in der Wärme erhielten die weiblichen Zitronenfalter, welche weißgelb gefärbt sind, die lebhaftere zitronengelbe Färbung des Männchens. „Von unserem schönen Bergfalter, dem Apollo, welcher ebenfalls in den beiden Geschlechtern verschieden gefärbt ist, konnte das Weibchen durch Wärme in das Gewand des Männchens, das Männchen durch Kälte in das Gewand des Weibchens gekleidet werden“ (STANDFUSS, XX 1905, S. 11).

Auf Grund derartiger Experimente liegt der Schluß nahe, daß die verschiedenen Varietäten, unter denen einzelne Schmetterlingsarten in der nördlichen, in der gemäßigten und in der heißen Zone auftreten, direkt durch die Einwirkung des Klimas auch in der freien Natur entstanden sind. EIMER, der dieser Ansicht ist, führt zu ihren Gunsten noch folgende erläuternde Beispiele an.

„Der bei uns so gemeine Bläuling, *Polyommatus Phlaeas*, welcher von Lappland bis Sizilien vorkommt, hat in Lappland nur eine Generation im Jahr, in Deutschland zwei. Aber erst in Süddeutschland sind diese beiden Generationen verschieden, — in Norddeutschland sind sie sich noch gleich.“ „Ein anderer Bläuling, *Lycaena Agestis*, hat eine doppelte Jahreszeitenabartung: der Schmetterling kommt in dreierlei Gestalt vor. *A* und *B* wechseln in Deutschland miteinander ab als



Winter- und Sommerform, *B* und *C* dagegen folgen in Italien als Winter- und Sommerform aufeinander. Die Form *B* kommt also beiden Klimaten zu, aber in Deutschland tritt sie als Sommer-, in Italien als Winterform auf. Die deutsche Winterform *A* aber fehlt in Italien vollständig, die italienische Sommerform dagegen (var. *Allous*) kommt in Deutschland nicht vor. Damit ist also deutlich eine kleine Kette von offenbar durch klimatische Verhältnisse veranlaßten Umbildungen gegeben.“

Entsprechende Ergebnisse wie bei den Schmetterlingen hat TOWER (XX 1906) in einer ausgezeichneten Experimentaluntersuchung über die Entwicklung des Colorado-Käfers, *Leptinotarsa*, erhalten. Sowohl Erhöhung wie Erniedrigung der Temperatur über oder unter das Normalmaß ruft charakteristische Veränderungen in der Pigmentierung und Zeichnung des Käfers hervor. Das Ergebnis fällt je nach dem Grad der Reizung, d. h. der Größe der Differenz zur Normaltemperatur, verschieden aus. Bei einer Abweichung von 5—7° C über oder unter die Norm nimmt die Pigmentierung bis zu einem Maximum zu; es entstehen melanotische Formen von *Leptinotarsa decemlineata* mit entsprechender Veränderung der Pigmentflecken und Streifen. Wenn die Temperaturdifferenz noch größer wird und 10° C und mehr beträgt, so ruft jetzt der stärker gewordene Reiz eine entgegengesetzte Wirkung, eine Abnahme der Pigmentierung und schließlich eine fast vollständige Unterdrückung derselben hervor. Es entstehen Käfer mit ausgeprägtem Albinismus, der häufig auch mit einer geringen Größenabnahme und stärkerer Sterblichkeit verbunden ist. Erniedrigung der Temperatur unter die Norm wird besser vertragen als Erhöhung derselben. Während bei dieser der Grenzwert schon bei 12° C erreicht wird, kann die Erniedrigung der Temperatur bis auf 23° C unter die Norm fortgesetzt werden. Auch hat TOWER durch Studien über die geographische Verbreitung der *Leptinotarsa decemlineata* beobachten können, daß die Kälte- und Wärmeaberrationen Varietäten entsprechen, die innerhalb verschiedener geographischer Bezirke mit verschiedenem Klima vorkommen.

Interessant in dieser Hinsicht sind ferner die Beobachtungen LEO ADLERS (XX 1916) über den Einfluß der Temperatur auf die Ausbildung der Schilddrüse bei Froschlarven. Im kälteren Höhenklima der Alpen aufgewachsene Tiere, die er während oder bald nach der Metamorphose untersuchte, haben eine relativ große Thyreoidea mit vielen kleinen Follikeln. Dagegen zeichnen sich Larven des warmen Adriagebietes durch verhältnismäßig kleine Schilddrüsen mit spärlichen, großen Drüsenbläschen aus. ADLER gelang es nun auch experimentell, je nachdem er Froschlarven in der Hitze oder Kälte züchtete, charakteristische Veränderungen an der Schilddrüse hervorzurufen. Da gleichzeitig die Thyreoidea durch ihre innere Sekretion die Metamorphose beeinflusst (vgl. S. 618), so erklärt sich wahrscheinlich die Hemmung oder die Beschleunigung derselben, wie sie bei Züchtung bei verschiedener Temperatur beobachtet wird, zum großen Teil durch die wechselnde Ausbildung und Funktion dieser endokrinen Drüse. Sie ist in Hitzekulturen stark reduziert, und als Folge davon auch die Metamorphose deutlich verzögert, so daß die frisch metamorphosierten Frösche größer sind als die Kontrolltiere, die bei mittlerer Temperatur gezüchtet sind. Mithin wirken die äußeren Faktoren, in diesem Falle die Temperatur, auf dem Wege über die Organe mit innerer Sekretion auf die gesamte Körperform verändernd und bestimmend ein.

### 6. Die Radium- und die Röntgenstrahlen.

Ein noch wenig durchforschtes Reizmittel, welches sehr intensive Wirkungen auf Pflanzen und Tiere ausübt und gegenwärtig das Interesse weiter Kreise auf sich gezogen hat, sind die  $\beta$ - und  $\gamma$ -Strahlen, die in der Radium- und Röntgentherapie der Medizin eine Rolle spielen. Sie üben bei schwächerer Dosierung auf pflanzliche und tierische Lebensprozesse einen hemmenden, bei stärkerer Dosierung einen in kurzer Zeit abtötenden Einfluß aus. Am besten läßt sich dies bei Bestrahlung junger Entwicklungsstadien von Pflanzen- und Tieren erkennen. Nach den ausgedehnten Untersuchungen von KOERNICKE und GUILLEMINOT auf botanischem Gebiet keimen Samenkörner, die vor der Keimung bestrahlt wurden, nur langsam aus und sterben, im Unterschied zu den Kontrollen, entweder bald ab oder liefern nur kleine, schwächliche und verkümmerte Pflänzchen. Bei stärkerer Dosis geht die Keimfähigkeit überhaupt ganz verloren. Bei Bestrahlung der Samen während der Keimung wird das Wachstum der jungen Pflänzchen verlangsamt, doch nimmt die schädliche Wirkung der  $\beta$ - und  $\gamma$ -Strahlen in demselben Maße ab, als es bei schon älter gewordenen Pflänzchen angewandt wird.

Ähnliches läßt sich bei tierischen Embryonen feststellen. In Furchung begriffene Froscheier, die mit schwachen Radiumpräparaten auch nur sehr kurze Zeit (5—15 Minuten) bestrahlt worden sind, entwickeln sich zwar noch tage- und wochenlang weiter, aber in sehr verlangsamttem Tempo und bleiben im Vergleich zu gleichalterigen Kontrolllarven kleiner. Es könnte hierin eine gewisse Übereinstimmung mit der Verlangsamung der Entwicklung, wie sie durch niedere Temperatur hervorgerufen wird und auf S. 171 beschrieben wurde, erblickt werden. Dieselbe erweist sich indessen bei genauerer Untersuchung nur als eine sehr oberflächliche. In Wahrheit besteht zwischen Wärme- und Radiumstrahlen ein fundamentaler Unterschied in ihrer Einwirkung auf die lebende Substanz. Die Wärmestrahlen hinterlassen, so lange die physiologischen Grenzen nicht überschritten werden, keine Nachwirkung von nennenswerter Dauer im Lebensprozeß der Zelle. Dagegen wirkt die Radiumstrahlung noch lange Zeit, nachdem sie aufgehört hat, in der Zelle nach; ja sie macht sich sogar später in einer viel mehr auffälligen und störenden Weise als am Anfang geltend. Durch die Radiumstrahlung müssen daher schädliche Veränderungen in der Konstitution des Keimes erzeugt werden, die entweder von Dauer sind, oder nur zum Teil und sehr allmählich wieder rückgängig gemacht werden können. Die volle Wirkung der Bestrahlung tritt so überhaupt erst kürzere oder längere Zeit nach ihrer Anwendung, nach einem Stadium der Latenz, wie man sich ausdrückt, zutage und bleibt dann auch in ihren Folgen bestehen. „La plante paraît“, wie sich GUILLEMONT ausdrückt, „incapable de réparer par la suite le mal causé dès les premiers stades“. — Tierische Embryonen werden und bleiben pathologisch. Besonders einzelne Organsysteme werden auffallend stärker von der Schädigung betroffen, wie das Nervensystem und die höheren Sinnesorgane, die Muskulatur, Blut und Blutgefäße.

Aus ausgedehnten Versuchen am ausgebildeten Tier und am Menschen geht die interessante und wichtige Tatsache hervor, daß die Wirkung der Radium- und Röntgenstrahlen auf die Gewebe eine „selektive“ ist, insofern einige Zellen und Gewebe in einem höheren Grade als andere gegen die Bestrahlung reagieren. Im allgemeinen scheinen die Zellen

um so empfindlicher zu sein, je mehr sie den Charakter von Keimzellen besitzen und sich durch Teilung rascher zu vermehren die Neigung haben. Bei Radiumentzündungen der Haut werden in erster Linie das Rete Malpighi, die äußeren Wurzelscheiden und der Bulbus des Haares verändert gefunden. Besonders aber sind es zwei Gewebe und Organe des Körpers, welche am frühzeitigsten und intensivsten durch  $\beta$ - und  $\gamma$ -Strahlen geschädigt werden, 1. die männlichen und die weiblichen Keimdrüsen mit den Samenzellen und den Eiern und 2. Blut und Lymphe mit den zu ihnen gehörigen hämatopoetischen Organen, der Milz, den Lymphdrüsen, dem Knochenmark.

Was den ersten Punkt betrifft, so trat bei Ratten, Kaninchen usw., bei denen die Körpergegend, in denen die Hoden liegen, längere Zeit bestrahlt wurde, bald vollständige Sterilität ein (SELDIN, BERGONIÉ und TRIBONDEAU, RÉGAUD und DUBREUIL, BARRATT und ARNOLD). Bei mikroskopischer Untersuchung waren in den Tubuliseminiferi die spezifischen, samenbereitenden Elemente, Spermatogonien und Spermatoocyten, vollständig zugrunde gegangen, dagegen waren die SERTOLISCHEN Zellen und das Bindegewebe erhalten geblieben. In der Samenflüssigkeit, die von den akzessorischen Drüsen auch weiter ausgeschieden wird, sind keine lebenden Samenfäden mehr nachzuweisen (Azoospermie). Schon eine Bestrahlung von sechs Stunden kann zur Erzeugung einer Sterilität genügen. Dieselbe ist eine bleibende, da die zugrunde gegangenen Spermatogonien nicht wieder ersetzt werden können. Eine durch X-Strahlen erzeugte Sterilität ist übrigens auch beim Menschen, sowohl bei Arbeitern der Röntgenindustrie, als bei bestrahlten Patienten gelegentlich beobachtet worden. Ähnliches wie vom Hoden wird auch vom Eierstock berichtet.

Die zweite, durch  $\beta$ - und  $\gamma$ -Strahlen leichter beeinflussbare Gewebsgruppe sind Blut, Lymphe und die zugehörigen hämatopoetischen Organe. Wenn man ein kleines Säugetier längere Zeit ganz bestrahlt, so läßt sich bald eine große Verminderung in der Zahl der weißen Blutkörperchen beobachten. Sie ist einerseits durch ihren massenhaften Zerfall, andererseits durch mangelhaften Wiederersatz hervorgerufen. Dem gleichzeitig haben sich auch alle zur Blutbildung in nächster Beziehung stehenden Organe verändert. Auch in den Lymphfollikeln und Lymphknoten, in den MALPIGHISCHEN Körperchen der Milz findet ein Untergang von Leukoocyten statt, deren Zerfallsprodukte sich in der Pulpa anhäufen. Auch das rote Knochenmark zeigt Veränderungen. Die infolge der Bestrahlung eintretende Verarmung des Blutes an Leukoocyten bezeichnet man als Leukopenie.

## 7. Chemische Reize.

Auf den Ablauf der zahllosen chemischen Prozesse, die für die Lebensfähigkeit der verschiedenen Gewebe charakteristisch sind und welche eine große Fülle eigentümlicher und komplizierter Körper, wie Glutin, Elastin, Chondrin, Mucin, Melanin, Myosin, Myelin usw., usw., erzeugen, kann es natürlich nicht gleichgültig sein, welche festen, flüssigen und gasförmigen Stoffe und in welcher Menge sie in das chemische Laboratorium des Organismus eingeführt werden. Denn je nachdem wird dieser oder jener chemische Prozeß im Organismus eine Abänderung erfahren können. Und hierdurch können wieder Wachstums- und Gestaltungsprozesse in Mitleidenschaft gezogen werden. Daher bilden denn chemische Körper in festem, flüssigem oder gasförmigem Zustand mit ihren

eigentümlichen Kräften ebenfalls wichtige, außerordentlich mannigfaltige Reize, welche gleich den mechanischen, thermischen usw. die Gestaltbildung und Entwicklungsweise bei Pflanzen wie bei Tieren direkt beeinflussen.

#### a) Beeinflussung bei Pflanzen.<sup>7)</sup>

Es ist bekannt, wie die im Boden enthaltenen Nährstoffe das Wachstum vieler Pflanzen modifizieren, wie manche Arten auf einem fetten oder zu stark gedüngten Boden ins Kraut schießen, aber dabei nicht zur Blüten- und Fruchtbildung gelangen. „Alle Blumenzüchter sind“, wie DARWIN ausführt, „einstimmig der Ansicht, daß gewisse Varietäten durch sehr unbedeutende Differenzen in der Natur der künstlichen Erde, in welcher sie gezogen werden, durch den natürlichen Boden des Distrikts affiziert werden.

Ohne geringe Spuren von Eisensalzen z. B. ist eine normale Entwicklung chlorophyllhaltiger Pflanzen nicht möglich. Wird ein keimendes Pflänzchen in einer eisenfreien Nährstofflösung gezüchtet, so macht sich schon in wenigen Tagen die von GRIS nachgewiesene Erscheinung der Chlorose bemerkbar. Die zur Entfaltung gelangenden Blätter bleiben weiß, weil in ihren Zellen keine Chlorophyllkörner gebildet werden. Da nun aber ohne Chlorophyll der ganze Assimilationsprozeß der Pflanze nicht vor sich gehen kann, hören schließlich die Keimpflänzchen, die in eisenfreier Nährstofflösung gezüchtet werden, auch wenn in ihr sonst alle zum Wachstum nötigen Stoffe reichlich vorhanden sind, überhaupt ganz zu wachsen auf und müssen so nach einiger Zeit zugrunde gehen. Es genügt jedoch, Spuren eines löslichen Eisensalzes zur Nährstofflösung nachträglich hinzuzusetzen, um schon nach 48 Stunden ein Ergrünen der Blätter und damit auch die Möglichkeit weiterer Entwicklung hervorgerufen. Ebenso ergrünt auch bald das chlorotische Blatt, wenn man seine Oberfläche mit einer dünnen Eisenvitriollösung bestreicht, die allmählich von den Zellen aufgenommen wird.

Durch Beimengung bestimmter Substanzen zur Nährflüssigkeit kann man manche Pflanzen zu abweichender Gestaltbildung veranlassen. So berichtet KNOOP in den Schriften der sächsischen Akademie über Experimente an Maispflanzen, die in einer Nährflüssigkeit gezüchtet wurden, welche unterschwefelsaure Talkerde enthielt. Die Pflanzen brachten es bis zur Entwicklung eines Blütenstandes. Dieser wich indessen infolge der veränderten Ernährungsweise der Keimpflanzen vom normalen Habitus so erheblich ab, daß KNOOP sich zu folgender Bemerkung veranlaßt sah: „Faßt man die Eigentümlichkeiten der neuen Pflanze in den Ausdrücken der üblichen Terminologie zusammen und vergleicht die Diagnose mit der der Gattung Zea, so findet man die Abweichung so stark, daß man sie dieser Gattung nicht mehr einreihen kann.“

Nach LESAGE macht die Nähe des Meeres und die Benetzung mit Salzlösungen die Blätter der Pflanzen fleischiger, bringt das Palisadenparenchym zur Entwicklung und vermindert das Chlorophyll.

„Die normal erst im zweiten Jahre blühende Runkelrübe geht auf einem stark mit Phosphaten gedüngten Boden häufig schon im ersten Jahre zur Blütenbildung über“ (SACHS).

#### b) Beeinflussung bei Tieren.

Zahlreiche und mannigfaltige Beispiele liefern uns auch die Tiere.

Bekannt sind die mit Phosphor und Arsen angestellten interessanten Experimente von WEGNER, GIES und KASSOWITZ. Durch kleinste,

täglich verabreichte Gaben von Phosphor (0,0015 g) oder von Arsen (0,0005—0,001 g) werden in der kürzesten Zeit erhebliche Veränderungen in der Knochenentwicklung hervorgerufen; sie zeigen sich überall da, wo Knochensubstanz neu gebildet wird, sowohl an den Epiphysen als am Periost. Es wird die normale Einschmelzung des verkalkten Knorpels und der jüngsten Knochenteile eingeschränkt. An den Epiphysen wird anstatt spongioser eine ziemlich kompakte, eigenartig modifizierte Knochensubstanz erzeugt, an welcher man auf den ersten Blick einen normal entwickelten, von einem unter Phosphor- und Arsenfütterung entstandenen Knochen unterscheiden kann. Durch periostale Auflagerungen wird die Diaphyse dicker, zumal da auch die von seiten des Markraums erfolgende Resorption von Knochensubstanz abgenommen oder ganz aufgehört hat. Ja es kann sogar durch längere Zeit fortgesetzte Fütterung bei Hühnern das Mark der Röhrenknochen in Knochengewebe umgewandelt werden.

Durch Entziehung des zur Skelettbildung erforderlichen Kalks kann man ebenfalls formative Prozesse abändern. Solche Versuche haben POUCHET und CHABRY mit Erfolg an Seeigelleiern ausgeführt, welche sie in kalkfreiem Meerwasser sich entwickeln ließen. Infolgedessen konnten beim Übergang der Gastrula in die Pluteusform die Kalknadeln, welche sich zum Skelett der Arme verbinden, wegen mangelnden Baumaterials nicht gebildet werden. Die unterdrückte Entwicklung des Skeletts ist dann wieder die Ursache geworden, daß auch das weiche Gewebe der Arme ebenfalls nicht zur Anlage gekommen ist. „Kaum zeigte eine unbedeutende Verdickung des Ektoderms — bemerken die französischen Forscher — eine schwache Tendenz des äußeren Blattes an, für die Arme noch einige Zellen mehr zu erzeugen.“

Zur Veränderung tierischer Formbildung durch stoffliche Einwirkungen ist auch eine Reihe bemerkenswerter Erscheinungen zu rechnen, welche uns hie und da auf dem Gebiet der Biologie der Tiere entgegenreten, und welche teils in neuerer Zeit durch SCHMANKEWITSCH und KOCH, durch GRASSI und ÉMERY beobachtet, teils aus der älteren Literatur durch DARWIN zusammengestellt worden sind.

SCHMANKEWITSCH hat *Artemia salina* mehrere Generationen hindurch gezüchtet, indem er allmählich den Salzgehalt des Wassers erhöhte. Er konnte auf diese Weise bei den Tieren, die gegen Salzgehalt ungemein empfindlich sind, Veränderungen an den Schwanzborsten und Schwanzlappen hervorrufen, bis schließlich eine Form entstand, welche der *Artemia Mühlhauseni* genau entsprach. Ebenso konnte er durch Verdünnung des Salzwassers die *Artemia salina* in einer anderen Richtung verändern und allmählich in die Form *Branchipus* umwandeln.

Einen ähnlichen Fall von der Einwirkung veränderten Salzgehaltes auf die Schalenbildung von Muscheln berichtet COSTA. Junge, von den Küsten von England genommene Austern verändern, wenn sie in das Mittelländische Meer versetzt werden, alsbald ihre Wachstumsweise und bilden vorragende, divergierende Strahlen, wie sie den Schalen der eigentlichen Mittelmeeraustern eigentümlich sind.

Dankbare Objekte für Fütterungsexperimente sind die Raupen der Schmetterlinge. Es ist eine bekannte, besonders durch Experimente von dem Lepidopterologen KOCH festgestellte Tatsache, „daß, wenn man die Raupe unseres deutschen Bären schon vom Ei aus bis zur Verwandlung mit Blättern von *Lactuca sativa* oder *Atropa*

belladonna füttert, alsdann von den daraus hervorgegangenen Schmetterlingen keiner dem ursprünglichen mehr gleicht. In der Regel erzielt man aus Raupen, die mit Salat gefüttert wurden, Exemplare, bei welchen die weiße Grundfarbe der Oberflügel vorherrscht; die Tollkirsche läßt öfters die braunen Zeichnungen auf den Oberflügeln zusammenfließen und das Weiße verschwinden; ebenso vereinigen sich die blauen Zeichnungen auf den Unterflügeln und verdrängen die orangegelbe Grundfarbe.“ In ähnlicher Weise konnte KOCH bei anderen Arten, wie dem Wegerich- und dem Föhrenspinner (*Gastropacha pini*) Veränderungen in der Färbung erzielen. Zu entsprechenden Ergebnissen ist PICTET durch Ernährung der Raupen von *Oeneria dispar* und *Lasiocampa quercus* mit Blättern anderer Futterpflanzen als der für die Art üblichen gelangt. Zieht man außer diesen Experimenten noch die Tatsache in Betracht, daß „zahlreiche, wenig verschiedene, verwandte Vanessaarten, so *V. polychloros*, *xanthomelas*, *album* und *urticae* ihre Eier an verschiedene Futterpflanzen ablegen“, so ist die Ansicht von EIMER nicht unbegründet: „es seien viele neue Schmetterlingsarten wohl dadurch entstanden, daß Raupen sich zu irgendeiner Zeit einem Futterwechsel anzuwehnen gezwungen waren“.

Auch für die Klasse der Vögel liegt eine Anzahl ähnlicher Erfahrungen vor, welche DARWIN gesammelt hat. „Die Fütterung mit Hanfsamen wird die Ursache, daß Gimpel und gewisse andere Vögel schwarz werden. Nach den Angaben von WALLACE füttern die Eingeborenen des Amazonenstromgebietes den gemeinen, grünen Papagei (*Chrysotis festiva*) mit dem Fett großer, welsartiger Fische, und die so behandelten Vögel werden wundervoll mit roten und gelben Federn gebleckt. Im Malaiischen Archipel verändern die Eingeborenen von Gilolo in einer analogen Weise die Farben eines anderen Papageis, nämlich des *Lorius garulus*, und produzieren hierdurch den *Lori rajah* oder Königslori. Werden diese Papageien auf den malaiischen Inseln und in Südamerika von den Eingeborenen mit ihrem natürlichen vegetabilischen Futter, wie Reis und Pisang gefüttert, so behalten sie ihre gewöhnlichen Farben.

Noch eigentümlicher ist ein zweiter von Mr. WALLACE angeführter Fall: „Die Indianer von Südamerika besitzen eine merkwürdige Kunst, durch welche sie die Farbe der Feder vieler Vögel verändern. Sie rupfen diejenigen von den Teilen, die sie zu färben wünschen, aus und impfen in die frische Wunde die milchige Sekretion der Haut einer kleinen Kröte. Die Federn wachsen nun mit einer brillanten, gelben Farbe, und werden sie ausgerupft, so sollen sie von derselben Farbe wieder wachsen, ohne irgendeinen frischen Eingriff.

Nahrungseinflüsse werden um so leichter tiefere Veränderungen hervorzurufen imstande sein, auf je früheren Stadien der Ei-Entwicklung sie einen Organismus treffen. Als Belege hierfür seien die Bienen, Termiten und Ameisen angeführt. Wie EMERY, GRASSI, HERBERT SPENCER usw. glauben annehmen zu müssen, wird der bei diesen Tierstaaten beobachtete Polymorphismus der Individuen (Fig. 430) direkt durch die äußeren Einflüsse hervorgerufen, welchen die Eier in bezug auf Wohnung und Nahrung während ihrer Entwicklung ausgesetzt werden.

Nach den zahlreichen Beobachtungen und Experimenten der Bienenzüchter sind die befruchteten Eier der Bienenkönigin fähig, so-

wohl Arbeiterinnen als wieder Königinnen zu werden. Es hängt dies lediglich davon ab, in welche Zellen des Bienenkorbes die Eier gebracht und in welcher Weise sie ernährt werden. In besonders großen Zellen (Weiselwiegen) und bei reichlicher Ernährung werden sie zu Königinnen, bei knapper Kost in engeren Zellen zu Arbeiterinnen. Es können sogar nachträglich Larven von Arbeiterinnen durch reichlicheres Futter, wenn es noch zeitig genug geboten wird, in Königinnen umgewandelt werden.

Auch für die Termiten (Fig. 430) ist dem italienischen Zoologen GRASSI der Nachweis gelungen, daß sie es in ihrer Macht haben, die Zahlenverhältnisse der Arbeiter und Soldaten zu regulieren und Soldaten je nach Bedürfnis zu züchten, ebenso wie sie die Geschlechtsreife anderer Individuen durch eine entsprechende Nahrung zur Erzeugung von Ersatzgeschlechtstieren beschleunigen können.

In ähnlicher Weise erklärt EMERY die Arbeiterbildung bei den Ameisen „aus einer besonderen Reaktionsfähigkeit des Keimplasmas, welches auf die Einführung oder auf den Mangel gewisser Nährstoffe durch raschere Ausbildung gewisser Körperteile und Zurückbleiben anderer in ihrer Entwicklung antwortet. Arbeiternahrung muß die Kiefer- und Gehirnentwicklung gegen die der Flügel und der Geschlechtsorgane bevorzugen, Königinnennahrung umgekehrt“. Zwischen der Verkümmerng der Geschlechtsdrüsen und der stärkeren Ausbildung des Kopfes findet eine Korrelation statt, gerade so wie bei den Wirbeltieren zwischen der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und manchen sekundären Sexualcharakteren. Ganz passend hat daher EMERY die Verschiedenheit der Individuen bei Termiten, Bienen und Ameisen als Nahrungspolyorphismus bezeichnet.

Wie groß die Unterschiede zwischen den Arbeiterinnen einer und derselben Ameisenart in dem gleichen Stock werden können, lehrt in instruktiver Weise eine Abbildung, welche WEISMANN nach Präparaten von AUG. FOREL von drei Arbeiterinnen der in Indien lebenden Ameise *Pheidologeton diversus* gegeben hat (Fig. 431).

Nach unserer Erklärung läßt sich auch recht gut die durch sorgfältige Beobachter (DIL. DARWIN, EMERY usw.) festgestellte Tatsache verstehen, daß bei manchen Arten der Ameisen die verschiedenen extremen Individuen durch Zwischenformen allmählich ineinander übergehen (viele Myrmeciden, die meisten Camponotiden, Azteca). Übergänge finden sich sowohl in bezug auf die Größenverhältnisse als auch hinsichtlich der Verkümmerng der Geschlechtsorgane und auch hinsichtlich der sehr verschiedenen Struktur ihrer Kiefer usw. Sie erklären sich, wie SPENCER mit Recht hervorhebt, dadurch, daß die Entziehung der Nahrung bei allen Eiern nicht zur selben Zeit während ihrer Entwicklung stattgefunden hat.

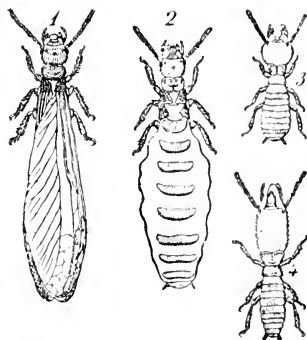


Fig. 430. *Termes lucifugus*. 1 Geflügeltes Geschlechtstier; 2 Weibchen nach Verlust der Flügel mit Resten derselben; 3 Arbeiter, 4 Soldat. Aus LEUNIS-LUDWIG.

Tiefgehenden Einfluß übt ferner die Beschaffenheit der Nahrung auf die Ausbildung des Darmkanals bei höheren Tieren aus. Bekannt ist, daß die fleischfressenden Säugetiere einen kurzen, die an die voluminöse Pflanzennahrung angepaßten Herbivoren dagegen einen langen Darm besitzen. Den sowohl tierische wie pflanzliche Nahrung zu sich nehmenden Omnivoren kommt dagegen eine mittlere Darmlänge zu. Experimentell läßt sich die funktionelle Anpassung der Darmlänge an die Art der Nahrung, namentlich bei Froeschlarven, sehr schön nachweisen. Werden die Larven mit reiner Fleischnahrung aufgezogen, so bleibt der Darm, wie BABÁK berichtet, bedeutend kürzer, als wenn sie rein pflanzliche Kost erhalten. Bei gemischter Kost dagegen nimmt die Länge des Darmes eine deutliche Mittelstellung ein. Denn es verhält sich die Resorptionsfläche des Darmes der Fleischlarven zu der der Pflanzenlarven wie 1:2.

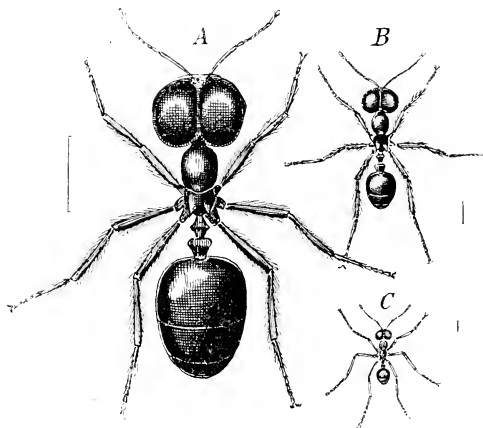


Fig. 431. Drei Arbeiterinnen derselben Ameisenart *Pheidologeton diversus* aus Indien. Nach WEISMANN. *A* größte Arbeiterform, *B* mittlere, *C* kleinste Arbeiterform.

Von großem Interesse sind die Fütterungsversuche, die GUDERNATSCH an Froeschlarven mit verschiedenen, innersekretorisch wirksamen Organen anstellte. Als er Kaulquappen auf verschiedenen Entwicklungsstadien mit Schilddrüsensubstanz vom Pferd oder Rind fütterte, begannen die Larven schon nach wenigen Tagen, viel früher als die gleichalten Kontrolltiere, zu metamorphosieren. Die Extremitäten sproßten hervor und der Schwanz wurde resorbiert; es entstanden so Zwerg-

fröschen, die allerdings meist, bald nachdem sie das Wasser verlassen hatten, zugrunde gingen. Ja selbst auf ganz junge, eben erst aus der Gallerthülle ausgeschlüpfte Frosembryonen erwies sich die Schilddrüsensubstanz, in geringer Menge dem Wasser zugesetzt, äußerst wirksam. Die Extremitätenknospen begannen sofort ihr Wachstum, während die ganze Larve nicht mehr weiter wuchs und der Schwanz sich bald sogar verkürzte. — Eine der Thyreoidea entgegengesetzte Wirkung konnte dagegen GUDERNATSCH erzielen, als er Froeschlarven mit Thymusdrüsenfütterte. Er erhielt Riesenlarven, die viel später als die Kontrollen zur Metamorphose schritten.

Diese Resultate von GUDERNATSCH sind von ROMEIS, BABÁK und ADLER bestätigt und weiter ergänzt worden. Interessant ist, daß Axolotl durch geringe Mengen von Schilddrüse sofort zur Metamorphose veranlaßt werden können, wobei wenige Tage nach der Fütterung die Kiemen und der breite Flossensaum resorbiert werden, die Lungen-



atmung einsetzt, der Schwanz eine drehrunde Form annimmt, und die ganze äußere Gestaltung des Tieres sich völlig ändert und die Amblystomaform annimmt.

Wie in den angeführten Beispielen normale Formwandlungen, so lassen sich endlich auch ganz charakteristische Monstrositäten erzielen, wenn bestimmte chemische Substanzen oft in ganz minimalen Quantitäten auf Eier, namentlich in den Anfangsstadien ihrer Entwicklung, einwirken.

Der Zoologe HERBST hat durch Zusatz geringer Mengen von Lithiumsalz zum Meerwasser (auf 1940 cem Meerwasser 60 cem einer 3,7-proz. Lithiumsalzlösung in Leitungswasser) aus den befruchteten Eiern eines Seeigels, des *Sphaerechinus granularis*, eigentümlich gestaltete Lithiumlarven, wie er sie nennt, erhalten (Fig. 432). Die Eigentümlichkeit

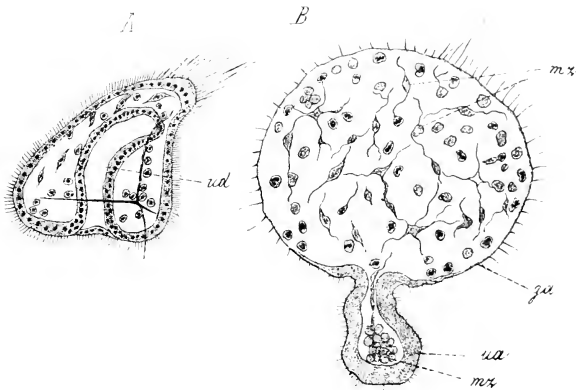


Fig. 432. *A* Normale Gastrula von *Echinus microtuberculatus*. *B* Gastrula von *Sphaerechinus granularis*, welche in Meerwasser, dem etwas Lithiumchlorid zugesetzt war, gezüchtet ist. Nach HERBST. *ud* Normaler Urdarm. *ua* Hervorgestülpter Urdarmabschnitt (Exogastrula). *ga* Ektodermaler Gastrulawandabschnitt. *mz* Mesenchymzellen.

ihrer Entwicklung besteht darin, daß der Bezirk der Keimblase, welcher zum Darm wird (*ua*), sich infolge der Einwirkung des Lithiumsalzes nicht in die Blastulalhöhle einstülpt, sondern geradezu in entgegengesetzter Richtung nach außen als Fortsatz hervorwächst. Werden die Larven zu geeigneter Zeit in reines Meerwasser zurückgebracht, so bleibt der Darm nach außen hervorgestülpt, der übrige Körperteil aber beginnt die für die Pluteusform charakteristischen Veränderungen zu erleiden und die Arme, den Wimperring, Mesenchym und Kalknadeln zu entwickeln. Um die Reaktion zu erzielen, muß das Salz auf die Eier während der ersten Entwicklungsstadien einwirken; Eier, welche auf späteren Furchungsstadien oder als junge Blastulae noch in die Lithiummischung gebracht werden, erleiden nicht mehr die oben beschriebene Veränderung.

Aus Frosch- und Axolotleiern erhielt O. HERTWIG Embryonen mit teilweiser Anencephalie und Hemikranie, wenn sie sich in

Kochsalzlösungen von 0,6 Proz. (bzw. 0,7 Proz.) entwickelten (Fig. 433, 434, 435). Die zur Anlage der nervösen Substanz dienenden Teile des äußeren Keimblattes werden durch den chemischen Eingriff geschädigt. Die Nervenplatte, anstatt sich rechtzeitig zum Rohr zu schließen, bleibt flach ausgebreitet, ein Zustand, der meist auf den Bereich des dritten bis fünften Hirnbläsches beschränkt ist. Die nicht zum Verschuß gelangten Partien der Nervenplatte zeigen später Zerfallsercheinungen und sind außerstande, Nervensubstanz zu entwickeln.

Näheres über die Amphibienlarven mit Anencephalie und Rücken-

Fig. 433.

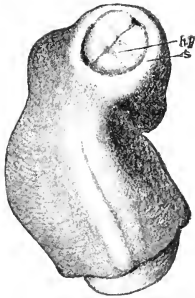


Fig. 434.

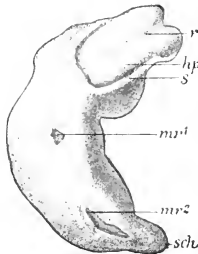


Fig. 435.

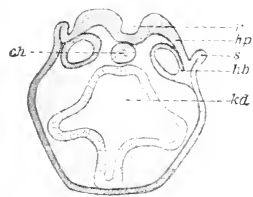


Fig. 433. Embryo von *Rana fusca*. Aus einem Ei, das nach der Befruchtung am 10. März in einer 0,6proz. Kochsalzlösung bis zum 14. März gezüchtet wurde, vom Rücken gesehen. Die 3.—5. Hirnblasenanlagen haben sich nicht zum Rohr geschlossen. *hp* Hirnplatte, umgeben von einem Saum der Epidermis *s*.

Fig. 434. Embryo von Axolotl mit Anencephalie und Spalten im Medullarrohr. Aus einem Ei, das vom 26. November bis 4. Dezember in einer 0,6proz. Kochsalzlösung gezüchtet wurde. *hp* Hirnplatte; *r* Rinne zwischen beiden Hälften derselben; *s* Hautsaum; *mr<sup>1</sup>*, *mr<sup>2</sup>* zwei Spalten im Nervenrohr; *sch* Schwanzhöcker.

Fig. 435. Querschnitt durch die unentwickelt gebliebene Hirnanlage des in Fig. 434 abgebildeten Embryos in der Gegend der Ohrbläschen. *hp* Hirnplatte; *r* mediane Rinne derselben; *ch* Chorda; *s* Saum der Epidermis an der Grenze der offen gebliebenen Hirnplatte; *hb* Hörbläschen; *kd* Kopfdarmhöhle.

marksspalte ist aus den Figuren 433—435 und der ihnen beigefügten Erklärung zu ersehen.

Durch Zusatz von Magnesiumchlorid zum Meerwasser konnte STOCKARD Embryonen des Fisches *Fundulus heteroclitus* züchten, die nur ein einziges in der Mitte des Kopfes gelegenes Auge besaßen. Dieses unpaare „Cyklopen“-Auge enthielt nur eine Linse und war durch Verschmelzung der beiden primären Augenblasen, die nach der Kopfmitte zusammengerückten, entstanden.

Manche Mißbildungen bei Säugetieren und beim Menschen werden sich vielleicht in ähnlicher Weise als Chemomorphosen erklären lassen, entstanden durch abnorme Stoffwechselprozesse von seiten der Wänden der Gebärmutter.

## EINUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

### Die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

#### 8. Reize zusammengesetzter Art.

In den seltensten Fällen sind die äußeren Ursachen, die auf einen Organismus umgestaltend einwirken, einfacher Art. Meist kommen gleichzeitig viele Faktoren zusammen, so daß man ihre einzelnen Wirkungen nicht voneinander trennen und nur von einem verändernden Einfluß der allgemeinen Lebensbedingungen sprechen kann. Das mag zum Teil schon bei einigen Beispielen der Fall sein, welche auf den vorausgegangenen Seiten besprochen worden sind, wie bei den Schattenblättern oder bei *Artemia* usw.

In ihrem allgemeinen Habitus und in vielen Zügen ihrer Organisation sind die Wasser- von den Landpflanzen unterschieden, was sich aus den andersartigen mechanischen, chemischen, thermischen und anderen Bedingungen des umgebenden Mediums, hier des Wassers, dort der Luft, erklärt. So sind bei Wasserpflanzen die mechanischen Gewebe gar nicht oder nur in viel geringerem Maße als bei Landpflanzen entwickelt, weil Zweige und Blätter mit dem Wasser nahezu das gleiche spezifische Gewicht haben und flottierend aufrecht erhalten werden. Da Wasseraufnahme und Wasserabgabe bei ihnen in anderer Weise als bei Landpflanzen erfolgen, fehlen die saftleitenden Gefäße oder sind wenig entwickelt; die Blätter sind zarter, mit dünner Cuticula. Ihr Bau wird statt dorsiventral mehr isolateral.

Nun gibt es auch eine Anzahl von Pflanzenarten (*Mentha aquatica*, *Glechoma hederacea*, *Scrophularia*), welche in Sümpfen oder am Rand von Bächen und Flüssen wachsend, gelegentlich auch längere Zeit ganz in Wasser eingetaucht leben können; auch können sie künstlich unter Wasser gezüchtet werden. Die unter Wasser entstandenen Teile dieser gewissermaßen akzidentellen Hydrophyten zeigen gleichfalls morphologische Abänderungen mehr oder minder ausgeprägter Art; sie nähern sich der Struktur echter Hydrophyten und lassen sich als Zeugnisse für den umgestaltenden Einfluß des Wasserlebens verwerten.

Ähnliche durch Verschiedenheit der äußeren Faktoren hervorgerufene Gegenätze wie zwischen Land- und Wasserpflanzen lassen sich zwischen der Vegetation der nördlichen gemäßigten und der tropischen Länder, zwischen der Vegetation der Alpen und der Ebene oder eines Kulturlandes und der Wüste erkennen. Alpine Pflanzen z. B., die an der Grenze des ewigen Schnees nur wenige Sommermonate nicht vom Schnee bedeckt sind und unter ganz besonderen Verhältnissen der Sonnenstrahlung und Temperatur vegetieren, zeigen Zwergwuchs, haben

aber ein mächtig entwickeltes Wurzelwerk, intensiv gefärbte Blüten usw. In die Ebene verpflanzt, verändern sie ihren Habitus, nehmen aber die alpine Form wieder an, wenn sie oder ihre Nachkommen aus der Ebene an den ursprünglichen Standort zurückgebracht werden, wie die alpinen Arten von *Hieracium*, mit denen NÄGELI experimentierte. Daher kann dieselbe Pflanzenspezies, je nach den Standorten, an denen sie gezüchtet wird, in verschiedenen Standortmodifikationen auftreten.

Zu zahlreichen Variationen neigen besonders die der Kultur unterworfenen Gewächse, weil die den verschiedenartigsten, oft einseitigen und „unnatürlichen“ Entwicklungsbedingungen ausgesetzt werden.

Eine Abbildung einer sehr auffälligen Mutationsform von Farnen, welche durch Änderung der Ernährungsverhältnisse willkürlich hervorgerufen werden kann, gibt GOEBEL in seiner Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Das bei uns weit verbreitete Farnkraut, *Polypodium vulgare*, hat als Normalform einfach fiederteilige Blätter (Fig. 436 rechts). Es gibt aber auch zahlreiche abweichende Modifikationsformen, „so z. B. die als *P. cambriacum* und die als *P. trichomanoides* (Fig. 436 links) bezeichnete. Diese hat dünne, viel reicher geteilte Blätter. Pflanzte man derartige Pflanzen in einen trockenen, sterilen Boden und gibt den Töpfen einen ungeschützten



Fig. 436. *Polypodium vulgare*. Nach GOEBEL. Rechts: Blatt der „Normalform“. Links: Blatt der als „trichomanoides“ bezeichneten Mutation.

Standort, so tritt nach kürzerer oder längerer Zeit die „normale“ Blattform wieder auf; vielfach bilden sich auch Übergangsformen.

In gleicher Weise wie auf die Pflanzen übt auch auf die Tiere das Land- und Wasserleben, die amphibische Lebensweise, die Domestikation, das Klima usw. einen umändernden Einfluß aus. Dasselbe gilt vom dauernden Aufenthalt in unterirdischen Räumen, so daß die Vertreter der Höhlenfauna aus den verschiedensten Tierstämmen gewisse gemeinsame Züge aufweisen.

Die oberflächlichen Grenzschichten des Körpers nehmen sofort bei sehr vielen Tieren ein besonderes Aussehen an, je nachdem sie mit der Luft, mit Wasser oder mit Körpersäften in Berührung sind. Die vom

Wasser umspülte Oberhaut vieler Fische (Fig. 437) ist physiologisch wie eine Schleimhaut beschaffen, mit Becherzellen wie das Epithel des Darmkanals ausgestattet und zur massenhaften Absonderung von Schleim befähigt: bei den landbewohnenden Wirbeltieren dagegen steht der Epithelüberzug der Haut zum Epithel des Darmkanals in ausgesprochenem Gegensatz. Durch den Einfluß der atmosphärischen Luft, die dem weichen Protoplasma sein Wasser rasch entziehen würde, sind die oberflächlichsten Zellen in Hornsubstanz umgewandelt und bilden zusammen eine ziemlich undurchlässige Schicht, das *Stratum corneum*, welches sich als schützende Decke über den eigentlichen lebensfähigen Teil der Oberhaut, das *Rete Malpighii*, herüberlegt. Die inneren Epithelschichten des Körpers entbehren einer solchen zum Schutz gegen die Luft berechneten Decke, weil sie durch den vom Darmrohr ausgeschiedenen Schleim und andere Sekrete feucht und schlüpfrig erhalten werden. Daher sehen wir auch an den Stellen, wo die inneren Höhlen an der Oberfläche des Körpers ausmünden, sich mit dem Wechsel der Bedingungen eine entsprechende Umwandlung der Schleimhaut in eine Oberhaut vollziehen; es bildet sich auf eine kurze Strecke ein Übergangsepithel aus, wie am Rand der Lippen und Nasenflügel oder am After.



Fig. 437. Senkrechter Durchschnitt durch die Epidermis der Bauchhaut eines erwachsenen Aales. Nach EILH. SCHULZE, Taf. VII, Fig. 4.

Auch hier läßt sich der experimentelle Beweis für die

Richtigkeit der gegebenen Erklärung führen. Wie aus der allgemeinen Pathologie genugsam bekannt ist, verändern Schleimhäute ihren eigentümlichen Charakter und nehmen mehr die Eigenschaften und das Aussehen der Oberhaut an, wenn sie, aus ihrer normalen Lage gebracht (wie bei Vorfalle der Gebärmutter, bei Blasenspalte usw.), dem Einfluß der äußeren Luft längere Zeit ausgesetzt gewesen sind. Ihre Oberfläche verliert die feuchte Beschaffenheit einer Schleimhaut, wird trocken und hart, wobei die oberflächlichsten Zellen die charakteristische Hornmetamorphose erleiden.

Festsitzende Pflanzen und Tiere stehen mit ihren beiden Körperenden, wie leicht zu verstehen, unter gegensätzlichen Bedingungen. Auf das untere Ende wirkt die Erde mit ihren Kontaktreizen, mit ihren löslichen chemischen Stoffen und in größerer Tiefe durch den Abschluß des Lichtes; das nach oben gekehrte Ende dagegen ist, abgesehen von anderen Faktoren, vor allen Dingen dem vollen Einfluß des Lichtes ausgesetzt. Die Folge davon ist die Entwicklung sehr verschiedenartiger Organe an

der Basis und an der Spitze. Wie die Pflanzen entwickeln viele fest-sitzende Tiere, besonders aus dem Stamm der Cölenteraten, an ihrer Basis ebenfalls eine Art von Wurzelwerk zum Festhalten, Stolonen oder Ausläufer, die auf dem Boden hinkriechen oder sich auch ein wenig in denselben einsenken. Durch Experimente gelingt es sogar bei niederen Pflanzen und Tieren, durch Umkehr von Basis und Spitze, sehr einfache und schlagende Beweise für die Macht der gegensätzlichen Bedingungen bei der Entstehung der Organe beizubringen.

Erwähnenswert sind hier die interessanten Ergebnisse, welche der

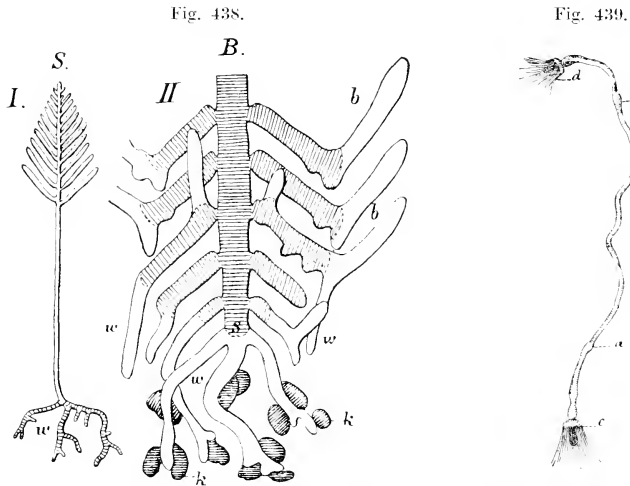


Fig. 438. *I* Aufrecht gewachsenes Pflänzchen von *Bryopsis muscosa*. (Halbschematisch.) *II* Spitze einer umgekehrten *Bryopsis muscosa*, deren Spitze sich in eine Wurzel umgewandelt hat. Der schraffierte Teil stellt die Größe der ursprünglich umgekehrten Pflanze dar, die nicht schraffierten Teile den Zuwachs in umgekehrter Lage. *w* Wurzelschläuche; *k* Sandkörnchen, mit denen die Wurzeln verwachsen sind; *b* Blättfiedern; *s* Stammspitze. Nach F. NOLL.

Fig. 439. Heteromorphose bei *Tubularia mesembryanthemum*. Biorales Tier. Das aus der Mitte eines Stammes herausgeschnittene Stück *a b* bildete an jedem Schnittende einen Polypen (*d* und *c*). Nach der Polypenbildung erfuhr der Stamm *a b* den Zuwachs *b d* und *a c*. Die neugebildeten Stücke sind durchsichtiger als das alte. Vergrößerung im Verhältnis von 1 : 2. Nach dem Leben gezeichnet. Nach LOEB, Fig. 1.

Botaniker NOLL an *Bryopsis muscosa* und der amerikanische Tierphysiologe LOEB an *Tubularia mesembryanthemum* gewonnen haben.

*Bryopsis* (Fig. 438, *I*) ist ein im Wasser lebender Cöloblast, wie die auf S. 498 beschriebene und abgebildete *Caulerpa* (Fig. 373); sie besteht aus einem einzigen, mit vielkernigem Protoplasma erfüllten Schlauche, der aber äußerlich wie ein vielzelliges Pflänzchen in einen vertikalen Stamm mit einem Gipfelsproß (*S*), in Blätter, die am oberen Ende in zwei Reihen regelmäßig verteilt sind, und in ein den Boden durchziehendes, verzweigtes Wurzelwerk (*w*) gegliedert ist.

Um den Einfluß der äußeren Faktoren zu prüfen, hat NOLL einfach

das ganze vielkernige Pflänzchen umgekehrt und mit dem Gipfelsproß nach unten in die Erde des Aquariums eingegraben (Fig. 438 II). Die Folge davon war, daß jetzt aus dem Gipfelsproß (*s*), an welchem sonst, wenn er nach oben gekehrt ist, seitliche junge Blattanlagen entstehen, sich verzweigende Wurzelfäden (*w*) hervorsprossen und den Sandkörnchen (*k*) des Bodens fest anhaften. Desgleichen sind auch Umwandlungen an den Blattschläuchen hervorgerufen worden; ihre, anstatt wie normal nach oben, jetzt nach unten und dem Boden zugekehrten Enden, die sich mit ihrem von vielen Kernen durchsetzten Protoplasma wie Vegetationspunkte verhalten, treiben einerseits Wurzelfäden (*w*) nach abwärts, andererseits Sprosse, die sich nach oben richtend, eine Grundlage für neue Stämmchen mit Blattfedern abgeben.

Der kleine, auf dem Boden festgewachsene Hydroidpolyp, *Tubularia mesembryanthemum*, welcher sich durch ein außerordentlich großes Regenerationsvermögen auszeichnet und dadurch zu Versuchen sehr geeignet ist, besteht aus einem Stamm, dessen eines Ende in der Erde mit Ausläufern wie mit Wurzelfäden befestigt ist, während das andere sich in Zweige teilt, deren jeder mit einem Polypenköpfchen endet. Wenn man dieses anschneidet, so wird von der Wundfläche in wenigen Tagen ein neues gebildet.

LOEB hat nun einen größeren Tubulariazweig, den er seines Köpfchens beraubt hatte, zugleich auch noch von dem Stamme abgetrennt. Er hat auf diese Weise ein zweigartiges Stück Tubulariasubstanz mit zwei Wundenden erhalten, von denen wir das am Stamme abgetrennte Ende als Basis, das des Kopfes beraubte Ende als Spitze bezeichnen wollen. Je nach den Bedingungen, in welche er die beiden Enden des Zweiges versetzte, konnte er jetzt im voraus bestimmen, welche Organe der Zweig an seinen beiden Enden neu erzeugen sollte. Wenn er den Zweig mit seiner Basis in den Sand eines Seewasseraquariums eine Strecke weit eingrub, so daß das andere Ende, die Spitze, vertikal nach oben gerichtet war, so sah er nach wenigen Tagen an der Spitze ein neues Polypenköpfchen, an der Basis aber Haftfäden entstehen. Wenn er dagegen einen anderen Zweig umkehrte und mit der Spitze im Sande versenkte, so rief er jetzt an dieser die Bildung von Wurzeln und an der ursprünglichen Basis die Bildung eines Hydroidpolypenköpfchens hervor.

Derartige Ergebnisse lehren auf das unzweideutigste, daß es lediglich von der Beziehung zur Erde oder zum Licht abhängt, welche Organe an dem Ende eines Tubulariazweiges entstehen sollen. Die verschiedene Art der Reize ist es hier ganz offenbar, welche das an den Wundflächen gelegene Zellmaterial zu dieser oder jener Art von Organbildung veranlaßt; und weil der Reizerfolg der Reizwirkung entspricht, erscheint uns zugleich der ganze Vorgang als ein zweckmäßiger.

Man kann schließlich das Experiment noch in einer dritten Weise variieren, derart, daß man das Bruchstück frei und horizontal im Wasser aufhängt (Fig. 439): dann bilden sich, da beide Enden unter dem Einfluß des Lichtes stehen, an beiden auch Polypen aus.

In hohem Grade erweist sich die Geschlechtstätigkeit vieler niederer und höherer Tiere vom Milieu abhängig. Bei der Mehrzahl von ihnen ist die Fortpflanzung an ganz bestimmte Jahreszeiten gebunden, oft erfolgt die Eireife nur ein- oder zweimal im Jahre in ganz bestimmten Monaten, und dementsprechend erfahren die Samenzellen zu derselben Zeit ihre volle Ausbildung. Nur ausnahmsweise reifen diese früher als

die weiblichen Geschlechtsprodukte, wie bei der Fledermaus, wo die reifen Samenfäden bereits im Spätherbst bei der Begattung in den Uterus gelangen, die Eireife dagegen erst nach beendetem Winterschlaf im Frühjahr erfolgt. An diese schließt sich dann die Befruchtung und Entwicklung der Eier unmittelbar an. In der Oo- und Spermio-genese lassen sich daher entsprechend den wechselnden Jahreszeiten häufig ganz periodische Vorgänge unterscheiden, die oft schon in der verschiedenen Größe der Keimorgane ihren sichtbaren Eindruck finden. Über den zyklischen Charakter der Hodentätigkeit bei *Rana fusca* hat NUSSBAUM genaue Untersuchungen angestellt. Das Hodenvolumen ist bei dieser Art am geringsten im Mai, am größten im August; im Juni bis August ist die Spermio-genese in vollem Gange, im Oktober sind die Samenfäden für das kommende Frühjahr bereits fertig ausgebildet.

Bei Vögeln ist der Brunsthoden im Vergleich zum Winterhoden ganz gewaltig vergrößert; nach den Untersuchungen von STIEVE an der Dohle beträgt diese Vergrößerung etwa das 1000-fache des Ruhevolumens. Die histologische Untersuchung ergab, daß die Volumzunahme durch Vermehrung des Keimepithels der Samenkanälchen herbeigeführt wird, während die Zwischenzellen an Zahl fast unverändert bleiben. Dagegen berichtet SCHÖNEBERG auch über ein periodisches Schwanken in der Menge der Zwischenzellen. Bei Säugetieren mit periodischer Brunst, wie beim Murmeltier und Maulwurf, sind von HANSEMANN, TANDLER und GROSS gleichfalls erhebliche morphologische Unterschiede des Hodens festgestellt worden, je nach der Jahreszeit, in der das Organ zur Untersuchung gelangte. Die genannten Autoren sprechen daher auch von einem Saisondimorphismus des Hodens. In der Ruheperiode der Spermio-genese soll die Zwischensubstanz stark vermehrt sein, dagegen nimmt sie an Masse ab, je mehr die Spermio-genese in Gang kommt und dadurch die Samenkanälchen an Kaliber zunehmen.

Kann es nach diesen Beobachtungen schon keinem Zweifel unterliegen, daß die periodischen Veränderungen an den Keimorganen in engem Zusammenhang mit den gleichfalls periodisch wechselnden Außenbedingungen stehen, so läßt sich auch direkt der Beweis führen, daß die Keimorgane gegen einen Wechsel der äußeren Bedingungen, des Milieus, in hohem Grade empfindlich sind.

Viele wilde Pflanzen tragen, wenn sie unter veränderten, ungewohnten Bedingungen in Gärten und Treibhäusern gezüchtet werden, keinen Samen. Infolge von reicher Ernährung schießen sie ins Kraut und blühen nicht mehr, oder ihre Blüten zeigen unter dem Einfluß der Domestikation Monstrositäten, wie die zahlreichen Blumenvarietäten mit ihren gefüllten, aber sterilen Blüten. Häufig fällt auch der Zustand der Blüten auf, den GÄRTNER als Kontabeszenz beschrieben hat, und bei welchen die Antheren geschrumpft und braun werden und keinen guten Pollen mehr enthalten.

Ebenso ist es bei Tieren eine häufig zu beobachtende Erscheinung, daß sie in der Gefangenschaft, bei ganz anderen als den gewohnten Lebensbedingungen, unfruchtbar werden. Erst neuerdings ist man den Ursachen dieser Sterilität näher nachgegangen und hat festgestellt, daß häufig die Keimdrüsen als Folge der veränderten äußeren Lebensbedingungen tiefgehende morphologische Veränderungen erleiden. So konnte JÖRGENSEN zeigen, daß in den Ovarien von *Proteus anguineus*, der längere Zeit gefangen gehalten war, zahlreiche degenerierende



Eifollikel vorhanden waren, die sich bei frisch gefangenen Tieren nicht fanden. STIEVE hat Haushühner in enge Käfige gesperrt. Durch das Leben in Gefangenschaft wurde sofort die vorher regelmäßig erfolgende Eiablage unterbrochen, und an den Ovarien ließen sich schon vom vierten Tage ab erhebliche Veränderungen nachweisen, die um so ausgeprägter wurden, je länger das Tier in Gefangenschaft gehalten wurde. „Es fand eine Rückbildung der gestielten Eifollikel statt, und zwar wurden zuerst die größten Follikel atretisch und dann allmählich auch die kleineren. Bei genügend langer Dauer der Gefangenschaft verfiel das ganze Ovar der fettigen Degeneration. Dabei fand unter dem Einfluß der guten Ernährung eine allgemeine Gewichtszunahme, bedingt durch reichlichen Fettsatz, statt.“

Aber nicht nur die keimbereitenden Organe, sondern auch die ganze Fortpflanzungstätigkeit ist mitunter in hohem Maße von den äußeren Lebensbedingungen abhängig. Der Feuersalamander ist im Gebirge vivipar; er gebärt im Frühjahr im Wasser eine größere Anzahl von Larven mit kurzen Kiemen. Im Flachland dagegen ist er ovovivipar, d. h. er legt zahlreiche kleine Embryonen in den Eihüllen ins Wasser ab. Durch erhöhte Temperaturen und wassergesättigte Umgebung ist es KAMMERER gelungen, die Salamanderweibchen zu verfrühter Eiablage zu bringen; durch starke Trockenheit dagegen erreichte er es, daß das Feuersalamanderweibchen Vollmolche, und zwar in einer bis auf zwei reduzierten Anzahl, auf dem Lande abwarf, also eine Fortpflanzungsweise darbot, die bei dem nahe verwandten schwarzen Salamander in den Alpen die Regel ist.

Schließlich ist in diesem Abschnitt, der über die äußeren Faktoren der organischen Entwicklung handelt, auch noch der Winterschlaf anzuführen, eine Erscheinung, die in besonders typischer Weise bei einigen Säugetieren beobachtet wird. In Übereinstimmung und Anpassung an die ungünstigen äußeren Lebensbedingungen des Winters, an die Kälte und den Nahrungsmangel, verfallen im Spätherbst die Murmeltiere, Hamster, Bären und Fledermäuse in einen tiefen Schlaf, bei dem es besonders charakteristisch ist, daß die sonst hohe Körpertemperatur, wie sie den genannten Tieren als Warmblütern eigentümlich ist, stark absinkt. Die Folge davon ist ein äußerst geringer Stoffwechsel, der es den Tieren ermöglicht, ohne Nahrungsaufnahme und ohne nennenswerten Gewichtsverlust den Winter bis zum Eintritt günstigerer Lebensbedingungen zu verbringen.

Es kam wohl keinem Zweifel unterliegen, daß diese äußerst zweckmäßige Anpassung an die äußeren Lebensbedingungen ursprünglich als eine direkte Folge derselben entstanden ist, wenngleich uns der Weg, wie sie erfolgt ist, bis vor kurzem völlig unbekannt war. Neuerdings sind nun von L. ADLER bei der Fledermaus interessante Veränderungen an der Schilddrüse festgestellt worden. Untersuchte er dieselbe bei Tieren, die sich im tiefen Winterschlaf befanden, so konnte er deutlich eine Verkleinerung dieses für den Stoffwechsel so wichtigen Organs nachweisen; namentlich war auch ein Schwund des Kolloids in den Follikeln ganz charakteristisch. Als er den schlafenden Tieren Schilddrüsensubstanz einspritzte, stieg die niedrige Körpertemperatur sofort erheblich, und die Tiere erwachten aus ihrem Schlaf. ADLER zieht aus diesen Beobachtungen den Schluß, daß eine durch die morphologischen Veränderungen bedingte verminderte innere Sekretion der Schilddrüse die charakteristischen Erscheinungen des Winterschlafes auslöst. Da wir nun ebenfalls durch die

bereits auf S. 611 erwähnten Untersuchungen ADLERS wissen, daß äußere Faktoren, wie namentlich die Temperatur, Veränderungen an den Drüsen mit innerer Sekretion hervorrufen können, so ist der von ihm gezogene Schluß einleuchtend, daß auch beim Winterschlaf das Milieu auf dem Wege über die Drüsen mit innerer Sekretion seine Wirksamkeit entfaltet hat, bis dann durch Kombination von Vererbung und andauernder Fortdauer des periodisch wirksamen Reizes der jetzige Zustand allmählich erreicht worden ist.

### 9. Reize, die in Einwirkungen zweier Organismen aufeinander bestehen.

Zum Schluß unserer Betrachtung der äußeren Faktoren ist noch auf eine mannigfaltige Gruppe von Reizursachen einzugehen, welche organischer Natur sind und darin bestehen, daß die Lebensprozesse zweier Organismen unmittelbar in innige physiologische Beziehungen zueinander treten und Wachstum und Form bestimmen. Ich meine die Verhältnisse, die durch Pfropfung hervorgerufen werden, ferner die Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus und die durch Organismen bedingten Gallen und Geschwülste.

#### a) Pfropfung, Transplantation.

Am lehrreichsten und überzeugendsten sind die Fälle, in denen der Experimentator willkürlich die Art des Wachstums und der Gestaltung eines Organismus durch geeignete Verbindung mit einem zweiten abändern kann. Es geschieht dies durch Pfropfung und Transplantation. Beispiele in großer Zahl liefert uns die Gärtnerkunst.

Wenn man zwei verschiedene Pflanzenindividuen durch Pfropfung zu einer neuen Individualität verbindet, so wird das Pfropfreiz in seiner Entwicklung oft in eigentümlicher Weise von der Natur des Grundstocks abhängig gemacht. Um z. B. das Wachstum eines Baumes zu beschränken und ihn zu einem Zwergweh zu zwingen, braucht man nur das Pfropfreiz auf eine Unterlage einer verwandten, aber einen Strauch bildenden Art zu transplantieren. Ein Birnreis, welches der Gärtner auf die durch strauchartigen Wuchs ausgezeichnete Quitte als Unterlage aufpfropft, wird infolgedessen in seinem vegetativen Wachstum sehr stark gehemmt; es bilden sich nur kurze und schwächliche Laubsprosse. Alle die kleinen Zwergsorten von Birnen, die zu Spalieren und kleinen Pyramiden benutzt werden oder als „Kordon“ und Topfbäumchen in den Handel kommen, würden nicht vorhanden sein, wenn der Gärtner nicht eine Unterlage wie die Quitte besäße (VÖCHTING). Durch die Beschränkung des vegetativen Wachstums wird gleichzeitig noch eine gesteigerte und frühzeitig eintretende Fruchtbarkeit erzielt. Ähnliches lehren andere kultivierte Obstsorten (Äpfel, Aprikosen usw.).

Wie man durch Pfropfung das Wachstum des Reises beschränken, kann man es durch andere Kombinationen im Gegenteil auch üppiger als unter normalen Verhältnissen gestalten. Wie BAUR (I 1911) festgestellt hat, zeigt ein Pfropfreiz von *Cytisus hirsutus* auf *Laburnum vulgare* ein viel kräftigeres Wachstum als auf eigenen Wurzeln: „Okuliert man von zwei gleichwertigen Augen von *Cytisus hirsutus* das eine wiederum auf einen *Cytisus hirsutus*, das andere auf *Laburnum vulgare*, dann wird das Auge auf *Cytisus hirsutus* in zwei Jahren höchstens zu einem  $\frac{1}{4}$  cm dicken, etwa  $\frac{1}{4}$  m langen Zweig auswachsen, das auf *Labur-*

num okulierte Auge dagegen entwickelt sich in der gleichen Zeit zu einem 1—1½ cm dicken, ungefähr meterlangen, reichverzweigten Ast.“

Durch die Verbindung mit einem etwas anders gearteten Organismus kann ferner auch die Widerstandsfähigkeit des Reises gegen äußere Einflüsse oder sogar seine Lebensdauer verändert werden. Auch hierfür zwei Beispiele.

Der Pistazienbaum (*Pistazia vera*), der, in Frankreich kultiviert, bei einer Temperatur unter —7,5° erfriert, erträgt eine Kälte von —12,5°, wenn er auf *P. terebinthus* gepfropft wird. Ferner erreicht er, „als Sämling gezogen, ein Alter von höchstens 150 Jahren; auf *P. terebinthus* gepfropft, steigt seine Lebensdauer auf 200 Jahre, während er, mit *P. lentiscus* als Grundstock verbunden, ungefähr 40 Jahre alt wird“ (VÖCHTING).

Noch beweisender sind die von VÖCHTING an der Runkelrübe angestellten Experimente, weil sie schon im Laufe eines Jahres das Ergebnis liefern. Das Reis einer Runkelrübe, dessen Knospen noch undifferenziert sind, „gestaltet sich zu einem vegetativen Sproßsystem, wenn man es mit einer jungen, noch wachsenden Wurzel verbindet; es bildet dagegen einen Blütenstand, wenn es im Frühjahr einer alten Rübe aufgesetzt wird“. In der jungen Rübe fehlen offenbar noch gewisse, in der alten Rübe als Reservematerial abgelagerte Stoffe, welche zur Erzeugung eines Blütenstandes notwendig sind und das Reis zu einem entsprechenden Wachstum bestimmen.

Die Summe der zahlreichen Erfahrungen, welche in der Obstbaumnutzung über die gegenseitigen Beeinflussungen von Impfling und Grundstock für verschiedene Apfelsorten gewonnen worden sind, hat LINDEMUTH (XXI 1878) in einige wenige inhaltsreiche Sätze zusammengefaßt: „Auf den sehr zwergartigen Johannesapfel (Paradies-) geimpft, bleiben die von Natur baumartigen Sorten sehr niedrig und fruktifizieren häufig schon in dem auf die Impfung folgenden Jahr; auf dem Splittapfel erreichen sie schon beträchtlichere Dimensionen und müssen zu mittelhohen Formen erzogen werden; die Fruchtbarkeit tritt nach wenigen Jahren ein. Auf Sämlingen der edlen Sorten oder auf anderen baumartigen Spezies entwickeln sich die Impfreiser der aufgepfropften, edlen, von Natur baumartigen Sorten zu kräftigen Bäumen; die Fruchtbarkeit tritt erst nach einer längeren Reihe von Jahren ein. — Die auf Johannesäpfel gepfropften Sorten bringen ihr Leben selten über 15 bis 20 Jahre, die auf Splittäpfel etwas höher, während die auf Sämlinge der baumartigen, edlen Sorten gepfropften Reiser 150—200 Jahre alt werden können. — Diese Tatsachen benutzt der Obstzüchter nach Willkür für seine Zwecke.“

Durch die Pfropfung können auch Krankheiten vom Grundstock auf das Pfropfreis und ebenso in umgekehrter Richtung übertragen werden, z. B. die infektiöse Chlorose, welche zur Panachüre führt. Bekanntlich treten bei manchen Pflanzenabarten auf, bei denen die Blätter durch weiße Flecke ausgezeichnet sind, in deren Bereich das Chlorophyll in den Zellen fehlt. Im Zusammenhang hiermit ist die Blattspreite gewöhnlich verkleinert und auch die Achse der Zweige mehr oder minder verkürzt. Die Panachüre oder Albicatio, wie man diese Veränderung in der Blattfärbung nennt, wird durch äußere Einflüsse gefördert, durch warme und feuchte Atmosphäre, reiche Düngung und andere Momente, welche die Vegetationsfähigkeit anregen.

Nach den durch LINDEMUTH ausgeführten sorgfältigen Versuchen gelingt die Übertragung der Panachüre durch Pfropfung mit Sicherheit und Leichtigkeit bei *Abutilon Thompsonii*. Wenn man einen panachürten Impfling auf eine grüne Unterlage aufpfropft, so werden an dieser die Knospen, welche sich unterhalb und in einiger Entfernung von der Impfstelle später entwickeln, in ihrer Natur verändert, indem sie auch panachürte Blätter erhalten. Eine Vorbedingung für das Gelingen des Experimentes besteht nur darin, daß der Impfling entweder bei seiner Vereinigung bunte Blätter besitzen oder nach derselben aus Knospen bunte Blätter hervorgebracht haben muß. Die Übertragung der Panachüre geschieht ebenso gut auch in umgekehrter Richtung von einer panachürten Unterlage auf einen grünen Impfling. Sie ist abhängig von der Säftebewegung. Man kann daher von einem bereits buntblättrig gewordenen Zweig die Panachüre durch zweckmäßiges Beschneiden der Pflanze mit dem Nahrungssaft auch anderen Zweigen und schließlich der ganzen Pflanze mitteilen. Dagegen läßt sich eine panachürblättrige Unterlage von *Abutilon* nicht beeinflussen durch einen grünblättrigen Impfling, in der Weise, daß sie nur Knospen mit rein grünen Blättern hervorbrächte. Das Auftreten von infektiöser Chlorose hat BAUR (XXI 1906 und 1907) in ähnlicher Weise bei *Malvaceen*, bei *Ligustrum*, *Fraxinus* und *Sorbus* beobachtet.

Sowohl bei der infektiösen Chlorose wie in den zuerst aufgeführten Beispielen, in denen durch Pfropfung Reis und Unterlage sich in ihrem Wachstum usw. beeinflussen, handelt es sich um nichts anderes als um Ernährungsmodifikationen. Dagegen ist eine Übertragung idioplasmatischer Eigenschaften von einem Komponenten auf den andern oder eine vegetative Bastardierung, von der LINDEMUTH in seiner Mitteilung (XXI 1878) spricht, auf diesem Wege vollständig ausgeschlossen. Um keine Mißverständnisse aufkommen zu lassen, sei dies ausdrücklich noch zum Schluß des Abschnittes bemerkt.

#### b) Wechselwirkungen zwischen Embryo und Mutterorganismus.

Bei Tieren, deren Embryonalentwicklung sich eine Zeitlang im Innern des weiblichen Fortpflanzungsapparats vollzieht, sehen wir mehr oder minder intensive Wechselwirkungen zwischen mütterlichen und kindlichen Organen eintreten. Sie sind um so erheblicher, je länger die Tragzeit dauert und je mehr dadurch das in der Gebärmutter sich entwickelnde Ei Gelegenheit erhält, mit der Uterusschleimhaut in engere Beziehungen zu treten. Nicht nur wird während einer Schwangerschaft der Stoffumsatz im weiblichen Körper ganz enorm gesteigert, sondern es werden auch teils in den direkt vom Reiz betroffenen Organen, teils auch an weitab gelegenen Stellen eigentümliche Bildungsprozesse wachgerufen. Was den zweiten Punkt betrifft, so ist an die abnormen Pigmentablagerungen in der Haut zu erinnern, welche mit unter den Schwangerschaftsmerkmalen aufgeführt werden: an die Pigmentierung der *Linea alba* und der Umgebung des Warzenhofes, an die *Chloasmata uterina*, an die Entwicklung der Brüste, an das *Corpus luteum verum* usw. Unter dem Reiz, der vom Ei auf seine Umgebung direkt ausgeübt wird, verändert sich die Gebärmutter Schleimhaut in ihrer Struktur und wird zur *Decidua*; die Muskulatur vermehrt sich beträchtlich, die *Arteriae*

uterinae vergrößern sich. Eigentümliche, zur Placenta materna führende Veränderungen entstehen an der Stelle, wo das Chorion in Zotten auswächst, die sich in die Decidua einsenken.

Wir haben es in allen diesen Vorgängen mit direkt durch organische Reize bewirkten Anpassungserscheinungen zu tun. Denn durchaus analoge Veränderungen stellen sich ein, wenn das Ei anstatt an normaler Stelle in der Gebärmutterhöhle schon in dem Eileiter sich festsetzt oder wenn es, durch irgendeinen Umstand in der Bauchhöhle zurückgehalten, zu einer Abdominalschwangerschaft Veranlassung gibt.

Wie das Ei auf den mütterlichen Organismus, so wirkt andererseits auch wieder die Gebärmutter-schleimhaut auf das sich entwickelnde Ei als organischer Reiz ein und veranlaßt es zu zweckentsprechenden Bildungen. Während die äußerste Eihaut bei Reptilien und Vögeln ihre glatte Oberfläche nie verliert und als Serosa bezeichnet wird, paßt sie sich bei den Säugetieren der ihr dicht anliegenden Decidua an, vergrößert ihre Oberfläche durch Zottenbildung und wird zum Chorion.

Auch bei vielen Pflanzen kommen analoge Wechselwirkungen zwischen Mutterpflanze und dem Ei vor, wenn es seine ersten Entwicklungsstadien, wie bei den Phanerogamen, im Fruchtknoten durchläuft. Es findet dann zwischen dem sich entwickelnden Embryo und den umgebenden mütterlichen Geweben eine lebhafteste Wachstumskorrelation statt, ähnlich wie bei der Placentabildung trächtiger Säugetiere. Während Blüten, bei welchen die Befruchtung unterblieben ist, nicht weiter wachsen, welk werden und abfallen, ruft der durch die Befruchtung im Ei angeregte Entwicklungsprozeß zugleich auch ein oft ganz energisches Wachstum des Fruchtknotens, eine eigentümliche Umbildung seiner Zellen, mit einem Wort die Entstehung der verschiedensten Formen von Früchten hervor.

Ja zuweilen dehnen sich die durch Befruchtung hervorgerufenen Veränderungen noch über den Fruchtknoten auf die angrenzenden Pflanzenorgane aus und ziehen sie ebenfalls in die Fruchtbildung mit hinein. So kommen eigentümliche Gebilde zustande, welche, wie die Feige, Erdbeere, Maulbeere, in der Botanik als Scheinfrüchte bezeichnet werden.

### c) Organismen als Ursachen von Gallen und krankhaften Geschwülsten.

In das Kapitel der organischen Einwirkungen gehören endlich auch die charakteristischen Organisationen, die durch Symbiose zweier Organismenarten oder durch parasitäre Vereinigung oder durch anderweite Einwirkungen des Organismus auf einen anderen zustande kommen.

Für die Entstehung besonderer Lebewesen mit ganz spezifischen Artcharakteren durch Symbiose werden die schönsten Beispiele durch die Flechten geliefert, deren Eigentümlichkeiten schon im fünfzehnten Kapitel (S. 524) eingehender besprochen wurden.

Es genügt daher, auf das dort bereits Gesagte zu verweisen. Dagegen sei hier noch etwas näher auf die Bildungen eingegangen, die sich am Körper von Pflanzen und Tieren als etwas ihm Fremdartiges unter dem Einfluß anderer Organismen entwickeln können, wie die Gallen vieler Pflanzenarten oder die krankhaften Geschwülste vieler Tiere.

Manche Insekten, wie die Gallwespen, stechen junge Pflanzenblätter an und legen ihre kleinen Eier in das Gewebe ab. Unter den abnormen Reizen, die teils durch den beim Einstechen abgesonderten Saft, teils durch die Entwicklung der Eier zu Larven ausgeübt werden, treten lebhaftere Zellenwucherungen in dem betreffenden Pflanzenteil ein; es entstehen die allbekannten Gallen, Organe, die eine ganz charakteristische komplizierte Struktur, besondere Zellenformen, Gefäße usw. und ebenso eine ganz bestimmte äußere Form erhalten. „Es ist, als ob die Galle“, wie SACHS sich ausdrückt, „ein Organismus sui generis wäre.“ Und diese Organe fallen wieder sehr verschiedenartig aus, je nach dem spezifischen Reiz, der sie hervorgerufen hat, und je nach der spezifischen Substanz, welche auf den spezifischen Reiz durch Gallenbildung reagiert hat. Daher entstehen auf derselben Pflanze durch verschiedene Insekten ganz verschiedene Gallen, und nicht minder lassen sich die Gallen verschiedener Pflanzen voneinander systematisch auf das strengste unterscheiden.

Außer den Gallen können als pathologische Organisationen im Pflanzenreich noch mancherlei Gebilde aufgeführt werden: so die durch *Chermes viridis* an den Rottannen erzeugten, taumenzapfenähnlichen Wucherungen, ferner die monströsen Blütenentwicklungen, sogenannte Vergrünungen von Arabisarten, die man auch künstlich dadurch hervorrufen kann, daß man Blattläuse bestimmter Spezies auf die noch jungen Infloreszenzen setzt usw. (SACHS I 1882, S. 652).

Den Gallen vergleichbar sind bei Tieren die krankhaften Geschwülste, welche durch fremde Mikroorganismen bei ihrer Ansiedelung im tierischen Gewebe erzeugt werden. Auch diese Geschwülste erhalten je nach der Art des angesiedelten Mikroorganismus und des befallenen Tieres ihr besonderes Gepräge, durch welches sie als eigenartige, spezifische Geschwulstindividuen zu unterscheiden sind.

Tuberkelbazillen erzeugen im Gewebe des Menschen den Miliartuberkel, der einen charakteristischen Bau und eine ihm eigentümliche Entwicklungsgeschichte besitzt. Sarkosporidien rufen in der Speiseröhre des Rindes Geschwülste mit einem fächerförmigen Bau hervor. Myxosporidien sind die Ursache von Muskelgeschwülsten, die im Fleisch mancher Fische auftreten.

Ob Sarkome und Karzinome des Menschen ebenfalls derartige Organisationen sind, die durch uns unbekanntes parasitische Lebewesen hervorgerufen werden, ist noch nicht bewiesen, aber nicht unmöglich.

## ZWEIUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

### **Die Theorie der Biogenesis.**

#### **II. Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung.**

Wie der Organismus in einer Beziehung von unzähligen äußeren Faktoren abhängig ist, welche, die Zellen, die Gewebe und Organe modifizierend und umgestaltend, fördernd oder schädigend in den Lebensprozeß eingreifen, so hängt in anderer Beziehung sein Bestand im ganzen, ferner die Funktion und Gestaltung jedes einzelnen Teiles von nicht minder zahlreichen inneren Faktoren ab.

Schon im neunzehnten Kapitel wurde auseinandergesetzt, daß die inneren Faktoren der Entwicklung in zwei Gruppen zerfallen. Die eine Gruppe sind die Eigenschaften und Anlagen der Geschlechtszellen und ihrer Abkömmlinge selbst (die inneren Faktoren im engsten Sinne), in der zweiten Gruppe dagegen fassen wir die zahllosen und verschiedenartigsten Wechselwirkungen zusammen, welche die Zellen, Gewebe und Organe eines Organismus gemäß ihrer Beziehungen aufeinander ausüben.

Mit der zweiten Gruppe, den inneren Faktoren im weiteren Sinne, wollen wir uns jetzt zunächst beschäftigen. Sie sind besonders für das Verständnis der tierischen Formbildung von der allergrößten Bedeutung. Denn bei den Tieren ist die physiologische Arbeitsteilung und die als Ergänzung zu ihr sich ausbildende Integration (siehe S. 544 und 549) in ungleich größerem Maße durchgeführt als bei den Pflanzen. Während bei diesen die Wirksamkeit der äußeren Faktoren klarer hervortritt, sind die Tiere für das Studium der inneren Faktoren die geeigneteren Objekte.

Die Wechselwirkungen (Korrelationen) zwischen den Zellen eines Organismus und ihren Derivaten bilden sich mit dem Beginn des Entwicklungsprozesses aus, ändern sich von Stufe zu Stufe und komplizieren sich in demselben Maße, als die Entwicklung fortschreitet. Ihre Besprechung geschieht daher am besten in zwei Abschnitten. Der erste wird von den Korrelationen des sich entwickelnden, der zweite Abschnitt von den Korrelationen des ausgebildeten Organismus handeln.

#### **A. Die Korrelationen der Zellen während der Anfangsstadien des Entwicklungsprozesses.**

Wir betreten hiermit ein Gebiet, das während der letzten Jahrzehnte ein Gegenstand heftiger Streitfragen gewesen ist und auf dem sich vorübergehend zwei entgegengesetzte Theorien ausgebildet und gegenseitig befehdet haben. Auf der einen Seite stehen, um nur die wichtigsten Namen zu nennen, W. HIS, ROUX, WEISMANN, COXKIN, K. RABL.

Sie sehen den Grund für die im Laufe der Entwicklung allmählich auftretende Arbeitsteilung zwischen den Zellen und für ihre damit zusammenhängende, verschiedenartige Differenzierung schon in der Organisation der ungeteilten Eizelle gegeben, weichen aber auf dieser gemeinsamen Grundlage doch wieder sehr erheblich in ihren Meinungen voneinander ab und sind in zwei Gruppen gespalten.

Der einen Gruppe gehören der amerikanische Forscher CONKLIN und K. RABL an. Sie machen für die ungleiche Differenzierung der Embryonalzellen während der Entwicklung den Dotter des Eies wegen seines Gehaltes an zahlreichen verschiedenen „organbildenden Substanzen“ verantwortlich. Sie lassen diese durch den Furchungsprozeß sich in gesetzmäßiger Weise auf bestimmte Zellen verteilen und ihren Charakter infolgedessen determinieren. Wir werden später im XXV. Kapitel auf die Lehre von den organbildenden Substanzen noch näher eingehen und die Gründe aufführen, welche gegen ihre Verallgemeinerung sprechen.

Wichtiger aber für die folgende Darstellung ist zunächst der von der zweiten Gruppe vertretene Standpunkt, welcher von WEISMANN zu einem geschlossenen Lehrsystem in seiner Keimplasmatheorie ausgearbeitet worden ist. WEISMANN betrachtet zwar auch den Zellkern als den Träger der erblichen Anlagen, kommt aber trotz dieser Übereinstimmung mit den von uns vertretenen Ansichten (vgl. Kap. XII) zu einem diametral entgegengesetzten Standpunkt. Nach unserer Theorie der Biogenesis, deren Leitsätze bereits aufgestellt, aber im folgenden an Beispielen und Experimenten noch weiter begründet werden sollen, sind alle Zellen eines Organismus durch den Besitz des gleichen Idioplasmas Träger der Art-eigenschaften und werden nur dadurch in Gewebs- und Organzellen differenziert, daß sie während des Entwicklungsprozesses unter verschiedene Bedingungen geraten und nach dem Gesetz der Arbeitsteilung besondere Funktionen besser als die übrigen ausbilden und dadurch auch in ihrer Struktur differenziert werden. Dagegen läßt WEISMANN das Idioplasma, welches das volle Erbe einer Art repräsentiert, nur im Besitz des befruchteten ungeteilten Eies sein und als solches nur den späteren Keimzellen überliefert werden: bei der Entstehung der somatischen Zellen aber läßt er es sich in seine einzelnen Anlagen allmählich mechanisch zerlegen, so daß einzelne Embryonalzellen nur Bruchstücke von ihm, einzelne Determinanten, wie er sich ausdrückt, und durch sie ihren späteren Charakter erhalten. Der Entwicklungsprozeß beruht dann seinem Wesen nach auf einer fortschreitenden Zerlegung des von den Eltern ererbten Idioplasmas in seine einzelnen Determinanten oder Gene, und zwar geschieht die Zerlegung nach einem rätselhaften Mechanismus, der schon im Ei durch die kunstvolle Architektur des Idioplasmas vorausbestimmt und geregelt ist.

Das Mittel, dessen sich die Natur zur Zerlegung des Keimplasmas bedient, erblickt WEISMANN in der Zell- und Kernteilung. Er unterscheidet nämlich nach einer nicht näher begründeten Annahme, welche aber doch schließlich ein sehr wichtiger Grundstein seines Systems ist, zwei Arten von Kernteilung, die nach ihrer Wirkung grundverschieden ausfallen, nämlich eine erbgleiche oder integrelle, und eine erbungleiche oder differentielle. Die erbgleiche Teilung beruht auf einer Verdoppelung der Determinanten durch Wachstum und auf ihrer ganz gleichmäßigen Verteilung auf die Tochterchromosomen (WEISMANN'S Idhälften); sie



tritt bei Embryonalzellen und später bei Gewebszellen ein, welche Tochterzellen der gleichen Art hervorbringen. Die erbungleiche Teilung dagegen wird durch ungleiche Gruppierung der Determinanten während ihres Wachstums eingeleitet. Infolgedessen spalten sich die Chromosomen derartig, daß hierbei die in ihnen eingeschlossenen Determinanten in ganz verschiedenen Kombinationen auf die Tochterchromosomen übertragen werden. Diese Art der Halbierung in qualitativ ungleiche Hälften ist nach der Ansicht WEISMANN'S das Mittel zur differentiellen Zerlegung des Keimplasmas und spielt bei der Entwicklung des Eies in den fertigen Organismus die Hauptrolle. Nur durch ihre richtige Funktionierung ist es möglich, daß die im Keimplasma eingeschlossenen, zahllosen Determinanten oder Bestimmungsstücke so auseinandergelegt werden, daß sie, zur rechten Zeit an den richtigen Ort gebracht, die Differenzierungen in die funktionell verschiedenen Teile (Determinanten) des fertigen Körpers bewirken.

Der Hypothese WEISMANN'S, besonders seiner Lehre von der Zerlegung des Keimplasmas durch erbungleiche Kernteilung, ist O. HERTWIG in verschiedenen Schriften entgegengetreten. Denn es ist nur ein einziger Vorgang im Zellenleben bekannt, der sich scheinbar zu ihren Gunsten verwerten ließe und der zur Aufstellung der MENDEL'Schen Spaltungsregel geführt hat. Er kommt also nur bei der Bastardzeugung vor und beruht darauf, daß bei der geschlechtlichen Verbindung einer männlichen und einer weiblichen artverschiedenen Keimzelle ihre antagonistischen Merkmale ein heterozygotisches Anlagenpaar bilden, welches sich während des ganzen Entwicklungsprozesses des Bastards als solches durch alle Zellengenerationen hindurch erhält, also durch erbgleiche Teilung allen Zellen als Gemeingut überliefert wird. Erst bei der Ovo- und Spermiogenese für den nächsten Zeugungskreis tritt jener eigentümliche, schon früher ausführlich erörterte Prozeß ein, der sich sonst nirgendwo wiederfindet, die sogenannte Reduktion, durch welche die Kernsubstanz zur Verhütung einer Summierung bei der Befruchtung auf die Hälfte der Masse, wie sie einer normalen Zelle zukommt, herabgesetzt wird. Erst von dieser Zeit ab werden die antagonistischen Anlagepaare wieder voneinander getrennt und nach der MENDEL'Schen Spaltungsregel auf die einzelnen Keimzellen verteilt, so daß sie untereinander entsprechende Unterschiede darbieten. Es handelt sich also um einen Spezialfall, der mit den Eigentümlichkeiten der Bastardzeugung zusammenhängt und durch sie in Verbindung mit den Gesetzen der Reifung und Befruchtung des Eies seine Erklärung findet.

Wenn wir von der Reduktionsteilung absehen, so läßt sich unserer Ansicht nach kein Grund zugunsten der Hypothese einer erbungleichen oder differentiellen Kernteilung anführen.

Denn wenn wir uns hier die einfache Frage vorlegen, wozu überhaupt im Leben der Zelle ihre Teilung dient, bei welcher die Kernsegmentierung die führende Rolle übernimmt, so kann doch die Antwort nur lauten: zu ihrer Vermehrung, zu ihrer Fortpflanzung, mit einem Wort: zur Erhaltung eines Organismus als Art. Der als einzelnes Individuum vergängliche Organismus wird in seinen Eigenschaften auf dem Wege der Erzeugung vervielfältigt und als Art erhalten.

Von Pflanzen und Tieren wissen wir auf Grund unzähliger Erfahrungen, daß jedes Individuum einer Art nur das Vermögen besitzt, wieder neue Individuen derselben Art hervorzubringen. Die Theorie

der heterogenen Zeugung, so oft sie aufgestellt wurde, ist als ein grober Irrtum bald beseitigt worden. So gilt denn als ein allgemeiner Grundsatz in der Biologie der Ausspruch „Gleiches erzeugt nur Gleiches“ oder besser „Art erzeugt stets seine Art“, also auf die Zelle angewandt: Eine Zelle teilt sich nur wieder in artgleiche Zellen. Besonders ist es für alle einzelligen Lebewesen von vornherein klar, daß bei ihnen nur erbgleiche Teilung vorkommt und vorkommen kann, da die Konstanz der Art auf ihr beruht. Wenn es möglich wäre, daß bei irgendeinem einzelligen Organismus die Erbmasse (Idioplasmata) durch Teilung in zwei ungleiche Komponenten zerlegt und auf die Tochterzellen ungleich übertragen werden könnte, dann hätten wir den Fall einer heterogenen Zeugung, den Fall einer Entstehung zweier neuer Arten aus einer Art. Wie indessen alle Beobachtungen lehren, werden auch bei den Einzelligen durch die Teilung die Arteigenschaften so streng und bis ins kleinste überliefert, daß einzellige Pilze, Algen, Infusorien auch noch im millionsten Glied ihren weitentfernten Vorfahren genau gleichen. Der Teilungsprozeß als solcher bildet bei den einzelligen Organismen nie und nirgends ein Mittel, um neue Arten ins Leben zu rufen!

Ebensowenig scheint es uns für die vielzelligen Organismen statthaft zu sein, die Zellteilung bei der Entwicklung des Eies als Mittel für ganz entgegengesetzte Zwecke, als ein Mittel, durch das einmal Gleichartiges, das andere Mal Ungleichartiges entstehen soll, in Anspruch zu nehmen; auch hier kann jede Zellteilung ihrer Natur nach einzig und allein eine „erbgleiche“ sein; deshalb müssen alle aus dem Ei durch Fortpflanzung entstehenden Zellen Träger der vollen Erbmasse und der Art nach gleich sein.

In seinen Vorträgen über Deszendenztheorie erkennt WEISMANN die Berechtigung des obigen Einwandes nicht an. Er meint, daß, wenn die Teilung nur erbgleich wäre, so könnte es keine Entwicklung der ersten Organismen zu höheren geben haben, so müßte jedes Lebewesen immer nur genaue Kopien seiner selbst als Nachkommen geliefert haben. WEISMANN übersieht, daß es noch einen anderen Weg als den der erbungleichen Teilung gibt, wodurch Zellen voneinander verschieden werden können, nämlich den Weg, daß sie sich durch neue Faktoren, die auf sie einwirken, in ihrer Beschaffenheit, wenn auch nur unbedeutend, langsam verändern. Wenn aber so veränderte Zellen sich teilen, so tun sie es nur durch erbgleiche Teilung, übertragen also ihre neuerworbenen Eigenschaften auf beide Tochterzellen gleichmäßig. Somit steht die Lehre von der erbgleichen Teilung in keinem Widerspruch zu der Annahme einer allmählich erfolgenden Umwandlung der Organismen.

Ebensowenig stichhaltig ist der Versuch WEISMANN'S, die Existenz einer erbungleichen Teilung an dem Beispiel der „weiblichen und männlichen Eier“, der Rotatorien, der Blattläuse und der Phylloxera zu beweisen. Uns erscheint durchaus nicht als etwas Selbstverständliches der von ihm gezogene Schluß: „Wenn die kleinen Eier, aus welchen die Männchen hervorgehen, und die großen Eier, aus welchen die Weibchen kommen, alle aus einer ersten Urogenitalzelle hervorgegangen sind, so muß bei einer der die Vermehrung dieser ersten Zelle bewirkenden Teilungen eine Trennung der weiblichen von den männlichen Anlagen stattgefunden haben, d. h. eine erbungleiche Teilung, für die kein äußerer,

auch kein intrazellulärer Einfluß verantwortlich gemacht werden kann.“ Nach unserer Ansicht ist das volle Idioplasma in den großen Eiern ebensogut wie in den kleinen enthalten; denn beide sind gleicherweise Repräsentanten der Art und sind ebenso wie Samenfaden und Ei einer Tierart als Träger der Arteeigenschaften einander gleichwertig. Über die Ursachen, durch welche das Geschlecht des sich entwickelnden Organismus bestimmt wird, wissen wir ja überhaupt noch sehr wenig. Im übrigen vergleiche man das hierüber handelnde Kapitel XXVI.

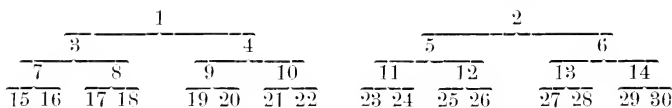
Zweitens lassen sich mit WEISMANN'S Hypothese einer Zerlegung des Idioplasmas durch erbungleiche Teilung die Erscheinungen der Reproduktion, der Keim- und Knospenbildung, ohne Annahme besonderer Hilfsypothesen, gar nicht in Einklang bringen. Bei vielen niederen Tieren und Pflanzen haben kleine Stückchen Körpersubstanz, die man den verschiedensten Regionen entnehmen kann, das Vermögen, wieder den ganzen Organismus aus sich zu reproduzieren. Bei der Annahme einer erbungleichen Teilung der aus dem Ei hervorgehenden Zellen ist dies nicht begreiflich, wohl aber, wenn jede Zelle, wie das Ei, infolge erbgleicher Teilung die Anlage zum Ganzen enthält und daher nur der besonderen Bedingungen bedarf, um selbst wieder Keimzelle zu werden.

In einer dritten Richtung lehren wieder die Ergebnisse der Pfropfung, der Transplantation und Transfusion, daß alle Zellen und Gewebe eines Organismus außer ihren sichtbaren, histologischen Eigenschaften auch noch latente, weniger offen zutage liegende Eigenschaften besitzen, welche sich als der Art eigentümlich nachweisen lassen und daher auf die gleichmäßige Verbreitung des Idioplasmas durch den ganzen Organismus hindeuten (vgl. S. 514 und 559).

Viertens endlich fallen gegen die WEISMANN'Sche Hypothese schwer ins Gewicht alle Experimente, durch welche der Entwicklungsprozeß in seinen einzelnen Stadien abgeändert werden kann. Denn es läßt sich in verschiedener Weise auf experimentellem Wege beweisen, daß die einzelnen, durch Teilung entstehenden Zellen keineswegs durch einen voraus bestimmten Plan, der in der komplizierten Architektur des Idioplasmas gegeben ist und durch die Art seiner Auseinanderlegung vollzogen wird, unabweislich nur für eine bestimmte Rolle von vornherein prädestiniert sind. Um dies dem Leser so klar wie möglich zu machen, kommen wir noch einmal auf die auf S. 267 beschriebenen Experimente zurück, durch welche die Lage der Teilebenen beim Furchungsprozeß durch Kompression der Eier in ganz gesetzmäßiger Weise stark abgeändert werden kann. Denn es werden hierdurch die sich vermehrenden Kerne auf ganz andere Bezirke der Eisubstanz, als es der Norm entspricht, verteilt und bald in dieser, bald in jener Weise, je nach der Art der Kompression, gleichsam durcheinander gewürfelt.

Zur Erklärung dieser experimentellen Ergebnisse mögen die drei Schemata *A*, *B*, *C* (Fig. 440) dienen. *A* gibt über die Verteilung der Kernsubstanz bei normal gefurchten Eiern Aufschluß, *B* bei Eiern, die zwischen parallelen, horizontal gelagerten Platten gepreßt sind, und *C* bei Eiern, die eine Pressung zwischen vertikal gestellten Glasplatten erfahren haben. Die Schemata zeigen uns die Lage der Furchungszellen und ihrer Kerne bei Betrachtung des Eies vom animalen Pol aus. Auf den Stadien, wo durch die Teilung zwei übereinander gelegene Zellschichten gebildet worden sind, ist die tiefer gelegene von der anderen durch Schraffierung kenntlich gemacht worden. In den drei Schemata haben

die Kerne Zahlen erhalten, damit der Leser sofort weiß, in welcher Reihenfolge sie von den Kernen der beiden ersten Furchungszellen abstammen. Es wird dies durch folgende zwei Stammbäume ausgedrückt:



In den drei Schemata sind also die gleich bezifferten Kerne sowohl von gleicher Abstammung als auch nach der ROUX-WEISMANNSEHEN Hypothese von gleicher Qualität, während die verschieden bezifferten Kerne in ihren Eigenschaften voneinander abweichen.

Sehen wir nun, wie die Kerne bei den drei verschiedenen, zum Teil experimentell erzeugten Arten des Furchungsprozesses im Eiraum

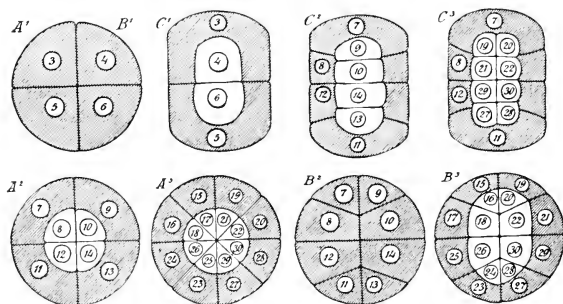


Fig. 440. Schemata von Froscheiern, welche zeigen, wie das Kernmaterial bei Abänderung des Furchungsprozesses verlagert wird. Die mit gleichen Zahlen bezeichneten Kerne sind in den einzelnen Schemata immer gleicher Herkunft. Alle Eier sind vom animalen Pol aus gesehen. *A* normal entwickelte Eier. *B* zwischen horizontalen Platten gepreßte Eier. *C* zwischen vertikalen Platten gepreßte Eier.

verteilt werden. Im ersten Teilungszyklus gleichen sich die Kerne in allen Fällen. Beim zweiten Zyklus tritt der erste Unterschied auf: bei *A*<sup>1</sup> und *B*<sup>1</sup> liegen die Kerne 3 und 5 nach links, 4 und 6 nach rechts von der zweiten Teilungsebene, welche nach einer Hypothese von ROUX der Medianebene des späteren Embryos entsprechen würden; bei *C*<sup>1</sup> dagegen sind sie in zwei Schichten übereinander gelagert, 4 und 6 dorsal, 3 und 5 ventral. Im dritten Zyklus ist in keinem Falle mehr eine Übereinstimmung in der Lage der Kerne vorhanden. In Schema *A*<sup>2</sup> und *B*<sup>2</sup> sind zwar die Kerne noch in gleicher Weise nach links und rechts von der Medianebene verteilt, aber dort liegen sie in doppelter Schicht übereinander, hier in einfacher Schicht hintereinander. Die Kerne 8, 10, 12, 14, welche in *A*<sup>2</sup> der oberen Lage angehören, nehmen in *B*<sup>2</sup> die Mitte der einschichtigen Scheibe ein und haben die in *A*<sup>2</sup> ventral gelegenen Kerne 7 und 9, 11 und 13 nach entgegengesetzten Enden, nach den Kanten der Scheibe, auseinandergedrängt. In Schema *C*<sup>2</sup> endlich ist auch auf dem dritten Teilstadium noch keine Medianebene entstanden; es liegen die Kerne 9,

10, 14, 13, die in  $A^2$  und  $B^2$  der rechten Körperseite angehören, in der dorsalen Zellschicht, und die Kerne 7, 8, 12, 11 ventralwärts. Im vierten Teilungszyklus ist das Kernmaterial, wie eine Vergleichung der Figuren  $A^3-C^3$  lehrt, im Eiraum noch mehr durcheinandergewürfelt.

Während im normal geformten und gelagerten Ei die Vervielfältigung und Verteilung der Kernsubstanz in nahezu identischer, typischer Weise erfolgt, genügt schon die bloße Abänderung der Kugelform zum Zylinder oder zur Scheibe, um eine vollständige Andersverteilung hervorgerufen, wenn wir die Kerne auf Grund ihres Stammbaumes miteinander vergleichen. Je nach dieser oder jener Art des Furchungsverlaufes werden sie bald mit diesem, bald mit jenem Raumteil der Dottersubstanz in Verbindung gebracht. Wenn wirklich die Kerne durch den Furchungsprozeß mit verschiedenen Qualitäten ausgestattet würden, wodurch die sie bergenden Dotterstücke von vornherein zu einem bestimmten Stück des Embryos zu werden gezwungen wären, was für absonderliche Mißbildungen müßten dann aus den Eiern mit dem in verschiedenster Weise „durcheinandergewürfelten“ Kernmaterial entstehen? —

Eine vor einigen Jahren ausgeführte experimentelle Studie von PAULINE DEDERER (XXII 1910), welche die Eier der Nemertine *Cerbratulus lacteus* durch Pressung während der vier ersten Teilungen zu einer flachen Platte umwandelte und dann nach Aufhören des Druckes ihre Entwicklung weiter verfolgte, ergab das gleiche Resultat wie beim Froschei. Es entstand trotz vollständiger Umlagerung der Kerne und trotz Umformung der Zellen ein normales Piliidium.

Uns scheint, daß WEISMANNs Keimplasma- und Determinantenhypothese bei jeder Änderung der im Entwicklungsplan nicht vorgezeichneten Verhältnisse versagt oder immer wieder zu neuen, besonderen Hilfsannahmen greifen muß, die, wie DÜRKEN (I 1919, S. 89) sehr richtig bemerkt, „eigentlich nichts anderes sind als eine unnötig komplizierte Umschreibung der Hypothesen der erbgleichen Teilung, bei der jeder Kern die volle Anlagemasse erhält, von der aber je nach den Lagerungsverhältnissen des Kerns nur ein Teil in Tätigkeit tritt“. Deswegen, wie auch schon in allgemein philosophischer Hinsicht, beruht die Keimplasmahypothese auf falschen Grundannahmen. Denn die Entwicklung des Eies ist weder eine Selbstdifferenzierung, noch verläuft sie auf Grund von Selbstdetermination von Zellen.

Solchen Ansichten gegenüber stellt die Theorie der Biogenesis den allgemeinen Grundsatz entgegen, daß vom ersten Beginn der Entwicklung an die durch Teilung des befruchteten Eies entstehenden Zellen beständig in engster Beziehung zueinander stehen, und daß dadurch die Gestaltung des Entwicklungsprozesses sehr wesentlich mitbestimmt wird. Die Zellen determinieren sich zu ihrer späteren Eigenart nicht selbst, sondern werden nach Gesetzen, die sich aus dem Zusammenwirken aller Zellen auf den jeweiligen Entwicklungsstufen des Gesamtorganismus ergeben, determiniert. Allerdings sind die Wirkungen, welche von einer Zelle auf die Nachbarzellen oder umgekehrt vom Ganzen auf die einzelnen Zellen ausgeübt werden, für uns nicht unmittelbar wahrnehmbar. Daß aber solche stattfinden müssen, läßt sich auf Grund zahlreicher verschiedenartiger Experimente schließen, durch welche in den letzten Jahren unsere Einsicht in das Wesen des organischen Entwicklungsprozesses eine bedeutende Vertiefung erfahren hat.

Es wird nun unsere Aufgabe auf den folgenden Seiten des XXII. Kapitels sein, noch weitere Beweise zugunsten der Biogenese zusammenzustellen. Hierzu lassen sich teils die zahlreichen, in der verschiedensten Weise ausgeführten, neuzeitlichen Experimente, teils gelegentlich zu beobachtende natürliche Abnormitäten in der Entwicklung des Eies verwerten.

Bei Ausdehnung der Experimente auf die verschiedensten Stämme und Klassen des Tierreichs hat sich ergeben, daß die Eier einzelner Tiere je nach ihrem schon früher besprochenen protoplasmatischen Bau Ergebnisse liefern, die sich zum Teil in auffallender Weise zu widersprechen scheinen und daher auch vieljährige Kontroversen veranlaßt haben. Mit Rücksicht hierauf hat man die Eier in zwei Gruppen, die allerdings durch Übergänge miteinander verbunden sind, eingeteilt, in die Gruppe der Regulationseier und in die Gruppe der Mosaikseier. An dieser Einteilung soll auch hier festgehalten werden, obwohl die einander widersprechenden Ergebnisse nicht prinzipieller Art sind, sich leicht auf besondere Ursachen im Bau des unbefruchteten Eies zurückführen und so aufklären lassen, daß sie sich in den Anschauungskreis der Biogenese zwanglos einfügen.

Für unsere Zwecke sind allerdings die wichtigsten und lehrreichsten Objekte die Regulationseier, mit denen wir daher auch unsere Darstellung beginnen.

### Die Regulationseier

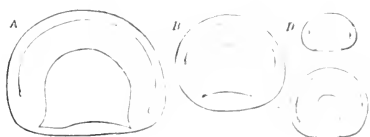
sind im allgemeinen klein und protoplasmareich; sie teilen sich entweder äqual oder zum Teil auch inäqual. Ihre ersten Teilstücke nehmen, wenn man sie voneinander trennt, leicht wieder die ursprüngliche Ausgangsform an, nur in entsprechend verkleinertem Maßstabe, je nachdem es sich um ein Teilstück des ersten, zweiten oder dritten Furchungsstadiums handelt. An einem so beschaffenen Objekt, den Eiern von Seeigeln, hat zuerst DRIESCH eine Reihe höchst wichtiger Experimente ausgeführt. Dadurch, daß er Seeigelseier nach eben beendeter erster Teilung in einem mit Meerwasser gefüllten Röhrehen vorsichtig schüttelte, gelang es ihm in vielen Fällen, die Eihülle zu sprengen, die beiden Teilstücke zu isolieren und sie dadurch zu zwingen, sich getrennt voneinander weiterzuentwickeln. Und siehe da! Aus jeder Teilhälfte entstand jetzt nicht ein monströses Stück eines Embryos, sondern der Teil war durch die Trennung selbst wieder zu einem Ganzen geworden. Er rundete sich mehr ab, furchte sich weiter, wandelte sich dann in eine geschlossene Keimblase um. Aus dieser entstand eine Darmlarve (Gastrula) und schließlich ein Pluteus. DRIESCH hat somit aus einer Teilhälfte des ganzen Eies eine wirkliche Seeigellarve gezüchtet, die sich von den gewöhnlichen Larven nur durch eine geringere Größe unterschied, da sie ja nur aus der Hälfte des Materials hervorgegangen war.

Die von DRIESCH geübte Methode versuchte dann der amerikanische Forscher WILSON mit gleichem Erfolg bei Amphioxus, einem Tiere, das für uns in dieser Frage besonderen Wert besitzt, weil es schon hoch organisiert, mit Rückenmark, Chorda, Nieren, Leibeshöhle, Muskelsegmenten ausgerüstet ist und seinem ganzen Bau nach zum Stamme der Wirbeltiere hinzugerechnet werden muß. Durch Schütteln trennte er bei einzelnen Eiern, die sich auf dem Stadium der Zweiteilung befanden, die einzelnen Furchungszellen voneinander und züchtete sie

isoliert weiter. Auch bei seinen Versuchen (Fig. 411) entwickelten sich aus den Teilstücken normale Keimblasen, aus diesen wieder Gastrulae, die nur die halbe Größe (*B*) der entsprechenden normalen Embryonalform aufwiesen. Es ließen sich sogar ältere Embryonen mit Chorda, Nervenrohr und Ursengimenten heranzüchten.

Ähnliche Experimente sind seitdem noch bei anderen Tieren ausgeführt worden, bei Cölenteraten (ZOJA), bei Ascidien (Fig. 442 und 443, CHABRY, DRIESCH, CRAMPTON), bei Amphibien (HERTWIG, HERLITZKA, MORGAN, SPEMANN) usw.

Fig. 441. Normale und Teilgastrulae von Amphioxus. Nach WILSON. *A* aus dem ganzen Ei, *B* aus einer einzigen, künstlich isolierten Zelle des zweigeteilten, *C* des viergeteilten, *D* des achtgeteilten Eies gezüchtete Gastrula.



Die bei *Asciidiella aspersa* gewonnenen Ergebnisse veranschaulichen die Fig. 442 und 443. In Fig. 442 *A* ist die durch Anstich zerstörte Hälfte (*G*) des Zweiteilungsstadiums geronnen, während die unverletzt gebliebene Hälfte *D* weiter lebt, sich nach einiger Zeit teilt (Fig. 442 *B*) und sich bald in eine kleine Gastrula (*C*) umwandelt. Die Gastrula läßt sich sogar noch zu einer Larve (Fig. 443) weiterzüchten, welche Chorda,

Fig. 442.

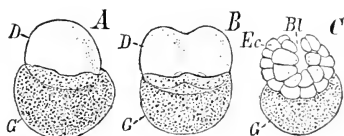


Fig. 443.

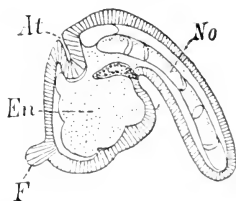


Fig. 442. Ei von *Asciidiella aspersa*, bei welchem eine Teilhälfte durch Anstich mit einer Glasnadel zerstört ist. Nach CHABRY. *A* Bald nach Zerstörung der einen Teilhälfte gezeichnet. *B* Die erhaltene Eihälfte im Stadium der Zweiteilung vom oberen Pol gesehen, wie es die Richtungskörperchen lehren. *C* Die überlebende Eihälfte auf dem Gastrulastadium. *Bl* Blastoporus; *Ec* Ektoderm; *G* zerstörte, *D* überlebende Eihälfte.

Fig. 443. Larve von *Asciidiella aspersa*, von halber Größe, entwickelt aus einem halben Ei, da auf dem Stadium der Vierteilung zwei Viertelzellen durch Anstich zerstört wurden. Die Larve zeigt den Schwanz mit entwickelter Chorda und den Beginn der Einstülpung eines Atriums. Nach CHABRY. *At* Atrium; *En* Entoderm; *F* Papille zum Anheften; *No* Chorda.

Nervenrohr, Otolith, Papillen zum Anheften, Anlage des Atriums entwickelt zeigt.

Besondere Erwähnung verdienen auch Experimente an Tritoneiern, schon wegen der neuen, eigenartigen Methode, nach der sie ausgeführt worden sind. Die Methode hat O. HERTWIG zum erstenmal ausgedacht und auch bei diesem Objekt wie beim Seeigel versucht, die beiden ersten Furchungshälften voneinander zu trennen. Da wegen der derben Dotter-

haut eine Trennung durch Schütteln sich als unausführbar erwies, legte er die Schlinge eines feinen Seidenfadens um das eben zweigeteilte Ei in der Richtung der ersten Teilebene herum und schnürte sie langsam zu. Der beabsichtigte Erfolg wurde anfangs nicht erreicht; daher wurden die Versuche wegen der Schwierigkeit der Ausführung von ihm aufgegeben, aber bald darauf von dem Italiener HERLITZKA wiederholt, der die Methode verbesserte und es dann auch erreichte, die beiden ersten Teilhälften des Eies durch Durchschnürung teilweise oder ganz voneinander zu trennen. Auf diesem Wege glückte es auch bei einem so hochstehenden Wirbeltier wie Triton (Fig. 444), aus jeder Eihälfte einen ganzen, wohlausgebildeten Embryo von halber Größe innerhalb der gemeinsamen Gallerthülle zu züchten. Seitdem ist die Durchschnürungsmethode an dem gleichen Objekt von verschiedenen Forschern mit demselben Erfolg wiederholt, besonders aber von SPEMANN zu einer Reihe systematisch durchgeführter Untersuchungen verwertet worden.

Entsprechende Ergebnisse, wie bei der Trennung der beiden ersten Teilhälften erhält man, wenn bei den Eiern von Seeigeln, Cölenteraten und besonders von Amphioxus nach dem zweiten Teilstadium die vier,

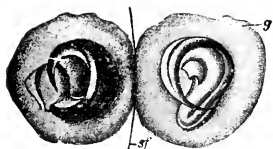


Fig. 444. Ein Ei von *Triton cristatus*, bei welchem auf dem Zweiteilungsstadium die zwei Zellen durch Umschnüren mit einem Seidenfaden getrennt wurden und sich infolgedessen zu zwei selbständigen Embryonen entwickelten. Kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen der zwei aus einem Ei entstandenen Embryonen. Nach HERLITZKA. *g* Gallerterte, *sf* zur Umschnürung benutzter Seidenfaden.

oder nach dem dritten Teilstadium die acht Furchungskugeln voneinander durch Schütteln getrennt und isoliert fortgezüchtet werden. Es gelingt nicht selten, aus den Bruchteilen, die nur  $\frac{1}{4}$  oder  $\frac{1}{8}$  des ganzen Eies repräsentieren, gleichwohl noch ganze Keimblasen und ganze Gastrulae zu gewinnen, die allerdings dann nur  $\frac{1}{4}$  oder  $\frac{1}{8}$  so groß als das normale Entwicklungsprodukt sind (Fig. 441 C und D).

Derartige Versuche lehren in unzweideutiger Weise, daß von den 2, 4 oder 8 ersten Teilstücken eines Eies ein jedes sich in seinem Entwicklungsvermögen sehr verschieden verhält, je nachdem es sich, mit den anderen Zellen in normaler Weise zu einem Ganzen verbunden, in Korrelation mit ihnen oder getrennt vom Ganzen für sich allein entwickelt. Im ersten Fall wird es in seiner Entwicklung vom Ganzen aus, dessen Teil es ist, durch die Beziehungen zu anderen Teilen in seinen Schicksalen bestimmt und trägt nur zur Bildung eines halben (bzw. vierten und achten) Teiles des embryonalen Körpers bei, im anderen Fall erzeugt es aus sich allein das Ganze, weil es von Haus aus die Anlage dazu in sich trägt und weil es durch die Abtrennung von den anderen ihm artgleichen Teilen selbst wieder ein Ganzes geworden ist. Von den ersten Furchungszellen ist also eine jede ihrem inneren Wesen nach gewissermaßen Teil und Ganzes zugleich und kann je nach den Umständen bald in dieser, bald in jener Weise erscheinen. Es enthält z. B. jede der beiden ersten Furchungszellen nicht nur die differenzierenden und gestaltenden Kräfte für eine Körperhälfte, sondern für den ganzen Organismus, und nur dadurch entwickelt sich normalerweise die linke



Furchungszelle zur linken Körperhälfte, daß sie zu einer rechten Furchungszelle in Beziehung gesetzt ist.

Man kann übrigens den mitgeteilten Versuchen der Zerlegung zwei- und viergeteilter Eier noch eine andere interessante Modifikation geben und dadurch erreichen, daß sich aus der zweigeteilten Eizelle weder ein einfacher Embryo, noch ihrer zwei, sondern ein verschieden gestaltetes Mittelding zwischen beiden, eine Doppelmißbildung, entwickelt. Zu dem Zwecke muß man versuchen, die beiden Teilhälften durch Schütteln oder andere Eingriffe nur teilweise voneinander zu trennen; man muß nur die normale Korrelation der beiden Zellen, ihre bei dem Furchungsprozeß entstandene Lage zueinander, oder ihre Form und die Verteilung ihrer verschiedenen Substanzen, wo solche schärfer gesondert sind, stören und etwas abändern.

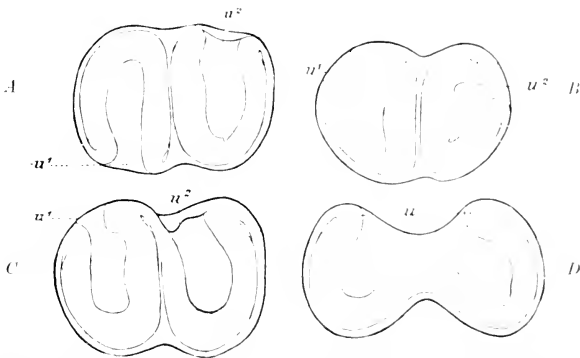


Fig. 445. Vier Doppelgastrulae von *Amphioxus* (A B C D), entstanden durch Schütteln des Eies auf dem Stadium der Zweiteilung, sieben Stunden nach der Befruchtung. Nach WILSON.  $u^1 u^2$  Nach verschiedenen Richtungen orientierter Urmund der zwei aus je einer Eihälfte entstandenen Gastrulae;  $u$  gemeinsamer Urmund zweier Gastrulae.

Auf diesem Wege lassen sich an geeigneten Versuchsobjekten, besonders an Eiern von *Amphioxus* und Amphibien, aus einem Ei Mißbildungen erhalten, bei welchen der vordere Teil des Körpers in größerer oder geringerer Ausdehnung doppelt, der übrige hintere Teil einfach angelegt ist.

Durch Schütteln der Eier von *Amphioxus* rief WILSON in vielen Fällen nur eine Verschiebung der zwei bzw. vier ersten Furchungskugeln hervor und erzielte so gewissermaßen, als einen Kompromiß zwischen einer doppelten und einer einfachen Entwicklung, Zwillinge von sehr verschiedener Form. So sind aus der Abhandlung von WILSON in Fig. 445 vier Beispiele von Doppelgastrulae zusammengestellt, welche in dieser Weise neben vielen anderen erhalten wurden. Sie zeigen, wie infolge bloßer Verschiebung der beiden ersten Teilhälften aneinander aus jeder für sich eine Gastrula entstanden ist, die mit der andern bald mehr, bald minder weit zusammenhängt. Dabei sind in jedem der vier ausgewählten Fälle die Zwillingsgastrulae mit ihren Achsen und ihrem Urmund

in verschiedener Weise zueinander orientiert. Entweder münden die beiden Gastrulahöhlen mit einem gemeinsamen, weiten Urmund aus (*D*), oder die beiden Blastopori sind ganz getrennt; hierbei können sie entweder nebeneinander an der Oberfläche des Zwillings anspringen (*C*) oder so, daß der eine nach vorn, der andere nach hinten (*A*), oder der eine nach links, der andere nach rechts (*B*) gelegen ist. Im weiteren Verlauf der Entwicklung muß das Aussehen der vier Zwillinge, wenn Nervenrohr, Chorda usw. angelegt werden, sehr verschieden ausfallen, wie sich aus der ungleichen Stellung der Achsen der Gastrulae zueinander von selbst ergibt. Auch einige ältere derartige Doppelmißbildungen mit Chorda und Muskelsegmenten usw. hat WILSON gezüchtet und abgebildet, worüber das Nähere aus seiner Abhandlung zu ersehen ist.

Durch einen eigenartigen Kunstgriff hat ferner OSCAR SCHULTZE Verdoppelungen von Froscheiern erreicht, die sonst sehr wenig zu derartigen Mißbildungen neigen. Er hat Froscheier zwischen horizontalen Objektträgern gepreßt und unmittelbar nach der Zweiteilung umgekehrt.

Fig. 446.



Fig. 446. Schnitt durch ein komprimiertes und nach Beginn der ersten Furche gedrehtes Ei von *Rana fusca* auf dem Blastulastadium nach Aufhebung der Kompression. *k* Keimhöhle. Nach WETZEL.

Fig. 447.

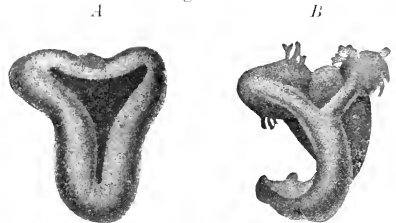


Fig. 447 *A* und *B*. Zwei zwischen horizontalen Platten gepreßte Eier von *Rana fusca*, welche auf dem Stadium der ersten Furche so gedreht wurden, daß das helle Feld genau nach oben gerichtet war. Nach OSCAR SCHULTZE. *A* Medullarrinne mit vorderer Teilung als Anlage einer Duplicitas anterior; *B* dasselbe Ei ist zu einem typischen Dicephalus geworden.

In jeder Teilhälfte machte sich hierauf das Bestreben geltend, die animale, pigmentierte Hälfte durch Umkehrung wieder mehr nach oben zu bringen. Infolgedessen wird allmählich die normale Lage der beiden Furchungshalbkugeln zueinander mehr gelockert und verändert. Ihre animalen Abschnitte stellen nicht mehr zusammen eine einfache animale Scheibe dar, sondern sind in zwei getrennte Felder zerlegt, indem sich ein Streifen von vegetativer Dottermasse zwischen sie trennend hineinschiebt. Die so hervorgerufene Störung in der normalen Korrelation der beiden Zellen wird dann im weiteren Verlauf wieder die Ursache, daß bei fortgesetzter Furchung zwei getrennte Furchungshöhlen (Fig. 446 *k k*) entstehen, daß aus dem einfachen Ei also eine Doppelkeimblase wird, und daß sich an dieser zwei Gastrulaeinstülpungen bilden. Da jede der aus dem natürlichen Zusammenhang gebrachten Hälften sich teilweise selbständig entwickelt, liefert das ursprünglich einfache, aber durch Kompression und Umkehr in veränderte Bedingungen gebrachte Froschei anstatt eines einfachen Embryos

Zwillinge, die teilweise untereinander zusammenhängen und einzelne Körperteile gemeinsam haben.

Von den für die Theorie der Biogenese ebenfalls sehr lehrreichen Doppelbildungen des Froscheies sind drei Beispiele in den Figuren 447 bis 450 aus den interessanten Abhandlungen von OSCAR SCHULTZE und von WETZEL ausgewählt. WETZEL hat nämlich die Umkehrversuche mit dem gleichen Erfolg wiederholt und die mißgebildeten Eier auf Schnittserien weiter untersucht.

Fig. 447 *A* und *B* stellt eine aus einem normalen Ei künstlich erzeugte *Duplicitas anterior* auf einem jüngeren (*A*) und einem älteren Stadium (*B*) dar, beide vom Rücken aus gesehen. Auf dem jüngeren Stadium sind die Medullarwülste entwickelt, welche, von der Norm abweichend, eine in drei Zipfel auslaufende Rinne begrenzen. Die nach vorn gerichteten kürzeren Zipfel sind die Anlagen für zwei getrennte Köpfe, sie liefern beim Verschuß der Ränder der einander gegenüberstehenden Medullarwülste zwei Röhren, aus denen sich die einzelnen Blasen für

Fig. 448.



Fig. 448. Ei von *Rana fusca*, nach derselben Methode, wie in Fig. 446 behandelt. Nach OSCAR SCHULTZE. Auf jeder der beiden Eihälften haben sich Medullarwülste entwickelt, deren Kopfteile jedoch entgegengesetzt gelagert sind.

Fig. 449.

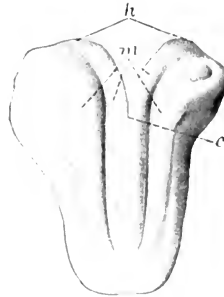


Fig. 449. Ei von *Rana fusca*, nach derselben Methode, wie in Fig. 446 und 447 behandelt. Nach WETZEL. Ans jeder Eihälfte ist ein Embryo mit Medullarwülsten entstanden. Beide Embryonen zeigen Rückenmark und Chorda getrennt, sind dagegen in der Bauchgegend verschmolzen. *h* Getrennte Kopfenden; *m* Medullarwülste; *c* Linie, in der die median gelegenen Medullarwülste zusammentreffen.

zwei Gehirne differenzieren. Der hintere Zipfel ist die Anlage für den hinteren gemeinsamen Rumpfteil der Doppelbildung, indem die gegenüberstehenden Medullarwülste bei ihrem Verschuß ein einfaches Rückenmarksröhr liefern.

Im Laufe der weiteren Entwicklung ist aus dem Stadium *A* der in *B* abgebildete Embryo entstanden mit zwei vollkommen getrennten, weit entwickelten Köpfen, deren jeder mit zwei großen Kiemenbüscheln ausgestattet ist. Die Verdoppelung erstreckt sich auch noch auf den vordersten Teil des Rumpfes, während die Rumpfmittle und das Schwanzende einfach sind. Ventralwärts besitzt die *Duplicitas anterior* einen gemeinsamen Dottersack.

Noch weiter ist die Sonderung der beiden Anlagen in Fig. 448 ge-  
 dichen. Aus jeder Hälfte des zweigeteilten Eies hat sich eine von hohen  
 Medullarwülsten begrenzte, von der anderen ganz isolierte Medullarrinne  
 entwickelt, und zwar so, daß ihre Kopfenden nach entgegengesetzten  
 Enden in ähnlicher Weise wie bei der Doppelgastrula des Amphioxus

(Fig. 445 A) orientiert sind. Aus den Anlagen kann man mit großer Sicherheit hinsichtlich des weiteren Verlaufes wohl voraussagen, daß zwei mit ihren Achsenorganen vollkommen gesonderte Embryonen zustande kommen werden, die nur ventralwärts einem gemeinsamen Dottersack aufsitzen.

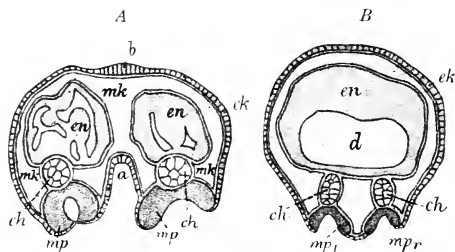


Fig. 450 A und B. Zwei Durchschnitte durch die in Fig. 449 abgebildete Doppelmißbildung. Nach WETZEL.

dicht nebeneinander liegen, wie die Doppelgastrulae von Amphioxus (Fig. 445 C). Sie befinden sich auf dem Stadium der Medullarrinne mit weit vorspringenden Rückenwülsten. Nur die Kopfenden, welche in derselben Richtung orientiert sind, weichen nach vorn, wie in der Fig. 447 B, ein wenig auseinander und sind vollständig gesondert.

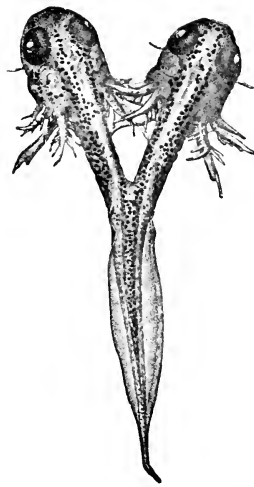


Fig. 451. Larve von Triton taeniatus mit weitgehender Verdoppelung des Vorderendes (Duplicitas anterior). Nach SPEMANN.

nur eine unvollständige bleibt. Von den vielen interessanten Mißbildungen, die auf diesem Wege SPEMANN aus Tritoneiern gezüchtet hat, liefert uns Fig. 451 ein Beispiel. Infolge der nur teilweise erreichten Trennung der beiden ersten Embryonalzellen ist eine Duplicitas anterior

entsprechende Doppelmonstra, wie die eben besprochenen, lassen sich bei den Amphibien auch durch die von O. HERTWIG und HERLITZKA eingeführte Methode der Durchschnürung gewinnen, wenn die Er-

ennung

nung

nung

nung

entstanden mit doppelten, vollständig normal ausgebildeten Köpfen, die einem gemeinsamen, einfachen Rumpf mit einfachem Schwanzende aufsitzen. Monstra, wie das abgebildete, sind schon so weit entwickelt, daß sie sich vermöge ihrer wohlausgebildeten Muskulatur im Wasser lustig fortbewegen und sich Nahrung suchen. Sie besitzen schon alle Organe der erwachsenen Tiere; auch Augen, Ohren, äußere Kiemen usw.

Ähnliche Doppelmißbildungen, wie sie infolge künstlicher Eingriffe durch einfache Verlagerung der Furchungselemente eines ganz normalen, einfachen Eies willkürlich erzeugt werden können, kommen in der Natur zuweilen auch ohne gewaltsamen Eingriff zur Entwicklung aus Ursachen, die sich noch unserer Kenntnis entziehen. Besonders häufig werden sie bei den großen, dotterreichen Eiern der Fische (Forellen), Reptilien und Vögel beobachtet.

In einem sonst anscheinend normalen Ei entstehen anstatt einer zwei Gastrulaeinstülpungen an zwei getrennten Stellen der Keimblase (Randzone der Keimscheibe meroblastischer Eier, Fig. 452 A).

Je nach der Lage der zwei Einstülpungen, die gleichsam als die Kristallisationspunkte für die weitere Embryobildung bezeichnet werden können, werden jetzt die Embryonalzellen der Keimscheibe in den Entwicklungsprozeß hineingezogen, in genauer bestimmte Lagen zueinander gebracht und zur Organbildung benutzt. Im Anschluß an eine doppelte Gastrulaeinstülpung entstehen dann anstatt zweier vier Ohrbläschen, vier Augenbläschen, vier Geruchsgrüben usw. aus Zellgruppen, die durch ihre Lage zu den Orten der ersten Einstülpung bestimmt werden.

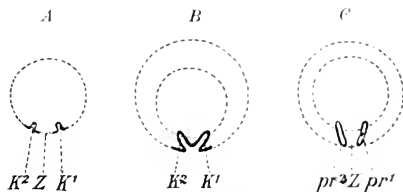


Fig. 452. A und B Zwei Schemata zur Erläuterung der Entstehung einer Doppelmißbildung des Lachses aus zwei Gastrulaeinstülpungen.  $K^1$   $K^2$  Rechte und linke Kopfanlage einer Doppelbildung. Z Zwischenstück. C Schematische Darstellung der Keimscheibe eines Hühnechens mit zwei Primitivrinnen.

Je nachdem ferner die zwei Gastrulaeinstülpungen am Keimscheibenrand in größerer Nähe oder in größerer Entfernung voneinander aufgetreten sind, fallen die vorderen verdoppelten Rumpfteile kürzer oder länger aus, wovon dann wieder die Länge des sich einfach anlegenden, hinteren Körperendes abhängt (Fig. 452 B, C).

Nach unserer Beurteilung bilden die Doppelmißbildungen, deren Entstehung durch die experimentell erzeugten Formen unserem Verständnis erheblich näher gerückt ist, ein sehr wertvolles und beweiskräftiges Material für die Theorie der Biogenese. Denn wie hier gerade durch die Abweichung von der Norm deutlich hervortritt, sind die Embryonalzellen nicht von vornherein für bestimmte Aufgaben im Entwicklungsprozeß im Sinne der WEISMANNschen Lehre determiniert, sondern werden je nach den Bedingungen, unter die sie auf dem normalen oder auf dem experimentell abgeänderten Wege geraten, zu dieser oder jener Rolle und zum Aufbau dieses oder jenes Organes und Gewebes verwandt.

Je nachdem durch künstliche Eingriffe die beiden ersten Teilstücke gegeneinander verschoben und in verschiedene Stellungen gebracht werden,

nehmen aus ihnen vollkommene oder partielle Verdoppelungen der mannigfachsten Art ihren Ursprung. Wer nur irgendwie mit den Grundprozessen bekannt ist, durch welche sich die Entwicklung eines Tieres vollzieht, wird einsehen, daß die Gesetzmäßigkeiten, welche in der außerordentlich regelmäßigen Zusammenpassung der korrespondierenden Organe der linken und der rechten Körperhälfte auch bei den Doppelmißbildungen zu beobachten sind, sich allein aus Wachstumskorrelationen begreifen lassen, d. h. aus den Beziehungen, in welche die vorhandenen, bestimmt gelagerten Embryonalzellen durch den Entwicklungsprozeß selbst erst gebracht werden.

Besonders die Gastrulation ist als das erste kritische Stadium zu erkennen, auf welchem infolge der Einstülpung und Bildung zweier Keimblätter, sowie infolge der Konkreszenz des Urmundes und der Bildung der Rückengegend die embryonalen Zellen für wichtige verschiedene Aufgaben determiniert werden. Nach der Theorie der Biogenesis ist dies von vornherein zu erwarten, da durch die Gastrulation zum erstenmal die den Ausschlag gebenden Lagebeziehungen der Zellen zueinander in einschneidender Weise geändert werden. Durch mustergültige Experimente, die sich über viele Jahre erstrecken, hat SPEMANN zum Verständnis dieser wichtigen Periode beigetragen. Er hat die Methode der embryonalen Transplantation bis zu höchster Meisterschaft ausgebildet, indem er mit zweckmäßig hergestellten Instrumenten unter dem Präpariermikroskop einen kleinen Bezirk des äußeren Keimblattes aus verschiedenen Gegenden einer Gastrula entnahm und einem anderen Bezirk einer zweiten in entsprechender Weise operierten Gastrula einpflanzte. Die Ergebnisse fielen verschieden aus, je nachdem es sich um ein sehr frühes oder späteres Stadium handelte. Bei einem Austausch zwischen gleich weit entwickelten Keimen zu Beginn der Gastrulation stellte SPEMANN fest, daß die ektodermalen Zellen sich noch für diese oder jene Aufgabe, je nach dem Orte der Transplantation, durch die veränderten Nachbarschaftsbeziehungen bestimmen lassen. „Ein Stückchen reines Ektoderm, in mäßiger Entfernung über dem Urmund entnommen, welches normalerweise Medullarplatte geliefert hätte, wird zwischen Epidermiszellen zu Epidermis; ein ebensolches Stückchen von der entgegengesetzten Seite des Keimes, eigentlich zu Epidermis bestimmt, wird zwischen Zellen der Medullarplatte zu Medullarplatte“ (1918, S. 460).

In ähnlicher Weise ließ sich durch die Methode der embryonalen, verschieden variierten Transplantation allgemein feststellen, daß dasselbe Stück Ektoderm zu Auge, Hirn und Rückenmark oder zu Epidermis werden kann, je nach der Umgebung, in welcher es sich entwickelt. Mit Recht schließt hieraus SPEMANN, daß „das betreffende Keimmaterial zum mindesten noch in hohem Maße umbildungsfähig, undifferenzierungsfähig, wenn es nicht noch unter sich ganz indifferent ist“ (l. c. S. 525).

Nicht minder interessant ist ein zweiter Versuch, der zeigt, wie durch den Eingriff ein Stück Bauchhaut zur Bildung einer Urmundlippe und einer halben Medullarplatte veranlaßt werden kann. SPEMANN trennte zu Beginn der Gastrulation zwei Tritonkeime in der Medianebene und vereinigte dann die so erhaltenen Hälften von zwei Individuen mit den Schnittflächen kreuzweise miteinander, und zwar die rechte mit der rechten, die linke mit der linken. Dabei kommt die eine halbe Urmundlippe dorsal, die andere ventral am vereinigten Keim zu liegen. Jede beginnt sich dann zu ergänzen, indem nach der bald eingetretenen Verwachsung

der Schnittflächen jede Urmundeinstülpung auf die angeheilte Hälfte übergreift. Infolgedessen entsteht im weiteren Verlauf der Entwicklung anstatt einer halben eine vollständige Medullarplatte, indem Zellmaterial der angeheilten Eihälfte, welche sonst zu Epidermis der Bauchfläche geworden wäre, sich in die ergänzende Hälfte der Medullarplatte umwandelt. Man erhält so schließlich nach einigen Tagen durch die kreuzweise Vereinigung der beiden jungen Gastrulahälften zwei vollständige, an entgegengesetzten Flächen der Eikugel gelegene Embryonen, einen jeden ausgerüstet mit Hirn- und Medullarrohr, mit zwei Augen- und Hörbläschen, mit Chorda und zwei Reihen von Ursegmenten. Aus dieser Versuch lehrte wieder augenfällig die Totipotenz der embryonalen Zellen und ihres Kernidioplasmas auf einem schon relativ weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium (1918, S. 499, 508).

Wie bei einiger Überlegung zu erwarten ist, muß in der Entwicklung ein Stadium eintreten, wo infolge der veränderten und schon längere Zeit bestandenen Nachbarschaftsbeziehungen die vorher noch umbildungsfähigen Zellen allmählich für eine bestimmte Aufgabe fester determiniert werden, so daß es auch durch Transplantation in eine andere Umgebung nicht mehr gelingt, die schon vorausgegangenen Einflüsse wieder rückgängig zu machen oder die einem Zellenbezirk schon aufgeprägte Entwicklungstendenz aufzuhalten. Solches lehren Transplantationsversuche an Tritonembryonen mit gut ausgeprägter, aber noch weit offener Medullarplatte. Wenn man aus dieser ein Stück mit den darunter befindlichen Anlagen von Chorda, Mesoderm und Darm ausschneidet und in umgekehrter Orientierung wieder einheilen läßt, so entwickeln sich die Hirnabschnitte, deren Anlagen versetzt worden sind, genau so weiter, als befänden sie sich noch an ihrer normalen Stelle. Oder wenn man ein kleines Stück Medullarplatte in die Epidermis verpflanzt, so heilt es zuerst glatt ein, wird dann aber, „ähnlich wie die normale Medullarplatte, von der Epidermis überwachsen und versinkt in die Tiefe. Dort entwickelt es sich im Bindegewebe unter der Haut weiter, zu demselben Teil des Gehirns, den es an seinem normalen Ort gebildet hätte. Ein Stückchen z. B. vorn seitlich entnommen, bildet in der Hauptstache ein Auge“ (l. c. S. 522).

Bei der Erklärung der von uns zusammengestellten zahlreichen Ergebnisse der beschreibenden und der experimentellen Entwicklungslehre (S. 635—648) versagen alle Präformationshypothesen in der von WEISMANN ausgebildeten, starren Form ihren Dienst und müssen mit Zusatzhypothesen derart beladen werden, daß sie auch dadurch sich in ein Gegenteil verwandeln. Die Theorie der Biogenese dagegen stößt auf keine prinzipiellen Schwierigkeiten. Einige wenige Bemerkungen werden genügen, um dies zu zeigen.

Von allen Experimenten abgesehen, wird man schon bei logischer Analyse des Entwicklungsprozesses zur Erkenntnis geführt, daß auch bei Annahme erbgleicher Teilung die neugebildeten Zellen trotzdem zu Stadium zu Stadium unter verschiedene differenzierende Einflüsse geraten, ohne daß wir zu diesem Zweck mit WEISMANN und ROUX eine Zerlegung des Keimplasmas in differente Determinantengruppen anzunehmen haben. Verändern sie doch fortwährend ihre Beziehungen zum Ganzen und mithin zum zukünftigen Endprodukt des Entwicklungsprozesses, wenn wir ihren Anteil daran gewissermaßen in Gedanken vorausbestimmen wollen. Denn auf der ersten Stufe der Furchung

macht jede Zelle die Hälfte des Ganzen, auf der zweiten Stufe nur ein Viertel, dann nur ein Achtel, ein Sechzehntel usw. aus und nimmt demnach selbstverständlicherweise auf jeder Stufe in anderen Bruchwerten an der Ausbildung des entwickelten Organismus teil. Dabei verändert sich auch die Form der Zellen, indem sie Halbkugeln, Quadranten, Oktanten usw. werden, nach allgemeinen Gesetzen, die sich aus dem Verhältnis der Teile zur Natur des Ganzen ergeben.

Und ebenso ändern sich einfach infolge erbgleicher Teilung viele andere Beziehungen der Zellen zueinander und zur Außenwelt. Erstens ruft die Kernsubstanz — um noch einige besonders deutlich zutage tretende Verhältnisse herauszugreifen — eine immer größer werdende Mannigfaltigkeit schon allein dadurch hervor, daß sie sich durch eine Reihe der verwickeltesten chemischen Prozesse Schritt für Schritt Stoffe aus dem im Ei aufgespeicherten Reservematerial sowie Sauerstoff aus der umgebenden Atmosphäre aneignet. Denn die Massenzunahme der Kernsubstanz hat nach allgemeinen Gesetzen des organischen Wachstums ihre fortlaufende Vermehrung in 2, 4, 8, 16 gleichartige Stücke usw. zur Folge. Die Vermehrung ist aber gleichzeitig wieder die Ursache für eine sich stetig ändernde räumliche Verteilung der Substanz. Die 2, 4, 8, 16 usw. durch Teilung entstandenen Kerne weichen ebenfalls wieder nach Gesetzen in entgegengesetzten Richtungen auseinander und gewinnen in bestimmten Abständen voneinander neue Stellungen im Eiraum. Waren anfangs alle Stoffteilchen des Eies um den befruchteten Kern herum als einziges Kraftzentrum angeordnet, so gruppieren sie sich jetzt um so viele individuelle Zentren herum, als neugebildete Kerne vorhanden sind, und sondern sich um dieselben zu Zellen ab. So hat dem ohne Frage das Ei als vielzelliger Organismus im Vergleich zum einzelligen Ausgangsstadium seine Qualität schon allein durch den Prozeß der erbgleichen Teilung Schritt für Schritt verändert.

In einer zweiten Beziehung geschieht dies weiterhin dadurch, daß die entwicklungsfähige Substanz mit jeder Teilung eine größere Oberfläche gewinnt, durch welche sie mit der Umgebung in Verkehr tritt. Die sogenannte Hautschicht der ungeteilten Eizelle vergrößert sich fortwährend erheblich mit der Zwei-, der Vierteilung und so fort.

Drittens treten infolge der Zerlegung Spalten in der entwicklungsfähigen Substanz auf, die anfangs eine kompakte, zur Kugel geformte Masse darstellte. Die Spalten fließen allmählich nach innen zu einem größeren Hohlraum zusammen, der sich durch Absonderung von Flüssigkeit zur Keimblasenhöhle ausweitet.

Um alle diese Vorgänge zu verstehen, bedarf es nicht der Annahme besonderer im Keimplasma gelegener Determinanten, die durch erbgleiche Teilung in verschiedener Weise auf die Zellen verteilt werden. Selbst die Entstehung der Keimblase läßt sich aus den Beziehungen der Zellen des Eies zueinander und zur Außenwelt begreifen, wenn man erwägt, daß alle durch Teilung gebildeten Zellorganismen auf den Verkehr mit der Außenwelt behufs Stoffaufnahme und Stoffabgabe, dieser beiden notwendigen Kehrseiten des Lebens, angewiesen sind. Um schon allein den für sie so unentbehrlichen Sauerstoff zu beziehen, müssen die Zellen an die Oberfläche empordrängen und sich dadurch als Bausteine zur Wand einer Hohlkugel verbinden.

BERGMANN und LEUCKART haben bereits vor langer Zeit das allgemeine Gesetz aufgestellt, daß ein Zellenhaufen, sei er eine Kugel oder



ein Kubus, sich nicht durch fortgesetzte Auflagerung neuer Zellschichten an seiner Oberfläche vergrößern kann, da dann die zentrale Zellenmasse ihre Lebensbedingungen beraubt würde. Es besteht eben ein durchgreifender fundamentaler Unterschied zwischen dem Wachstum eines Organismus und eines Kristallindividuum.

Ein Kristall kann in seiner Mutterlauge wachsen, indem er auf seiner Oberfläche immer neue Teilchen ansetzt, gemäß der seiner Substanz eigentümlichen Art, zu kristallisieren. Die einmal auskristallisierten Teilchen beharren in ihrer Anordnung, auch wenn sich neue Schichten auf der Oberfläche abscheiden, und können so, wie beim Bergkristall, Jahrtausende bestehen bleiben, wenn sie nicht durch veränderte, äußere Eingriffe in ihrem Beharrungsvermögen gestört werden.

Die Substanz aber, die ein Lebewesen aufbaut, kann in dieser Weise nicht wachsen. Sie nimmt Stoffe von außen auf, um sie, nicht wie der Kristall, an ihrer Oberfläche abzusetzen, sondern ihrem Innern (durch Intussuszeption) einzuverleiben. Sie kann auch nicht, ohne der Zerstörung zu verfallen, in dem einmal angenommenen Zustand beharren; denn sie muß Stoffe umsetzen, worin ja der Lebensprozeß zu einem wesentlichen Teil mitbesteht, und ist hierbei auf die stete Wechselwirkung mit der Außenwelt angewiesen. Daher kann sie beim Wachstum nur solche Formen annehmen, welche ihr gestatten, mit der Außenwelt beständig in Fühlung zu bleiben. Fast jedes Wachstum von Zellenverbänden muß mit einer möglichst großen Oberflächenentwicklung verknüpft sein, ein Satz, welcher von fundamentalster Bedeutung für das Verständnis pflanzlicher und tierischer Gestaltbildung ist.

Wie bei der Entwicklung der Keimblase, tritt uns die Bedeutung dieses Satzes auf den verschiedensten Stadien des Entwicklungsprozesses entgegen, wie in einem späteren Kapitel noch ausführlicher erörtert werden wird. Die jeweilige Form erscheint so in mancher Hinsicht als eine Funktion des Wachstums der organischen Substanz; ihr Bestand ist an bestimmten Bedingungen gebunden, die, wenn sie infolge fortschreitenden Wachstums sich verändern, bei der reaktionsfähigen Substanz zu einer zweckentsprechenden Veränderung der Form führen.

Dafür, daß ebenso wie auf den ersten auch auf späteren Stadien der Entwicklung die Zellen, die schon in Organe gesondert sind, durch ihre Korrelationen zueinander die Gestaltungsprozesse beeinflussen, bietet ein lehrreiches Beispiel die Art und Weise, wie bei den Wirbeltieren dem Atembedürfnis des Embryos genügt wird. Während bei den Anamnia an den Kiemenspalten sich Kiemenblättchen als Atmungsorgane entwickeln, wird bei den Amnioten, weil ihre Körperoberfläche durch den Einschluß in mehrere Hüllen in ungünstige Lage zu der Sauerstoffquelle gebracht ist, das Atmungsbedürfnis durch einen günstiger gelegenen Abschnitt einer Eihülle (Allantois der Reptilien und Vögel, Plazenta der Säugetiere) befriedigt. Die Folge davon ist, daß bei allen Amnioten, obwohl Kiemenspalten noch nach wie vor angelegt werden, doch die Entwicklung von Kiemenblättchen an ihren Wandungen ausnahmslos unterdrückt ist. Indem aber die in dieser Gegend ursprünglich lokalisierte Atmungsfunktion auf einen anderen Teil des Organismus übergegangen ist, hat sie zugleich auch die Gestaltbildung sehr wesentlich beeinflußt, teils durch den Ausfall der nutzlos gewordenen Kiemen,

teils durch die anderen Prozesse, welche wieder mit diesem Ereignis kausal verknüpft sind, durch den nachfolgenden Verschuß der Kiemenpalten und durch die Umwandlung im Skelett und Muskelapparat, in den Gefäßen, Nerven, Drüsen der Halsgegend usw.

So zieht Veränderung eines Teiles auf vielen verschiedenen Wegen zahlreiche Veränderungen an anderen Teilen bald in einer für uns erkennbaren, bald noch verborgenen Weise auf jeder Stufe des Entwicklungsprozesses nach sich. Ein Faktor verändert viele anderen Faktoren durch seine Beziehungen zu ihnen, so daß schließlich eine kleine Ursache fast im ganzen Organismus Wandlungen größeren und geringeren Grades hervorbringen kann.

Die Ergebnisse unserer Betrachtungen lassen sich mithin in den Satz zusammenfassen: Durch die sich stetig verändernden Beziehungen, welche die sich vermehrenden Zellen der entwicklungsfähigen Substanz nach allgemeinen Gesetzen untereinander eingehen, und durch die gleichfalls veränderlichen Beziehungen dieser inneren zu den äußeren Faktoren werden auf jeder Stufe der Entwicklung neue Gestaltungen in einer sich immer mehr komplizierenden Mannigfaltigkeit hervorgerufen.

#### Die Mosaikeier.

Zu den im vorausgegangenen Abschnitt besprochenen Regulationsiern steht eine zweite Gruppe von Eiern, die man als Mosaikeier oder Eier mit determinativer Furchung bezeichnet hat, in einem oft sehr auffälligen und scharf ausgeprägten Gegensatz, der ihr Verhalten gegenüber experimentellen Eingriffen und dem sich anschließenden Entwicklungsverlauf betrifft. Ihre verschiedenartige theoretische Verwertung ist zwar die Ursache für interessante Kontroversen geworden, die viele Jahre hindurch geführt und bis zur Stunde noch zu keinem völligen Abschluß gebracht worden sind; indessen liegen bei tieferem Eindringen die Verhältnisse bei den Mosaikeiern nach unserer Auffassung doch so, daß sie sich mit den bisher entwickelten theoretischen Vorstellungen sehr wohl in Einklang bringen lassen.

In der zweiten Gruppe handelt es sich um Eier, bei denen man häufig schon vor der Befruchtung eine Reihe verschiedener und in ungleicher Weise im Eiraum verteilter Substanzen beobachten kann, pigmentierte und unpigmentierte Bezirke, Bezirke mit homogener und feinkörniger oder grobkörniger Beschaffenheit des Protoplasmas, verschiedenartige Substanzen von Nahrungsdotter. Wie schon im Kapitel IX ausführlich und systematisch besprochen worden ist, üben diese Verhältnisse einen oft sehr deutlich hervortretenden Einfluß auf den Verlauf des Furchungsprozesses aus und verleihen ihm ein für die betreffende Tierart eigentümliches Gepräge; ferner werden die zuerst entstandenen Embryonalzellen nicht nur ungleich groß, sondern auch stofflich voneinander verschieden und lassen sich bei ausdauernder Beobachtung als Grundlage für dieses oder jenes später entstehende Organ erkennen. Ein Zusammenhang zwischen bestimmten Embryonalzellen allerfrühesten Furchungsstadien und einzelnen embryonalen Organen ist besonders leicht in den Fällen nachweisbar, in denen, wie es bei den Mosaikeiern die Regel ist, die Embryonalentwicklung in ihren ersten Stufen sehr rasch durchlaufen wird. Häufig schlüpfen schon wenige Stunden nach der Befruchtung charakteristische Larven (Trochophora, Piliidium usw.) aus

der Eihülle aus und führen schon, obwohl sie erst aus einer kleinen Zahl von Zellen bestehen, ein selbständiges Leben. Die Embryonalzellen beginnen daher teilweise schon verhältnismäßig sehr früh differenziert zu werden.

Zu dieser zweiten Gruppe gehören die Eier von Vertretern aus verschiedenen Tierstämmen und Tierklassen, die im System gewöhnlich eine tiefere Stellung einnehmen. Hier sind besonders die Ctenophoren unter den Cölenteraten, die Nematoden, die meisten Mollusken und Anneliden, einige Ascidien usw. namhaft zu machen.

Um zu zeigen, wie die an Mosaik-eiern ausgeführten Experimente vielfach zu Ergebnissen führen, die auf den ersten Blick zu den früher beschriebenen, in ähnlicher Weise ausgeführten Experimenten in einem Widerspruch zu stehen scheinen, wollen wir uns auf drei besonders sorgfältig untersuchte Beispiele beschränken, 1. auf das Ei der Ctenophoren, 2. der Molluskenart *Dentalium*, 3. einer Ascidie *Cynthia*.

Nach Experimenten, welche zuerst von CHUN, dann von DRAESCH und MORGAN und neuerdings wieder von FISCHEL angestellt worden sind, kann man das große, sehr dotterreiche Ei von *Beroë ovata*, nach der Zwei-, Vier- oder Achtteilung oder auf einem noch späteren Stadium in dieser oder jener Weise in zwei oder vier Stücke zerlegen, welche sich unabhängig voneinander zu Larven weiterzüchten lassen.

FISCHEL, der letzte Untersucher des Ctenophoreneies, hat in der Weise experimentiert, daß die voneinander getrennten Teilstücke noch von der Dotterhaut gemeinsam eingeschlossen blieben. Er erhielt hierdurch den Vorteil, die von einem Ei abstammenden Larven miteinander vergleichen zu können. So sind in Fig. 453 in der Dotterhaut vier kleine Larven eingeschlossen, die durch Zerlegung eines ziemlich weit entwickelten Eies, in welchem die Makromeren von den Mikromeren schon unwachsen waren, gezüchtet worden sind.

Wie in dem vorliegenden Beispiel, zeigen nun überhaupt die durch Teilung eines *Beroë*eies entwickelten Larven das Eigentümliche, daß am Anfang die Anzahl ihrer Rippen stets unter der Normalzahl „acht“ bleibt, welche für Ctenophoren typisch ist. Erst alle aus einem Ei gezüchteten Larven zusammen besitzen, wie besonders FISCHEL betont, acht Rippen von Flimmerplättchen und ergänzen sich in dieser Beziehung. So hat von den vier Larven unserer Figur eine drei, zwei zwei und die kleinste nur eine Rippe entwickelt, was in Summa erst die ganze Rippenzahl einer aus einem ganzen Ei entstehenden normalen Larve ergibt.

Man hat aus solchen Befunden den Schluß gezogen, daß jedes Teilstück des Ctenophoreneies infolge des Furchungsprozesses für eine besondere Aufgabe im weiteren Entwicklungsprozeß bereits determiniert sei und daher nach Abtrennung vom Ganzen nur noch einen bestimmten Teil erzeugen könne, daß es daher nicht mehr das volle Idioplasma besitze. Indem ich die Tatsachen an sich nicht in Zweifel ziehe, muß ich doch den aus ihnen gezogenen Schluß betreffs der Beschaffenheit des Idioplasmas beanstanden, so daß sich die scheinbar abweichenden, eigenartigen Verhältnisse sehr wohl mit den beim Studium der Regulations-eier erhaltenen Ergebnissen vereinbaren lassen. Drei Punkte sind hierbei zu berücksichtigen.

Erstens zeigt das sehr große, dotterreiche Ei von *Beroë* einen besonders gearteten Bau, indem große Dentoplasmakugeln, von einer,

plasmatischen Scheidewänden getrennt, die zentrale Hauptmasse bilden, welche nur an der Oberfläche von einer dickeren Plasmahinde eingeschlossen ist. Bei der Trennung des zwei- oder vier- oder mehrgeteilten Eies erhält man daher Teilstücke, bei welchen die ganze Trennungsfläche außerordentlich arm an Protoplasma ist und dadurch in einem Gegensatz zur konvexen, ursprünglichen Oberfläche steht. Da außerdem das Deutoplasma auch noch fast das gleiche spezifische Gewicht wie das Meerwasser hat — denn die Eier schwimmen im Wasser — zeigt das Teilstück längere Zeit gar kein Bestreben, sich abzurunden, wie auch FISCHEL besonders hervorhebt. Von der ursprünglichen konvexen Oberfläche her wird allmählich das freiliegende Deutoplasma überwachsen und mit einer wahrscheinlich erst sehr dünnen Hautschicht überzogen. Die mangelhafte Ausbildung derselben und damit in letzter Instanz der plasmatische Bau des unbefruchteten Eies — vergleiche hierüber auch das in einem späteren Kapitel Gesagte — ist der Grund, daß das Teilstück nur auf seiner Oberfläche, welche der ursprünglichen Oberfläche des ganzen Eies

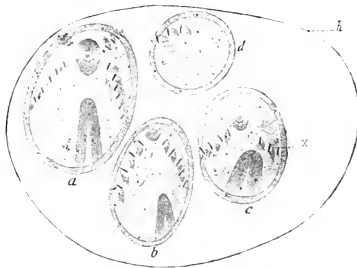


Fig. 453. Vier Larven *a b c d*, die aus demselben Ei von *Beroë ovata* durch Zerlegung desselben in vier Stücke gezüchtet sind. Nach FISCHEL. *b* Eihülle; *x* Flimmerplättchen.

entspricht, Rippen und daher nur in reduzierter Zahl entwickeln kann, trotzdem es vermöge der Natur seines im Kern gegebenen Idioplasmas, wie das ganze befruchtete Ei, zur Bildung des normalen Ganzen an und für sich befähigt wäre. Es fehlt also in diesem Fall nicht die Anlage, die volle Rippenzahl zu bilden, sondern nur gewisse, in der protoplasmatischen Eistruktur gelegene Bedingungen, die zur Entwicklung der vollen Anlage noch notwendig sind.

Zu demselben Schluß führen zweitens auch sinreich variierte Experimente von DRIESCH und MORGAN. Wie dieselben betonen, erhält man genau dieselben Defekte in der Anzahl der Flimmerrippen, wenn man an befruchteten Eiern von *Beroë* vor der Teilung größere Stücke des Eikörpers wegschneidet und so den sich entwickelnden, mit dem Kern versehenen Teil auf einer größeren Strecke seines Hautplasmas beraubt. Schon durch diese Prozedur vor der Teilung ist die Bildungsmöglichkeit von Rippen in der Gegend des freiliegenden Deutoplasmas zunächst vernichtet worden. Mit Recht heben daher DRIESCH und MORGAN hervor, daß „die Defekte in der Rippenzahl an Larven lediglich auf protoplasmatischer Basis beruhen und in keinem Fall geeignet sind, die Leine von der qualitativen Kernteilung zu stützen“. Denn „die defekten Larven, welche sie aus isolierten Blastomeren aufzogen, waren denen außerordentlich ähnlich oder sogar gleichgestellt, welche sich aus ungefurchten Eiern, denen Plasma genommen, aber das volle Kernmaterial belassen wurde, entwickelten“.

Drittens endlich bilden die aus Teilstücken des Eies gezüchteten Larven mehr Organe, als sie — die Richtigkeit der Spezifikation der

Furchungszellen angenommen - bilden dürften. Da nun jede erhält einen ganzen, in sich abgeschlossenen, normalen Magen (Fig. 453), und aus diesem entstehen häufig mehr Entodermtaschen, als sie dem Teilstück zukommen würden. Besonders aber ist hierbei im Auge zu behalten, daß die Magenanlage in ganz anderer Weise orientiert ist, als es bei einem aus dem ganzen Ei hervorgegangenen Magen der Fall ist. Die Magenanlage des Teilstückes entsteht nämlich nach der Darstellung von FISCHER von der Trennungsfäche, zuweilen sogar von ihrer Mitte aus, und wächst von hier mit ihrem Grund der gewölbten ursprünglichen Oberfläche schräg entgegen, was schon eine andersartige Verwendung des Zellenmaterials als bei normaler Entwicklung bedingt. Ferner erhält jede der in Fig. 453 abgebildeten Larven auch ihr eigenes Zentralnervensystem.

Somit läßt sich das scheinbar abweichende Verhalten des Ctenophoreneies, zumal wenn man die noch später folgenden Bemerkungen

Fig. 454.



Fig. 455.

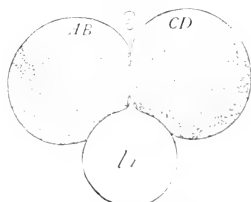


Fig. 456.

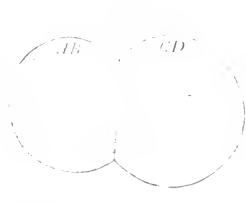


Fig. 454—456. Die ersten Entwicklungsstadien des Eies von *Dentalium*. Nach WILSON.

Fig. 454. Ei eine Stunde nach der Befruchtung mit zwei Polzellen und dem oberen und unteren hellen scheibenförmigen Hof in seitlicher Ansicht.

Fig. 455. Ei während der ersten Teilung in die Zellen *AB* und *CD* und auf dem Stadium der Kleeblattfigur. Der Pollappen *l* bleibt bei der Durchschnürung mit der Zelle *CD* verbunden.

Fig. 456. Beendete Zweiteilung. Die Substanz des Pollappens hat sich wieder als helle Scheibe auf der unteren Fläche der Zelle *CD* ausgebreitet.

über die Organisation des Eies in dem XXV. Kapitel gebührend berücksichtigt, mit unserer Idioplasmatheorie in Einklang bringen.

Das Ei der Mollusken, welches zum zweiten Beispiel gewählt worden ist, wurde besonders von CRAMPTON und WILSON zum Gegenstand erfolgreicher Experimente gemacht. Am *Dentalium*-Ei, dem Objekt von WILSON, kann man schon vor Beginn des Teilungsprozesses drei deutlich ausgeprägte Zonen (Fig. 454) unterscheiden, einen oberen, unter den Polzellen gelegenen, und einen unteren, hellen, scheibenförmigen Hof, die beide durch eine breite pigmentierte Ringzone voneinander getrennt sind. Bei der Vorbereitung zu der ersten Teilung nimmt das Ei, wie bei den meisten Mollusken, die bekannte Kleeblattform an dadurch, daß sich die helle Substanz des unteren Hofes als Hügel vorwölbt und den sogenannten Dotter- oder Pollappen (polar lobe) bildet (Fig. 455). Während der Zweiteilung erhält eine der beiden Teilhälften allein den ganzen Pollappen, welcher in dem Ruhe stadium seine Vorwölbung verliert, indem sich die helle Substanz wieder als Scheibe an der unteren Fläche der Embryonalzelle (Fig. 456 *CD*) ausbreitet. Derselbe Teilungsmodus

wiederholt sich in entsprechender Weise beim zweiten und dritten Teilstadium. Jedesmal bildet die Embryonalzelle, welche die helle Substanz des unteren, scheibenförmigen Hofes der Fig. 456 zugeteilt erhalten hat, einen Pollappen aus, der dann nur auf eine der beiden Teilhälften übergeht. Auf dem vierten Stadium endlich wird der Pollappen durch die Teilung als eine besondere Zelle abgetrennt; sie wird wegen ihrer Beziehung zur Entwicklung späterer Organe als Somatoblast bezeichnet.

Auch bei den Mollusken lassen sich durch Eingriffe in der bekannten Weise die ersten Embryonalzellen voneinander trennen oder der Pollappen von der ihn besitzenden Zelle mit feinen Instrumenten entfernen, ohne daß dadurch die Entwicklung der operierten Tiere zum Stillstand gebracht wird. Mit Sicherheit konnte WILSON hierbei feststellen, daß namentlich die Entfernung des Pollappens mit Konstanz bestimmte Organverluste herbeiführt. Die Zellen teilen sich zwar weiter und bilden eine Gastrula, aus dieser entwickeln sich aber nur Larven, die sich von normalen durch das Fehlen wichtiger Organe, wie der ganzen posttrochalen Region und des Apicalorgans unterscheiden. WILSON schließt hieraus, daß im Pollappen eine besondere Substanz enthalten ist, „indispensable for the formation of the posttrochal region and the apical organ“. Einen Hauptbeweis für diese Ansicht sucht WILSON in dem übereinstimmenden Ergebnis, zu welchem die Isolierung und getrennte Weiterzucht der Embryonalzellen auf dem Stadium sowohl der ersten als der zweiten Teilung führt. Denn während die mit dem Pollappen ausgestatteten Embryonalzellen, mögen sie die Hälfte oder nur ein Viertel des ursprünglichen Eies sein, eine normale oder fast normale Zwerglarve von halber oder viertel Größe mit Apicalorgan und posttrochaler Region liefern, werden aus den anderen Embryonalzellen nur verstümmelte Trochophorae ohne diese beiden wichtigen Organe.

WILSON erblickt in dem Ergebnis seiner Experimente einen Beweis für die von SACHS herrührende Hypothese der organbildenden Stoffe, und da dieselben im reifen Ei im Inhalt auf verschiedenen Stellen nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten verteilt sind, auch einen Beweis für das Prinzip „der organbildenden Keimbezirke“ von HIS. Durch den Furchungsprozeß, der für die Eier der verschiedenen Tierarten charakteristische Unterschiede darbietet, läßt er die formativen Stoffe voneinander gesondert und auf bestimmte Embryonalzellen verteilt und diese hierdurch für bestimmte Aufgaben der weiteren Entwicklung determiniert werden, entsprechend der Eigenart der in ihnen eingeschlossenen, spezifischen, organbildenden Stoffe. Die Entwicklung erhält daher in der zweiten Gruppe der Eier das Gepräge einer Mosaikarbeit.

Was drittens das Ascidienei (*Cynthia*) anbetrifft, so hat CONKLIN sowohl durch genaues Studium der normalen Entwicklungsgeschichte als auch auf experimentellem Wege den Mosaikcharakter der Entwicklung noch mehr im einzelnen, als es bei anderen Studienobjekten gelungen war, nachzuweisen versucht. Er unterscheidet am befruchteten *Cynthien*eis schon vor der ersten Teilung wenigstens fünf verschiedene Arten von organbildenden Substanzen, welche durch die Furchung auf einzelne Zellen isoliert werden. Diese vermögen daher später nur eine bestimmte Art von Organen und Geweben zu erzeugen. „The myeloplasm produces muscle-cells only; the chordaneoplasm only chorda and neural plate cells; the chymoplasm only mesenchym; the endoplasm and ectoplasm only endoderm and ectoderm.“ Auf Grund der Mitteilungen von CONKLIN

bezeichnen daher KORSCHNELT und HEIDER die Furchung der Ascidien in ihrem Lehrbuch als ein „Musterbeispiel determinativer Entwicklung“.

Wie erklären sich die verschiedenen Ergebnisse der Experimente, je nachdem sie an einem Regulations- oder an einem Mosaik-Experiment vorgenommen worden sind, und wie lassen sie sich mit der Kernidioplasmatheorie in Einklang bringen?

Zunächst ist die Bemerkung voranzuschicken, daß der Gegensatz zwischen den beiden Gruppen kein so schroffer ist, wie es auf Grund der besprochenen Musterbeispiele erscheinen muß, da er durch Übergänge vermittelt wird. So werden die Amphibieneier von einigen Forschern zu den Mosaik- und von anderen zu den Regulations-Experimenten gerechnet. Das Ei der Nemertine *Cerebratulus*, welches einen determinierten, mosaikartigen Typus der Furchung kaum weniger deutlich als das Anneliden- und Molluskenei zeigt und zu einer der Trochophora in wichtigen Punkten ähnlichen Piliidiumlarve wird, liefert bei experimentellen Eingriffen ähnliche Ergebnisse wie ein Echinodermen- und Amphioxusei. Isolierte Stücke des Zwei- oder Vierzellenstadiums entwickeln sich gewöhnlich zu normalen Piliidien von halber oder Viertelgröße. Abgetrennte Bruchstücke aus jeder Gegend des reifen Eies, gleichgültig ob kernhaltig oder nicht, lassen sich durch Zusatz von Samen noch befruchten, teilen sich wie ein normales Ei und werden, wenn sie bei der Zerlegung nicht gar zu klein ausgefallen sind, zu normalen Zwergpiliidien.

Ob ein Ei aus abgesprengten Bruchstücken oder dann, wenn es in einzelne Embryonalzellen während der ersten Furchungsstadien zerlegt wird, eine normale Zwerglarve oder eine Defektlarve hervorbringt, hängt von Eigentümlichkeiten der Eistruktur ab, welche in den einzelnen Abteilungen des Tierreiches eine sehr verschiedene ist und auf der Ansammlung und verschiedenartigen Ausbildung von Deutoplasma oder Nähr- und Reservestoffen beruht. Ob es richtig und zweckmäßig ist, diesen Materialien die Bedeutung von „organbildenden Substanzen“ beizulegen, soll erst später (Kapitel XXV) erörtert, wohl aber soll schon jetzt hervorgehoben werden, daß sie jedenfalls nicht die Bedeutung von Idioplasma haben, jener Substanz, die von Zelle zu Zelle vererbt, die Eigenart eines Organismus bestimmt.

Auf diese kurzen Bemerkungen wollen wir uns hier vorläufig beschränken, da wir auf die Frage der Eistruktur und der organbildenden Substanzen erst genauer im XXV. Kapitel eingehen werden.

## DREIUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

### Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

#### B. Die Korrelationen der Organe und Gewebe auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus.

Wenn schon bei Beginn des Furchungsprozesses die ersten Teilstücke des Eies, wie die Experimente gelehrt haben, je nach ihrer gegenseitigen Lage und Beziehung verschiedenerlei Wirkungen aufeinander ausüben, welche für die weitere Gestaltung des Entwicklungsprozesses ausschlaggebend sind, aber in ihren Folgen im voraus sehr schwierig zu beurteilen sind, um wie viel mehr muß diese Schwierigkeit zunehmen, wenn es sich darum handelt, die zahlreichen Korrelationen zu begreifen, welche auf späteren Stadien der Entwicklung und im ausgebildeten Organismus zwischen den Milliarden von Zellen stattfinden, welche in sehr kunstvoller Weise in zahlreichen Schichten angeordnet und in größeren und kleineren Gruppen zu Organen und Geweben gesondert sind!

Um in das unendlich verwickelte Getriebe einen einigermaßen orientierenden Einblick zu gewinnen, sei folgender Weg eingeschlagen. Zunächst soll an einigen besonders instruktiven Beispielen aus dem Pflanzen- und Tierreich gezeigt werden, wie die zahlreichen verschiedenen Teile eines Organismus in Abhängigkeit voneinander stehen und zu ihrer Erhaltung aufeinander angewiesen sind. Alsdann wollen wir versuchen, unser Thema in systematischer Weise zu zergliedern, indem wir die im Körper stattfindenden Korrelationen in Gruppen einteilen, in ähnlicher Weise, wie es mit den äußeren, auf den Organismus einwirkenden Faktoren geschah.

#### Beispiele leicht wahrnehmbarer, ausgebreiteter Korrelationen bei Pflanzen und bei Tieren.

Bei den Pflanzen läßt sich eine tief eingreifende Korrelation zwischen ihren oberirdischen und ihren unterirdischen Teilen leicht nachweisen. „Es stehen“, wie VÖCHTING bemerkt, „an einem unter normalen Bedingungen und ungestört wachsenden Baume alle Organe untereinander in einem bestimmten Verhältnis. Einer gewissen Anzahl von Blättern entspricht eine bestimmte Summe von Zweigen und Ästen. Diese entspringen einem Stamm von proportionaler Dicke, und dieser ruht endlich auf einer Hauptwurzel, die einer proportionalen Zahl von Seitenwurzeln den Ursprung gibt. Zwischen allen diesen Teilen herrscht unter normalen Verhältnissen ein Gleichgewichtszustand. Ein Apfelbaum, der auf der Grenze zwischen bearbeitetem Gartenboden und Rasen steht, wächst auf der dem ersteren zugewandten Seite ungleich kräftiger als auf der entgegengesetzten. Würde man einem Apfelbaum, der drei



Hauptwurzeln und drei ihnen entsprechende Hauptäste besitzt, eine der Wurzeln amputieren, so würde der zugehörige Ast in der Entwicklung zurückbleiben, ohne jedoch zugrunde zu gehen.“ „Dieses Gleichgewichtsverhältnis ist verschieden, je nach der spezifischen Natur des Baumes; es ist ein anderes bei der Eiche, ein anderes bei der Buche; es ist verschieden bei differenten Varietäten derselben Art usw.“

Durch das Experiment kann man die hier berührte Korrelation zwischen den ober- und unterirdischen Teilen einer Pflanze leicht über jeden Zweifel sicherstellen. Wir bedienen uns eines von SACUS angeführten Beispiels:

Läßt man eine Tabakpflanze, einen Ricinus oder eine Sonnenrose sich im freien Lande auf gutem Boden oder in einem Blumentopf entwickeln, der mit etwa drei Liter bester Gartenerde gefüllt ist, so erhält man im Laufe von 100—120 Tagen zwei sehr verschieden aussehende Pflanzen. Im freien Lande ist ein zuweilen armdicker Stamm mit zahlreichen großen Blättern und einem üppigen Wurzelwerk entstanden; im Blumentopf dagegen, auch wenn er unter den günstigsten Bedingungen im Freien steht und öfters mit guten Nährlösungen begossen wird, hat sich nur ein Stamm von Fingerdicke entwickelt und mit einer gesamten Blattfläche, welche kaum den fünften oder sechsten Teil der anderen Pflanze beträgt; dort ist also eine große und kräftige, hier eine kleine und schwächliche Pflanze trotz guter Ernährung entstanden.

Der wesentliche Grund für den Unterschied in der Entwicklung ist einzig und allein in dem Umstand zu suchen, daß in dem beschränkten Raum des Blumentopfes das Wurzelwerk des Pflänzchens sich nicht in der Mächtigkeit und unter so günstigen Bedingungen wie im freien Lande hat ausbilden können. Infolge des mangelhaften Wurzelwachstums aber ist das Wachstum der Blätter wieder gehemmt worden, da sie weniger Nahrung aus dem Boden (Wasser und Salze) zugeführt erhalten. Die kleineren Blätter aber assimilieren nun auch ihrerseits weniger, was wieder auf die Holzbildung im Stamm zurückwirkt. So tritt uns in dem noch relativ einfachen Beispiel eine Anzahl von korrelativen Veränderungen als eine zusammenhängende Kette von Ursachen und Wirkungen entgegen.

Ähnliche Korrelationen des Wachstums kann man bei den Pflanzen leicht in der verschiedensten Weise durch äußere Eingriffe hervorrufen. Wie bekannt, wachsen die Fichten an ihrem oberen Ende in vertikaler Richtung vermittle des Gipfeltriebes in die Länge und erzeugen unter ihm sich in horizontaler Richtung ausbreitende Seitensprosse, welche zu 4—5 in einem Quirl zusammengeordnet sind. Wenn nun der Gipfeltrieb einer Fichte abgeschnitten oder durch irgendeinen anderen Umstand zerstört wird, so müßte man erwarten, daß das Längenwachstum mit der Entfernung des ihm dienenden Organes aufhören würde. Anstatt dessen wird durch korrelatives Wachstum die Verstümmelung nach einiger Zeit ausgeglichen. Einer der ursprünglich in horizontaler Richtung wachsenden Seitenäste nämlich beginnt jetzt allmählich sich aufzurichten und seine dorsoventrale Beschaffenheit zu verlieren; er wird orthotrop, tritt schließlich ganz in die Stelle des Gipfelsprosses ein, wächst wie dieser in vertikaler Richtung weiter und erzeugt wie dieser jetzt Quirle von sich horizontal ausbreitenden Seitensprossen.

Das korrelative Wachstum, das zwischen den verschiedenen Organen einer Pflanze besteht, gibt dem Gärtner Gelegenheit zu mannigfachen

zweckmäßigen Eingriffen, durch die er viele Pflanzen wie eine plastische Masse seinen Zwecken entsprechend formt. Da unentwickelte Knospen noch indifferente Gebilde sind, deren weiteres Wachstum durch ihre Stellung an der ganzen Pflanze durch Korrelation bestimmt wird, kann er sie durch Beschneiden, durch Krümmen, durch Horizontalbinden der Zweige usw. bestimmen, daß sie entweder zu einem längeren oder kürzeren Laub- oder zu einem Blütenzweig auswachsen. „Um z. B. bei *Prunus spinosa* einen Langsproß anstelle eines Dorns entstehen zu lassen, braucht man nur im Frühjahr einen im Wachstum begriffenen Langtrieb auf geeigneter Höhe zu durchschneiden. Aus den unter dem Schnitt gelegenen Knospen entwickeln sich nur Langsprosse, welche dem mütterlichen Träger gleichen und dessen unterbrochenes Wachstum fortsetzen, während sie sich an der unverletzten Achse zu Dornen umgebildet haben würden. Wir verwandeln somit die Anlage eines Dornes in die eines langen Laubsprosses“ (VÖCHTING).

In allen derartigen Fällen korrelativen Wachstums scheint es, um uns eines Ausspruches von NÄGELI zu bedienen, als ob das Idioplasma genau wüßte, was in den übrigen Teilen der Pflanze vorgeht und was es tun muß, um die Integrität und die Lebensfähigkeit des Individuums wieder herzustellen (Morphästhesie von NOLL).

Bei den viel weiter und höher differenzierten Tieren herrscht eine noch viel größere Harmonie und gegenseitige Abhängigkeit zwischen einzelnen Organen und Geweben, so daß Veränderung in dem einen Teil allmählich auch eine Masse weiterer Veränderungen in vielen anderen Teilen unfehlbar zur Folge hat. Auch hierfür zwei Beispiele.

Zur Fortbewegung in der Luft sind viel stärkere motorische Kräfte erforderlich als zur Fortbewegung auf dem Lande oder in dem Wasser. Bei den Vögeln sind daher die zum Flügelschlag hauptsächlich gebrauchten Muskeln, nämlich die großen *M. pectorales*, zu so gewaltigen Massen wie sonst bei keinem anderen Wirbeltier entwickelt. Besonders mächtig aber sind sie bei den besten Fliegern, unter denen die kleinen, pfeilschnell durch die Luft schießenden Kolibris in erster Reihe stehen. Den Gegensatz zu ihnen bilden die Laufvögel, von denen die Strauße ihre vorderen Extremitäten überhaupt nicht mehr zum Flug benutzen können und daher auch nur schwach entwickelte Brustmuskeln besitzen.

In allen Fällen nun, in denen durch Anpassung an das Fliegen die Brustmuskulatur stark ausgebildet ist, hat sie an einer großen Reihe anderer Organsysteme entsprechende korrelative Abänderungen nach sich gezogen. Zu großen Muskelmassen gehört ein entsprechend großes Ursprungsgebiet am Skelett. Infolgedessen sehen wir bei allen Flugvögeln das Brustbein, damit es den zahlreicher gewordenen Fasern des *Musc. pectoralis* eine genügende Ursprungsfläche darbietet, mit einer großen *Crista sterni* ausgerüstet; diese gewinnt wieder die größten Dimensionen bei den besten Fliegern mit den stärksten *Musc. pectorales*. So ist bei den kleinen Kolibris (Fig. 457) der Brustbeinkamm von einer ganz überraschenden Höhe, indem er noch um ein beträchtliches den sterno-vertebralen Durchmesser des Brustkorbes übertrifft. Im Gegensatz dazu fehlt eine *Crista sterni* ganz bei den Straußen mit ihrer verkümmerten Brustmuskulatur.

Zu der offenkundigen Korrelation zwischen Muskel- und Knochen-system gesellen sich noch zahlreiche andere. Da jede Muskelfaser von

einer Nervenfasern innerviert wird, erfahren die Nervi pectorales bei den Flugvögeln eine entsprechende Zunahme durch korrelatives Wachstum. Wahrscheinlich sind hiermit wieder Veränderungen an den Ursprungsstellen der Nerven im Rückenmark verknüpft, da die motorischen Nervenfasern als Achsenzylinderfortsätze aus motorischen Ganglienzellen ihren Ursprung nehmen; vielleicht reichen sogar die korrelativen Veränderungen bis in die Hirnrinde hinein, wo die Pyramidenbahnen ihre zentralen Ursprünge haben.

Wie das Nervensystem wird auch das Blutgefäßsystem verändert, indem das Kaliber der die Brustmuskeln ernährenden Arteriae thoracicae in entsprechender Weise zunimmt. Mit der Vergrößerung des Durchmessers muß sich die Gefäßwand verdicken und sich in ihren Schichten der stärkeren Beanspruchung gemäß histologisch verändern; sie muß eine dickere Intima, mehr elastisches Gewebe und zahlreichere glatte Muskelzellen erhalten. Und wenn wir das korrelative Wachstum noch mehr in seinen Einzelheiten verfolgen wollen, so müssen wir weiter hinzufügen, daß mit der neu entstandenen und vergrößerten Crista sterni, dem stärker gewordenen Nerv usw. ebenfalls veränderte Verhältnisse in der Verteilung der Blutgefäße zusammenhängen.

Korrelative Veränderungen geht ferner auch das mit allen genannten Organen in Verbindung stehende faserige Bindegewebe ein. Der stärker gewordene Musculus pectoralis schafft sich eine entsprechend starke Ansatzsehne am Oberarmknochen, welcher selbst infolgedessen mit einer anscheinlichen Tuberositas an der Ansatzstelle ausgestattet wird. Das interstitielle Bindegewebe zwischen den Muskelfasern nimmt zu. Der dickere Nervenstamm erhält ein entsprechendes Perineurium.

In dieser Weise hat die durch Anpassung an den Flug hervorgerufene Vergrößerung der Brustmuskeln mit Notwendigkeit eine sehr große Anzahl Veränderungen, die auf korrelativem Wachstum beruhen, an Organen und vielen Geweben zu ihrer Folge gehabt. Hierbei sehen wir noch von zahllosen anderen Prozessen im Körper (an Lunge, Herz usw. usw.) ganz ab.

Während in dem angeführten Beispiel die zusammengehörigen korrelativen Veränderungen sich in ihrem ursächlichen Zusammenhang ziemlich klar überschauen lassen, fehlt uns in anderen Fällen, wie wir noch sehen werden, zurzeit noch die tiefere Einsicht.



Fig. 457. Skelett eines Kolibri (*Lampornis*). Die Crista sterni übertrifft an Höhe um ein erhebliches den Sternovertebraldurchmesser des Brustkorbes.

### Einteilung der Korrelationen in einzelne Gruppen.

Zum richtigen Verständnis der Korrelationen muß man in Betracht ziehen, daß innerhalb eines Organismus, wie auf S. 540 auseinandergesetzt wurde, sich jeder Teil zum anderen als Außenwelt verhält. Daher sind für die Beurteilung ihrer gegenseitigen Beziehungen dieselben Gesichtspunkte maßgebend, wie für die Beziehungen zwischen Organismus und Außenwelt. Wie diese auf den Organismus mit unzähligen, mannigfaltigen Reizen einwirkt, die wir als mechanische, chemische, thermische, elektrische usw. unterschieden haben, so ist im Organismus ein Teil als eine Reizquelle für andere Teile in genau der gleichen Weise anzusehen.

Hierbei sind es nicht bloß die Nerven, welche Reize übertragen. Reize können vielmehr noch auf manchen anderen Wegen übermittelt werden. Zellen, welche besondere Stoffe in die Säfte des Körpers abscheiden, liefern ebenso viele chemische Reize, welche an den verschiedensten, oft vom Entstehungsort weit abgelegenen Stellen ihre Wirkungen auf andere reizempfindliche Zellen ausüben können. Denn durch Lymphe und Blut werden die als Reiz wirkenden Substanzen bald hier, bald dorthin fortgeleitet. Von STARLING sind sie zur Unterscheidung von den zur Ernährung dienenden Stoffen der zirkulierenden Säfte mit dem besonderen Namen Hormone (von ὁρμῶν, ich reize) gekennzeichnet worden. Sie sind gewissermaßen Träger chemischer „Fernwirkungen oder chemische Boten, die in spezifischer Weise auf bestimmte Zellen oder Organe wirken“. Ebenso wird beim Lebensprozeß der Zellen Wärme produziert, die ebenfalls, indem sie zunächst die Bluttemperatur bestimmt, an einzelnen Stellen des Körpers als Reiz zu besonderen Wirkungen führen kann. An mechanischen Reizen zwischen den Geweben und Organen des Körpers fehlt es gleichfalls nicht. Wie die Zellen, üben die wachsenden Gewebe und Organe einen Druck aufeinander aus und bestimmen sich dadurch in ihrer äußeren Form. Muskeln wirken durch Zug und Dehnung auf manche Teile des Körpers, besonders aber auf das faserige Bindegewebe ein, das sie dementsprechend formen. Die Wandungen von Hohlräumen können durch wechselnde Füllung bald übermäßig ausgedehnt, bald erschlafft und dadurch in sehr verschiedene Spannungszustände versetzt werden.

Je nach den in Frage kommenden Reizen können wir daher auch die Korrelationen des Körpers in Gruppen einteilen, in Korrelationen, welche durch chemische, oder durch mechanische, oder durch Nervenreize usw. vermittelt werden. Dazu kommen noch Wachstumsprozesse, die in einer uns ebenfalls noch unverständlichen Weise vom ganzen Organismus aus beeinflußt werden. Hierher gehören vor allen Dingen die Erscheinungen der Regeneration und der Heteromorphose.

#### 1. Chemische Korrelationen.

- a) Chemisch-physikalischer Prozeß der Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe.

Die Zellen des Körpers produzieren bei ihrer Tätigkeit Kohlensäure und absorbieren Sauerstoff. Sie veranlassen dadurch Diffusionsströme, die an verschiedenen Orten stattfinden, einmal zwischen den Zellen und den sie umspülenden Gewebssäften (Lymphe und Blut) und zweitens zwischen dem Blut und dem Medium, in welchem der betreffende Organismus lebt. Durch die Diffusionsströme wird ein Ausgleich in der Gas-

spannung an den verschiedenen Orten, schließlich zwischen dem Organismus und seiner Umgebung herbeigeführt. Bei niederen Tieren findet der Ausgleich an der ganzen Körperoberfläche statt, bei höheren Tieren dagegen, bei welchen ihre Oberhaut infolge anderer Einwirkungen die hierfür geeignete Beschaffenheit verloren hat, wird er mehr und mehr auf bestimmte Stellen beschränkt, die je nach ihrem Bau als Kiemen, Lungen, Tracheen bezeichnet werden.

Nun muß, wie eine einfache Überlegung lehrt, ein jeder Organismus ein bestimmtes Atembedürfnis besitzen, dessen Größe von der Zahl der Zellen und der Lebhaftigkeit ihres Lebensprozesses abhängt. Soll es nicht zu einer Kohlensäureaufspeicherung im Körper und zu einem Sauerstoffmangel kommen, so muß die Funktion der Respirationsorgane genau diesem Bedürfnis angepaßt sein. Für jeden Organismus muß daher die respirierende Oberfläche entweder der Kiemen oder der Lungen oder der Tracheen eine genau entsprechende Größe besitzen, damit der Gasaustausch in entsprechender Weise stattfinden kann. Die Atmungsorgane müssen daher so lange wachsen und ihre Oberfläche vergrößern, sei es durch Zottenbildung, wie bei den Kiemen und der Plazenta, oder durch Alveolenbildung, wie bei den Lungen, bis der notwendige Ausgleich eingetreten ist.

Wodurch wird dieses Wachstum des einzelnen Teiles in Korrelation zum Bedürfnis des Ganzen reguliert? Der Gedanke von HERBERT SPENCER, daß es der Diffusionsstrom des Sauerstoffes und der Kohlensäure oder die Höhe der Gasspannung ist, welche auf die zur Atmung dienenden Körperstellen als Wachstumsreiz wirkt, scheint mir den Weg zu einer naturgemäßen Erklärung anzuzeigen. Die respirierende Oberfläche wächst so lange, bis die Gasspannung zwischen dem Körper und dem umgebenden Medium auf einen bestimmten Grenzwert herabgesetzt ist.

In dieser Weise erklären sich wohl die Beobachtungen, die SCHREIBERS an *Proteus anguineus* angestellt hat, einem Amphibium, das sowohl durch Kiemen als durch Lungen atmet. SCHREIBERS hat beim *Proteus* bald die Kiemen, bald die Lungen zu mächtiger Entwicklung als Hauptatmungsorgane gebracht, je nach den Bedingungen, unter denen er die Tiere züchtete. Wurden die Tiere gezwungen, in tieferem Wasser zu leben, so entwickelten sich die Kiemen bis zum Dreifachen ihrer gewöhnlichen Größe, während die Lungen zum Teil atrophierten. Bei einem Aufenthalt in seichtem Wasser dagegen wurden die Lungen größer und gefäßreicher, weil jetzt die Tiere häufiger an die Oberfläche kamen und Luft atmeten. Da durch die Lungen dem Atembedürfnis unter diesen Lebensverhältnissen besser genügt wurde, verschwanden die Kiemen mehr oder weniger vollständig.

Was für den chemisch-physikalischen Prozeß der Atmung, das gilt in gleicher Weise für andere derartige Prozesse, die sich in unserem Körper abspielen. Ein wertvolles Beobachtungsmaterial hierüber haben uns die pathologischen Anatomen und Kliniker durch starke Aderslässe, durch Exstirpation einer Niere oder eines Teiles der Leber oder der Schilddrüse oder des Pankreas geliefert.

## b) Blutbildung.

In das Kapitel der chemischen Korrelationen sind auch die interessanten Veränderungen zu rechnen, mit denen uns NEUMANN, BIZZOZERO

und viele andere bei ihren grundlegenden Untersuchungen über die Blutbildung bekannt gemacht haben.

Wer prüfen will, in welcher Weise und an welchen Stellen des Körpers ein Ersatz für die roten Blutkörperchen stattfindet, die im Kreislauf ihre Rolle ausgespielt haben und zerfallen, kommt am leichtesten zum Ziel, wenn er auf experimentellem Wege den Prozeß der Bluterneuerung zu einem besonders lebhaften zu machen imstande ist. Man kann dies durch zwei Methoden erreichen, durch welche die Beschaffenheit des Blutes verändert und namentlich das normale Mengenverhältnis der roten Blutkörperchen stark verändert wird. Die eine Methode besteht in starken Aderlässen, die man mehrmals in Pausen von 2—3 Tagen an den Versuchstieren vornimmt. Bei der zweiten Methode injiziert man in die Gefäße chemische Stoffe, welche das Hämoglobin der Blutkügelchen auflösen (wie Toluylendiamin, Jodeyan, Acetylphenylhydrazin).

In beiden Fällen wird die Qualität des Blutes in erheblicher Weise verändert; die geformten Bestandteile werden stark vermindert; auch das Blutplasma erhält eine andere Zusammensetzung, indem nach Aderlässen z. B. sein Quantum durch Aufsaugung von Gewebesäften bald wieder zunimmt. Die veränderte Blutqualität aber wirkt als Reiz für eine Reihe von formativen Prozessen, durch welche die normale Beschaffenheit des Blutes allmählich wieder hergestellt wird.

Für den Mikroskopiker am leichtesten nachweisbar sind die Vorgänge, welche zu einer raschen Vermehrung der roten Blutkörperchen führen und welche sich bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren besonders im roten Knochenmark nach der Entdeckung von NEUMANN und BIZZOZERO abspielen. Nach wiederholten, ausgiebigen Aderlässen, desgleichen nach Anwendung der oben genannten chemischen Stoffe verändert das Knochenmark in typischer Weise seine makroskopischen Eigentümlichkeiten und seinen histologischen Bau. Es gewinnt eine dunkelrottere Färbung infolge eines größeren Bluteichtums und sticht infolge seiner Hyperämie gegenüber der hochgradigen Anämie aller übrigen Organe in auffälliger Weise ab. (Bei Vögeln nimmt es nach starken Aderlässen häufig eine graue Farbe an.) Es wird weicher und sulziger. Denn die Venenkapillaren haben sich stark erweitert, während das Zwischengewebe reduziert wird. Die Fettzellen in ihm werden kleiner und atrophieren. Besonders aber wandelt sich das Gefäßnetz im Mark zu einem Bildungsherd für zahlreiche neue rote Blutkörperchen um; es wird daher von BIZZOZERO als „ein wahres endovaskuläres Organ der Blutregeneration“ bezeichnet. Man findet nämlich in den erweiterten Venenkapillaren auffallend viele Jugendzustände roter Blutkörperchen, die Erythroblasten (BIZZOZERO) oder Hämatoblasten. Es sind dies Blutkörperchen, die an Größe hinter den normalen etwas zurückstehen und einen kugebrunden Kern besitzen, wodurch sie sich besonders bei Säugetieren sofort unterscheiden lassen. In ihrem Stroma ist ferner nur sehr wenig Hämoglobin enthalten, so daß sie sich nur durch geringe Gelbfärbung von Leukozyten unterscheiden. Die Erythroblasten zeichnen sich wie die embryonalen Blutkörperchen durch die Fähigkeit aus, sich durch Teilung zu vermehren. Namentlich 10 bis 15 Stunden nach dem letzten Aderlaß findet man in sehr vielen von ihnen Kernteilungsfiguren und Teilungsstadien.

Erythroblasten kommen zwar zu allen Zeiten im roten Knochenmark vor; ihre Zahl ist aber eine viel geringere. Wie zahlreiche

Forscher, BIZZOZERO, NEUMANN, KORN, DENYS, ELIASBERG, FREIBERG, FOA u. a. in übereinstimmender Weise angeben, wird durch Aderlässe und durch die andern oben erwähnten Eingriffe die Zahl und Vermehrung der Erythroblasten ungemein gesteigert. Im Gegensatz dazu tritt eine starke Abnahme bei hungernden oder sehr abgemagerten oder kranken Tieren ein, so daß Erythroblasten im Knochenmark kaum oder überhaupt gar nicht mehr nachzuweisen sind.

Abgesehen vom Knochenmark ist eine Neubildung roter Blutkörperchen infolge der oben erwähnten Eingriffe auch noch in der Milz von einzelnen Forschern beobachtet worden. Bizzozero findet in ihr viele Teilungsfiguren von Erythroblasten bei den gesehwanzten Amphibien, deren Knochenmark keine Bedeutung für die Blutregeneration im Gegensatz zum Frosch besitzen soll. Nach ELIASBERG treten bei den Säugtieren (Hund) kernhaltige Blutkörperchen und Teilungsstadien von ihnen außer im Knochenmark auch noch in der Milz auf, und zwar hauptsächlich in den intravaskulären Pulpasträngen.

Das allgemeine Ergebnis der mitgeteilten Experimente können wir in den einen Satz zusammenfassen: „Durch Korrelation unbekannter Art wirkt die veränderte Beschaffenheit des Blutes als Reiz auf die blutbildenden Organe ein und regt sie zu vermehrter Tätigkeit an, bis der normale Zustand und dadurch das gestörte Gleichgewicht im Körper wieder hergestellt ist.“

#### e) Harnbildung. Niere.

Entfernung einer Niere hat regelmäßig eine Arbeitshypertrophie der andern Niere zur Folge. Diese hat zuweilen nach längerer Zeit so stark an Größe zugenommen, daß sie das Gewicht von zwei Nieren besitzt. An der Vergrößerung ist weniger die Marksubstanz als hauptsächlich die Rinde beteiligt: „die gewundenen Kanälchen werden breiter, die Epithelien umfänglicher, auch die Gefäßknäuel hypertrophieren“. Man findet eine Zeitlang vom 4. Tage nach der Exstirpation bis in die 4. Woche zahlreichere Kernteilungsfiguren in den Tubuli contorti.

Die das Wachstum verursachenden Momente sind ähnlicher Art wie bei den Kiemen und den Lungen. Bald nach Entfernung der einen Niere tritt an die andere eine erheblich gesteigerte Aufgabe heran, die Entfernung der doppelten Menge der im Blut sich ansammelnden „harnfähigen Substanzen“. Ihre Menge hat ja gegen früher keine Verringerung erfahren, da sie von den Lebensprozessen in allen Organen und Geweben des Körpers abhängt. Die eine Niere wird daher jetzt viel stärker in Anspruch genommen.

Unter außergewöhnlichen Umständen kann fast jedes Organ des Körpers mehr leisten, als seine normale Leistung beträgt; es besitzt, wie man sich ausdrückt, noch eine über seine gewöhnliche Art hinausgehende Reservekraft, die nun noch ausgenutzt wird. So kommt es, daß schon 24 Stunden nach einer Nierenexstirpation täglich die gleiche Harnmenge mit demselben Gehalt an festen Substanzen ausgeschieden wird wie vorher. Durch die Glomeruli muß daher eine größere Menge Harnwasser und durch die Epithelien der Tubuli contorti die doppelte Quantität von Harnstoff usw. hindurchgehen.

In den so veränderten chemisch-physikalischen Verhältnissen haben wir auch hier wieder die Reize zu suchen, welche die Nierenhypertrophie veranlassen. „Es liegt hier“, wie schon ZIEGLER hervorgehoben hat, „ein Fall vor, in welchem eine Zellulation direkt durch die Anwesenheit chemischer Substanzen, welche die Zellen zu erhöhter Tätigkeit anregen, bewirkt wird“. Das korrelative Nierenwachstum wird so lange andauern, bis wieder ein Ausgleich eingetreten ist, d. h. bis die harnsammelnde Oberfläche ohne erhebliche Beanspruchung der Reservekraft wieder der vom Gesamtkörper gebildeten Menge harnfähiger Substanz angepaßt ist.

#### d) Die Leber.

Nicht minder instruktiv sind die von PONEFICK und v. PODWYSZOZI ausgeführten Leberexstirpationen. PONEFICK hat unter Einhaltung einer zweckentsprechenden Operationsmethode ein Viertel, die Hälfte, ja sogar drei Viertel von der Leber zahlreicher Kaninchen weggenommen, ohne schwere, das Leben bedrohende Störungen hervorzurufen. Der Leberrest scheidet nach der Operation Galle weiter ab, was sich an der Färbung der Fäzes zu erkennen gibt, und beginnt bald in ein außerordentlich lebhaftes Wachstum einzutreten. Schon nach wenigen Tagen sind die zurückgebliebenen Lappen unverkennbar vergrößert, wobei ihr Parenchym sehr weich wird; nach 11 Wochen war in einem Fall ein voller Wiederersatz des entfernten Leberteiles eingetreten. Man kann sogar die Wucherungsprozesse in der Leber über einen größeren Zeitraum unterhalten, wenn man einige Zeit nach der ersten noch eine zweite und nach dieser noch eine dritte Exstirpation vornimmt. Daher bemerkt PONEFICK:

„Bei einer Versuchsordnung, welche das kaum Neugebildete immer wieder auszurotten trachtet, betätigt sich der Wachstumstrieb mit solcher Sicherheit und Raschheit, daß das Streben, den Ausfall zu einem dauernden zu gestalten, fort und fort wieder vereitelt wird. Immer von neuem ist er fähig, den zugefügten Verlust wett zu machen.“

In einzelnen Experimenten hat sich der Leberrest auf mehr als das Dreifache des ursprünglichen Umfanges vergrößert. Das Wachstum geht teils von den Leberzellen, teils von den Epithelzellen der Gallenkanälchen aus, welche Stränge bilden und sich weiterhin in Balken von Leberzellen umwandeln. Während man in dem normalen Zustande niemals Kernteilungsfiguren in den Leberzellen findet, treten solche besonders am zweiten und dritten Tage nach der Exstirpation sehr zahlreich auf. Infolgedessen vergrößern sich auch die Leberacini über ihr normales Maß hinaus.

Die Erklärung auch für diese außerordentlichen Wachstumsvorgänge wird in derselben Richtung wie für die Lunge und die Niere zu suchen sein. Auch der Leber werden durch das von Darm und Milz kommende Pfortaderblut bestimmte chemische Stoffe zugeführt, welche in ihr zu Glykogen und Gallenbestandteilen in spezifischer Weise verarbeitet werden. Daher wird nach der Exstirpation eines Teiles der Leber der Rest eine größere Menge spezifischen, zur Verarbeitung bestimmten Materials zu bewältigen haben. Die Leberzellen werden hierdurch zu gesteigerter Tätigkeit und zur Vermehrung so lange gereizt werden, bis wieder ein Ausgleich herbeigeführt ist.



## e) Die Schilddrüse.

Die Untersuchungen des letzten Jahrzehnts haben uns als ein wichtiges Stoffwechselorgan die Schilddrüse kennen gelehrt. Das aus Follikeln ohne Ausführungsgang zusammengesetzte Drüsengewebe nimmt aus dem es so reichlich durchströmenden Blut einzelne Bestandteile auf, die es verändert und im Innern der Drüsenbläschen abscheidet. Durch die wichtige Entdeckung BAUMANNs wissen wir jetzt, daß in den Follikelzellen der Schilddrüse ein eigentümlicher Eiweißkörper gebildet wird, der sich durch einen hohen Gehalt an Jod auszeichnet und daher von ihm den Namen Thyreoiodin (Thyroglobulin) erhalten hat. Durch Fütterungsversuche ist ferner nachgewiesen worden, daß der Jodgehalt der Schilddrüse je nach der Ernährungsweise des Tieres steigen und abnehmen kann; so wächst er z. B. bei Fütterung der Hunde mit Seefischen, bei Genuß von Jodkalium, besonders aber bei Gaben von Schilddrüsenextrakt oder Thyreoiodin. Die Schilddrüse ist also ein Organ, das die Eigenschaft hat, kleinste im Blut zirkulierende Mengen von Jod an sich zu ziehen, an einen Eiweißkörper zu binden und in dieser Form in sich aufzuspeichern.

Indessen ist mit der Absonderung eines Stoffes aus dem Blut und mit seiner Aufspeicherung in den Follikeln die Wirksamkeit der Schilddrüse noch nicht erschöpft. Die in der Schilddrüse neugebildeten und aufgespeicherten Stoffe, wie unter anderem das Thyroglobulin, geraten selbst wieder in den Stoffwechsel hinein, wahrscheinlich durch Vermittlung des Lymphstromes. Denn wie KING nachwies und HORSLEY (1891) u. a. bestätigten, genügt schon ein leichter Druck auf die Drüsenlappen, den Inhalt der Drüsenfollikel in die peripheren Lymphbahnen zu treiben. Demnach bildet die Schilddrüse ein Beispiel für ein Organ mit innerer Sekretion im Sinne von BROWN-SÉQUARD.

Durch die Veränderung der chemischen Beschaffenheit des Blutes kann nun aber die Schilddrüse, wie jedes Stoffwechselorgan, korrelative Prozesse im ganzen Körper hervorrufen, wie uns zahlreiche Experimente und Krankengeschichten gelehrt haben.

Das fast ausschließlich angewandte Verfahren, um in die Funktion der Schilddrüse einen Einblick zu gewinnen, ist die operative Entfernung der Schilddrüse oder die Thyreoidektomie. In sinnreicher Weise ist dieselbe von EISELSBERG noch mit einer Transplantation der Schilddrüse in die Bauchwand kombiniert worden. Ihr Erfolg fällt, wie es von den meisten Experimentatoren dargestellt wird, verschieden aus, je nachdem es sich um eine totale oder eine partielle Entfernung des Organs handelt, und je nachdem man die Operation im jugendlichen oder im vorgerückten Alter ausgeführt hat.

Besonders eingreifend wird die Exstirpation, wenn man außer der Hauptschilddrüse noch alle sogenannten Nebenschilddrüsen (Glandulae parathyreoideae, Epithelkörperchen) entfernt. Diese liegen bei manchen Säugetieren (Hunden) der Schilddrüse unmittelbar dicht an, so daß sie für gewöhnlich absichtlich oder unabsichtlich mit ihr zugleich entfernt werden; bei anderen dagegen liegen sie am Hals von ihr getrennt und mehr oder minder weit entfernt (Kaninchen), so daß der Operateur auf ihre Entfernung besonders achten muß. Die totale Exstirpation in diesem Sinne ist, wenn sie bei jungen Tieren ausgeführt wird, stets eine absolut tödliche Operation, die in wenigen Tagen das Ende herbeiführt. Es

erfolgt unter schweren Störungen im Bereich des Nervensystems, unter allgemeinen Krämpfen und Konvulsionen, wobei die tetanischen Erscheinungen jetzt auf die Entfernung der Epithelkörperchen zurückgeführt werden.

Dagegen hat die Entfernung der Schilddrüse allein bis auf geringfügige Reste, besonders wenn sie im jugendlichen Alter vorgenommen wird, eine eigentümliche und schwere chronische Erkrankung, die Cachexia thyreopriva zur Folge. In den ersten Wochen nach dem Eingriff scheinen die Tiere sich vollständig normal zu verhalten und ganz gesund zu sein. Allmählich aber beginnen sie matt und schläfr-

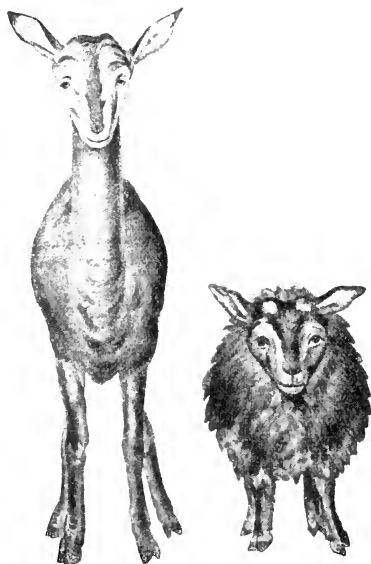


Fig. 458. Einfluß der Schilddrüse auf das Wachstum. Rechts: Vier Monate alte Ziege, welcher am 21. Lebenstage die Schilddrüse total entfernt wurde. Links: Kontrolltier aus demselben Wurf. Nach v. EISELSBERG.

rig zu werden; sie mager ab, wobei ihr Leib aufgetrieben wird, sie bleiben im Wachstum gegen andere gleichaltrige Tiere erheblich zurück. Ihre Haut wird trocken und mit Schuppen und Borken bedeckt; ihre Haare beginnen teilweise auszufallen.

Den Zustand der Cachexia thyreopriva hat man auch beim Menschen eintreten sehen infolge von Kropfexstirpationen, zumal wenn sie vor der Pubertät ausgeführt wurden. Vorher intelligente Kranke verloren ihre geistige Regsamkeit in hohem Grade, blieben im Wachstum zurück, ihre Wärmeregulation war gestört (Kältegefühl), die Haut wurde hart, rau und trocken infolge des Verschwindens der Sekretion; das Unterhautbindegewebe wurde dicker und elastisch, was mit eigenartigen Veränderungen im Bindegewebe zusammenhängt, die man unter dem Namen des Myxödems zusammengefaßt hat.

Der bei Tieren und Menschen beobachtete Stillstand im Wachstum des Körpers beruht hauptsächlich auf Störungen in der Knochenentwicklung. Wie die mikroskopischen Untersuchungen bei jungen Kaninchen gelehrt haben, tritt eine spezifische Degeneration der das Wachstum vermittelnden Epiphysenknorpel ein, bestehend in Herabsetzung der normalen Zellwucherung, in Quellung und Zerklüftung der Grundsubstanz, verbunden mit blasiger Auftreibung der Knorpelöhlen und Schrumpfung, ja sogar teilweisem Untergang der Zellen (Chondrodystrophia thyreopriva, HOFMEISTER).

Auch die Keimdrüsen erfahren auffällige Veränderungen: teilweise Degeneration der Eierstöcke, bei Hühnern abnorme Kleinheit der Eier,

Hypoplasie des Hodens usw. Wie sehr die Exstirpation der Schilddrüse bei jungen Säugetieren das Wachstum und besonders die Entwicklung der langen Röhrenknochen beeinflußt, zeigt die Abbildung zweier Ziegen desselben Wurfs im Alter von vier Monaten (Fig. 158). In Vergleich zur Kontrolle ist die gleichaltrige Ziege, bei welcher die Schilddrüse unter Erhaltung der Epithelkörperchen vollständig entfernt worden war, infolge ihrer stark verkürzten Extremitäten sehr klein geblieben und bietet dabei noch auffällige Veränderungen der Körperform und des Haarleides dar.

Der bei der Cachexia thyreopriva beobachtete Symptomenkomplex zeigt vielfache Beziehungen zu dem Kretinismus und zur „fötalen Rhachitis“ und bietet hierdurch eine Stütze für die Theorie, welche auch jene beiden Erkrankungen von Störungen oder Vernichtung der Funktion der Schilddrüse schon während des intrauterinen Lebens herleitet.

Auf die durch Exstirpation der Schilddrüse hervorgerufenen Zustände wurde an dieser Stelle näher eingegangen, weil nach dem Urteil vieler Forscher in der Cachexia thyreopriva, in der Beeinträchtigung der Hirnfunktionen, in dem Myxödem, in den gestörten Verknöcherungsprozessen usw. wahrscheinlich die Folgen eines gestörten Chemismus oder Stoffwechsels zu erblicken sind. Viele Forscher sind der Ansicht, daß durch Ausschaltung der Schilddrüse das Blut eine veränderte chemische Zusammensetzung erhält, entweder weil wichtige chemische Körper nicht gebildet oder weil schädliche, im Blut zirkulierende Stoffe mehr ausgeschieden und umgewandelt werden, oder weil beides zugleich stattfindet.

Wie Spuren abnormer Substanzen in dem die Zellen umspülenden Medium die Funktion derselben beeinflussen, morphologische Prozesse stören, hemmen und andere an ihrer Stelle hervorrufen, haben uns schon die im Kapitel XX (S. 618—620) angeführten Beispiele gelehrt.

Komte dort gezeigt werden, daß Froschlaryen durch geringe Mengen Schilddrüsensubstanz, die dem Zuchtwasser beigelegt wurden, zu einer beschleunigten Metamorphose gebracht werden, so hat W. SCHULZE (1922) neuerdings ein interessantes Gegenstück zu diesen Fütterungsversuchen dadurch geliefert, daß er Froschlaryen die Schilddrüse vollständig exstirpierte. Die schilddrüsenlosen Tiere wuchsen, soweit sie die Operation überstanden, gut weiter, metamorphosierten aber nicht. So lebte in den Versuchen von SCHULZE ein schilddrüsenloses Tier noch nach einem Jahr in neotonischem Zustand. Eine andere, ebenfalls schilddrüsenlose neotonische Larve begann, als sie Rinderschilddrüse zu fressen bekam, alsbald zu metamorphosieren. Mit Recht schließt SCHULZE aus diesen Experimenten, daß die peripheren Organe und Gewebe des Körpers als Angriffspunkte für die eigentümlichen von der Schilddrüse produzierten Reizstoffe oder Hormone zu betrachten sind, und die Wirkung der durch Fütterung zugeführten Schilddrüsensubstanz nicht etwa durch Vermittlung der arteilgenen Schilddrüsenanlage herbeigeführt wird.

Im gleichen Sinne lassen sich nun auch bereits ältere Beobachtungen und Experimente an Säugetieren verwerten; denn bei ihnen lassen sich ebenfalls die durch totale oder partielle Entfernung der Schilddrüse bewirkten Störungen durch die sogenannte Schilddrüsen-therapie ausgleichen oder wenigstens mildern. Der Verlust der Schilddrüse kann teilweise dadurch ersetzt werden, daß man das operierte Tier mit dem Extrakt von Schilddrüsen füttert, oder ihm ein geeignetes Präparat sub-

kutan zeitweise einverleibt und so dem Stoffwechsel die bei der Schilddrüsenfunktion entstehenden, dem Körper unentbehrlichen Substanzen künstlich zuführt. Noch wirksamer aber als der Schilddrüsenextrakt hat sich die medikamentöse Verwendung der durch BAUMANN in der Schilddrüse entdeckten spezifischen Substanz, des Thyreoglobulin, erwiesen.

Durch Gaben von Schilddrüsensubstanz oder Thyreoglobulin (Substitutionstherapie) kann man auch in günstiger Weise den Kropf, das Myxödem und die Cachexia thyreopriva beeinflussen.

Bei der Substitutionstherapie wird, um eine dauernde Wirkung zu erzielen, unverhältnismäßig viel Schilddrüsensubstanz oder Thyreoglobulin verbraucht. Man erklärt dies in der Weise, daß unter normalen Verhältnissen das in der Schilddrüse gebildete Thyreoglobulin von ihr zurückgehalten und nur langsam im Stoffwechsel aufgebraucht wird, während bei schilddrüsenlosen Tieren das durch den Darm aufgenommene oder subkutan eingeführte Thyreoglobulin nicht lange im Organismus bleibt, sondern bald als solches oder in Form einer anderen organischen Verbindung im Harn ausgeschieden wird (BAUMANN).

Ein Gegenstück zu den durch eine Hypofunktion der Schilddrüse verursachten Krankheitsbildern stellt der beim Menschen, namentlich im weiblichen Geschlecht, ziemlich häufig vorkommende Basedowkropf dar. Die Erkrankung äußert sich namentlich in einer gestörten Wärmeregulation und einer nervösen Übererregbarkeit; sie beruht wahrscheinlich auf einer über die Norm gesteigerten, krankhaften Funktion der Schilddrüse. Durch teilweise operative Entfernung der vergrößerten Schilddrüse sind günstige Heilerfolge erzielt worden.

Zu einigen Bemerkungen gibt noch die partielle Thyreoid-ektomie Veranlassung. Einmal erfahren wir aus den Versuchen, daß eine äußerst geringe Menge von Schilddrüsen- und Nebenschilddrüsen-gewebe genügt, um den tödlichen Ausgang der Operation zu verhüten. Zweitens interessieren uns in diesem Kapitel korrelative Wachstumsprozesse, die auch hier in ähnlicher Weise wie bei einseitiger Entfernung der Niere oder teilweiser Entfernung der Leber beobachtet werden.

Nach BERESOWSKY tritt bei Hunden nach Abtragung des größeren Teils der Schilddrüse eine kompensatorische Hypertrophie des Reststückes ein. Man beobachtet einige Tage nach der Operation Kernteilungsfiguren im Schilddrüsen-gewebe und Neubildung von Follikeln. Doch bleibt hier im Vergleich zur Niere und Leber die Hypertrophie eine sehr geringfügige. Außerdem findet eine kompensatorische Hypertrophie noch an zwei anderen Stellen statt. Einmal vergrößern sich in geringem Grade die Nebenschilddrüsen (GLEY, VERSTRAETEN und VANDERLINDEN). Zweitens beobachtet man nach Wegnahme der Hauptschilddrüse eine charakteristische Umwandlung des Hirnanhanges, der Hypophysis (BOGOWITSCH, STIEDA, HOFMEISTER, GLEY). Ihr Volumen nimmt oft in beträchtlicher Weise zu, so daß die Sattelgrube durch Knochenschwund ausgeweitet wird. Es kann sogar die Drüse bei besonders hohen Graden der Hypertrophie über den Rand der Grube nach außen hervortreten. Ihre Zellen zeigen sich vergrößert: in ihrem Protoplasma sind Vakuolen entstanden. HOFMEISTER zieht hieraus den Schluß, daß die Hypophysis eine ähnliche Funktion wie die Schilddrüse ausübt, und daß sie daher deren Wegfall durch vikariierende Hypertrophie teilweise kompensieren kann. Der Reiz zur Hypertrophie wird in der durch die Wegnahme der Schilddrüse ver-

änderten chemischen Beschaffenheit des Blutes in ähnlicher Weise zu suchen sein, wie für die Nierenhypertrophie in der Vermehrung der harnfähigen Substanzen im Kreislauf.

#### f) Pankreas, Nebenniere, Thymus, Hypophysis usw.

In der Hormonenlehre spielen neben der Schilddrüse auch Pankreas, Nebenniere, Thymus, Hypophysis usw. eine wichtige Rolle und haben zur Vornahme hierher bezüglicher Experimente gedient. Doch hierüber nur einige kurze Bemerkungen. Das Pankreas beeinflußt durch innersekretorische Vorgänge den gesamten Kohlenhydratstoffwechsel, es begünstigt die normale Zuckerverbrennung im Blut und die Glykogenbildung in der Leber. Die Nebenniere sondert ein jetzt auch auf chemischem Wege darstellbares Hormon, das Adrenalin, ab. Dieses wirkt auf alle Gewebe, die vom Sympathikus innerviert werden, ähnlich ein, als ob er selbst gereizt würde; es hilft mit, den Blutdruck in den Gefäßen zu regulieren. Erkrankung der Hypophysis ruft Akromegalie hervor. Das Knochenwachstum wird durch sie angeregt. Entfernung der Thymus bei jungen Säugetieren verzögert die Knochenentwicklung und die normale Ossifikation.

Auf ganz frühen Entwicklungsstadien gelang es LEO ADLER bei jungen Froschlaryn auf galvanokaustischem Wege die Thymus oder die Hypophyse vollständig zu entfernen. Namentlich die Zerstörung der Hypophyse ergab ganz charakteristische Wachstumsveränderungen der operierten Larven, die nicht mehr metamorphosierten und sich zu einer abnormen Größe entwickelten. Die mikroskopische Untersuchung ergab bei ihnen außer dem Fehlen der Hypophyse eine Hypoplasie der Keimdrüsen und starke Entwicklung des Fettkörpers, außerdem abnorme Veränderungen der Schilddrüse. Die Versuche von ADLER sind namentlich deswegen von Interesse, weil sie einmal zeigen, daß die Drüsen mit innerer Sekretion untereinander in vielfachen Korrelationen stehen, und zweitens, weil sich aus ihnen auch Rückschlüsse ziehen lassen auf die wichtige Rolle, die die endokrinen Drüsen schon auf frühen Entwicklungsstadien bei dem embryonalen Wachstum und bei der Differenzierung spielen. Sie bieten daher eine wichtige Stütze für die in den letzten Jahren häufig geäußerte Meinung, daß gewisse Konstitutionsanomalien beim Menschen auf einer krankhaften Funktion einer oder mehrerer endokriner Drüsen beruhen.

Bei der noch immer geringen Kenntnis der unendlich zahlreichen chemischen Vorgänge, die sich in jedem Teil des Körpers abspielen, stehen wir erst am Anfang in der Erforschung des umfangreichen Gebietes, welches dereinst die Lehre von den chemischen Korrelationen im Organismus bilden wird. Denn mit BREDL (1911) kann man wohl sagen: „Jedes Organ, jedes Gewebe, in letzter Linie jede Zelle verändert die Zusammensetzung der Säftemasse und kann durch spezifische Produkte (Hormone) unter Vermittlung des zirkulierenden Blutes auf die übrigen Teile einen bestimmenden Einfluß ausüben.“

Eine treffliche Zusammenfassung der zahlreichen, in den letzten Jahren erschienenen Arbeiten über die endokrinen Drüsen findet der Leser in dem Werk von BREDL: „Innere Sekretion“.

## g) Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere.

Am Schluß des Abschnittes über chemische Korrelationen wollen wir uns noch etwas ausführlicher mit der Frage der sogenannten sekundären Geschlechtscharaktere beschäftigen, welche in den letzten Jahren durch eine Reihe vortrefflicher Untersuchungen in den Vordergrund des Interesses gerückt sind. Außer der Fähigkeit, in verschiedener Richtung differenzierte, als männlich oder weiblich bezeichnete Keinzellen zu bilden, unterscheiden sich die männlichen und weiblichen Individuen bei den mehrzelligen getrenntgeschlechtlichen Organismen noch durch eine ganze Reihe anderer somatischer Kennzeichen, die man zum Unterschied von den primären als sekundäre Geschlechtscharaktere bezeichnet. Dahin gehören die Ausführungswege und die Kopulationsorgane, die der verschiedenen Beschaffenheit und Aufgabe der Keinzellen angepaßt sind und von POLL als genitalsubidiäre Geschlechtsmerkmale den extragenitalen gegenübergestellt werden. Letztere werden auch als sekundäre Geschlechtscharaktere im engeren Sinne bezeichnet. Sie fehlen wohl in keiner getrenntgeschlechtlichen Tier- und Pflanzenart, sind aber namentlich bei den Säugetieren und Vögeln, ferner bei einer Reihe von Insekten, Crustaceen und Würmern besonders stark ausgeprägt.

Um nur einige Beispiele zu nennen, so sei auf die verschiedene Art der Behaarung (Bartwuchs) und auf die unterschiedliche Form des Keldkopfs und die von ihr abhängige höhere oder tiefere Stimmlage beim Menschen, auf die Geweihbildung des Hirsches und des Rehbockes hingewiesen. Bei den Vögeln ist die Befiederung bei den männlichen Tieren meist viel farbenprächtiger als bei den Weibchen, so bei den Hühnern und vor allem bei dem Pfau und Paradiesvogel. Dasselbe ist häufig bei den Schmetterlingen der Fall, wo in vereinzelt Fällen die Weibchen zum Unterschied von den Männchen flügellos sind. Das merkwürdigste Beispiel von Geschlechtsdimorphismus ist bei dem Wurm *Bonellia viridis* bekannt, wo die ganz anders gebauten, viel kleineren Männchen im Darm der Weibchen schmarotzen.

Daß häufig zwischen den sekundären Geschlechtscharakteren und den Geschlechtsdrüsen ein korrelativer Zusammenhang besteht, ist schon lange bekannt. Dafür spricht die Tatsache, daß oft erst die volle Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere mit der Geschlechtsreife, der Pubertät, zusammenfällt, ferner die bereits im Altertum bei Mensch und Tier geübte Kastration mit ihren die äußeren Geschlechtsmerkmale in Mitleidenschaft ziehenden Folgeerscheinungen.

Eine große Reihe von Experimenten lassen sich zugunsten der Anschauung anführen, daß die Keimdrüsen durch spezifische Hormone die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere in vielen Fällen zu beeinflussen vermögen. Kastriert man junge Hühner, so entwickelt sich bei ihnen wohl das farbenprächtige Gefieder, nicht aber die zu den sekundären Geschlechtscharakteren gehörenden Kämme und Halslappen. Implantiert man nun den als Kapaune benannten Kastraten, wie BERTHOLD getan hat, Hodenstückchen an geeigneten Körperstellen entweder subkutan oder in die Bauchhöhle, so beginnen die Kämme und Halslappen wie beim normalen Hahn zu wachsen. Kastriert man umgekehrt Hennen, so werden, wie GOODALE berichtet, dieselben hahnenfedrig, d. h. sie entwickeln das Federkleid, das sonst nur den männ-

lichen Individuen zukommt. Denselben Vorgang kann man übrigens ab und zu auch bei alten Hennen beobachten, die im vorgerückten Alter, wenn die Eientwicklung im Ovar aufhört, bei der Mauserung in der neu sich bildenden Befiederung dem Hahne ähnlich werden. Aus solchen Beobachtungen darf man wohl schließen, daß vom Ovar ein Hormon gebildet wird, das auf die Ausbildung des farbigen Federkleides hemmend einwirkt.

Von großer Beweiskraft für die Wirkung einer inneren Sekretion auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere sind ferner die sorgfältigen Versuche von NUSSBAUM und seinen Schülern MEYNS und HARMS, sowie MEISENHEIMERS Versuche an Froschmännchen. Bekanntlich besitzen diese ein sehr charakteristisches Geschlechtsmerkmal in der Daumenschwiele, welche sich im Herbst zu bilden beginnt, in der Brunst im Frühjahr den höchsten Grad der Ausbildung erreicht und nach der Laichzeit bald zu schwinden beginnt. Die Schwiele ent-

Fig. 459.



Fig. 460.

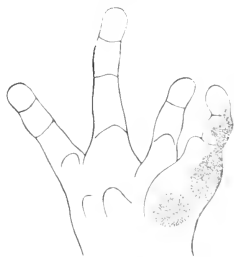


Fig. 461.

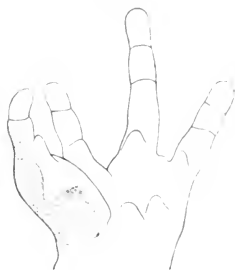


Fig. 459. Hand eines im September 1909 kastrierten und am 21. Oktober 1910 getöteten männlichen Frosches. Nach MEISENHEIMER.

Fig. 460. Hand eines männlichen Frosches, der im Januar 1910 kastriert, im Herbst 1910 mit Hodenimplantationen versehen und am 21. Oktober 1910 getötet wurde. Nach MEISENHEIMER.

Fig. 461. Hand eines männlichen Frosches, der im September 1909 kastriert, im Herbst 1910 mit Eierstocksimplantationen versehen und am 21. Oktober 1910 getötet wurde. Nach MEISENHEIMER.

steht durch starke Verdickung eines Hautbezirks, welcher stark gewucherte Drüsen und reichlich pigmentierte Epithelhöcker zeigt. An kastrierten Froschen schwindet sie in kurzer Zeit fast vollständig und entwickelt sich zur Fortpflanzungsperiode auch bei bester Ernährung der Versuchstiere nicht wieder (Fig. 459). Dagegen kommt ihre Ausbildung sofort wieder in Gang, wenn kleine Hodenstücke dem Frosch implantiert werden (Fig. 460). Da bei gelungener Transplantation außer Blutgefäßen auch Nerven in das überpflanzte Hodengewebe einwachsen, kann ein Zweifel bestehen, wie er auch von PELÜGER geäußert worden ist, ob bei der neu hervorgerufenen Ausbildung der Daumenschwiele Nerveneinflüsse oder vom transplantierten Hoden ausgeschiedene Reizstoffe das ausschlaggebende Moment sind. Zugunsten der Hormone hat NUSSBAUM die Frage durch eine einfache Variation des Experiments entschieden, indem er Hodensubstanz in Lymphsäcke des Frosches einführte, in welchen sie nicht anwachsen kann und allmählich resorbiert

wird. Unter diesen Umständen war ja eine Beeinflussung auf nervösen Wegen vollkommen ausgeschlossen.

Dieselbe Wirkung wie durch Transplantation von Hodenstücken kann übrigens der Experimentator, wie MEISENHEIMER gezeigt hat, dadurch erzielen, daß er kastrierten Froschmännchen Substanz vom Eierstock in den Lymphsack überträgt. Auch in diesem Falle war, wie MEISENHEIMER beschreibt, die Einwirkung auf die uns hier interessierenden Organe eine ganz unverkennbare. Wie Fig. 461 lehrt, kann die Ausbildung der Daumenschwiele ebenso gut wie durch Substanz vom Hoden durch Ovarialsubstanz wieder angeregt werden. Im übrigen wird durch die Hormone der experimentell in den Lymphsack gebrachten Keimdrüsen auch der psychische Trieb zur Umklammerung des Weibchens, der infolge der Kastration aufgehoben ist, wieder von neuem ausgelöst.

Besonders beweisend für die Wirksamkeit sogenannter Sexualhormone auf die Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere sind die schönen Versuche von STEINACH und seiner Mitarbeiter geworden, die in den letzten Jahren berechtigtes Aufsehen erregt haben. STEINACH hat neben der Kastration gleichzeitig auch in ausgedehntem Maße die Transplantation von Hoden und Eierstock bei Tieren angewandt und dadurch bei den Kastraten eine Neubildung der verloren gegangenen sekundären Geschlechtscharaktere erzielen können. Er hat durch die transplantierten Geschlechtsdrüsen die kastrierten Tiere, wie er sagt, feminiern und maskulieren können, wobei nicht nur körperliche Merkmale, sondern auch das psychische Verhalten sich als stark beeinflussbar erwies. Von besonderem Interesse ist es aber, daß es STEINACH als erstem gelang, Ovarien auf männliche Tiere, Hoden auf Weibchen erfolgreich zu transplantieren, indem er die zu diesem heterologen Transplantationsversuch zu verwendenden Tiere vorher kastrierte. Versucht man nämlich, einem normalen Männchen ein Ovarium zu implantieren, so geht die transplantierte heterologe Keimdrüse sogleich zugrunde, heilt dagegen im Kastraten ein. Es zeigt dies deutlich, daß das Hormon der normalen Keimdrüse das Wachstum der heterologen implantierten Keimdrüse verhindert. Kastriert man aber vorher das betreffende Tier, entfernt damit also das wachstumhemmende Hormon, neutralisiert gleichsam das Männchen oder Weibchen, wie STEINACH sagt, so heilt die transplantierte heterologe Keimdrüse ein und kann ihre geschlechtsspezifische Wirksamkeit entfalten.

STEINACH hat nun gezeigt, daß die in ein jugendliches kastriertes Männchen der Ratte oder des Meerschweinchens implantierten Ovarien das Männchen in bezug auf seine Körpergröße und Körperform, seinen Haarwuchs, die Ausbildung der Brustdrüsen und seines Geschlechtstriebs feminiern. Besonders auffällig äußert sich die Wirksamkeit des Ovariums auf die Brustdrüsen. Dieselben wuchern stark, stärker sogar als beim jungfräulichen Weibchen, so daß sie sogar Milch produzieren können. Das feminierte Männchen säugt daher sogar Junge, genau so wie ein Weibchen, das eben geboren hat; das feminierte Männchen zeigt somit auch in seinem psychosexuellen Verhalten weibliche Eigenschaften. Im Gegensatz hierzu maskulieren die in ein jugendliches kastriertes Weibchen implantierten Hoden das Weibchen, das die Größe des Männchens erreicht. Sein Haarkleid ist grob wie beim normalen Männchen; seine Brustdrüsen bleiben unentwickelt; die Clitoris wächst,



wie LIPSCHÜTZ beobachtet hat, zu einem penisartigen Organ heran. Das maskulierte Weibchen weist ferner einen deutlichen männlichen Geschlechtstrieb auf. Implantiert man schließlich einem Meerschweinchenmännchen gleichzeitig Hoden und Eierstock, so wird das Tier zu einem richtigen Zwitter. Es wird von der Größe eines normalen Männchens, aber säugt Junge; es wechseln Perioden männlicher und weiblicher Erotisierung bei ihm ab.

Die interessanten Versuche von STEINACH an Säugetieren sind neuerdings auch von GOODALE am Huhn erfolgreich mit demselben Resultat durchgeführt worden. Ein von ihm im Alter von drei Wochen nach Kastration durch Ovariimplantation feminisiertes Hähnchen wies nach zwei Monaten ein Federkleid von weiblichem Charakter auf; Kamm und Sporen waren in ihrem Wachstum verzögert.

Die an Tieren erzielten Ergebnisse wurden von STEINACH und LICHTENSTEIN mit Erfolg dazu benutzt, um auch beim Menschen die Folgeerscheinungen einer fehlenden oder fehlerhaften innersekretorischen Funktion der Geschlechtsdrüsen auszugleichen. Einem infolge Hodenerkrankung kastrierten Manne wurde der Hoden eines anderen Individuums implantiert mit dem Erfolg, daß die Folgeerscheinungen der Kastration ausblieben. Einem homosexuellen Patienten, der neben der gestörten Libido sexualis auch deutliche körperliche Merkmale des anderen Geschlechts besaß, wie vollentwickelten gewölbten Busen, Ausladung der Hüften, weibliche Form der Behaarung, wurde nach Kastration der fehlerhaft funktionierenden Hoden der Hoden eines normal sexuellen Mannes implantiert. Es trat bei dem Patienten eine vollkommene Maskulierung in psychosexueller und in körperlicher Richtung ein.

STEINACH untersuchte ferner die transplantierten Keimdrüsen histologisch und fand, daß infolge der Schädigung durch die Transplantation die eigentlichen Keimzellen, die Spermiden und Eizellen, größtenteils zugrunde gehen, daß dagegen das sogenannte interstitielle Gewebe des Hodens und des Ovars, sowie die Follikelzellen desselben gut erhalten bleiben. Er zieht aus diesen Befunden den Schluß, daß die interstitiellen Gewebeelemente und nicht die eigentlichen Keimzellen das spezifische Sexualhormon produzieren, und gibt ihnen im Gegensatz zu den generativen Elementen den Namen „Pubertätsdrüse“. Zu der gleichen Annahme sind u. a. ferner BOVIN und AXCEL, sowie GROSS und TANDLER durch folgende Beobachtungen geführt worden. Werden die Keimdrüsen mit Röntgenstrahlen intensiv bestrahlt, so leiden vorwiegend die Keimzellen, nicht dagegen die interstitiellen Zellen. Die bestrahlten Individuen werden zwar steril, produzieren keine reifen Geschlechtszellen mehr, werden aber nicht zu Kastraten, verlieren nicht die Libido sexualis und die sekundären Geschlechtscharaktere, weil eben das innersekretorische Zwischengewebe intakt bleibt. Zu demselben Ergebnis führte die Untersuchung kryptorcher Hoden, wo gleichfalls die Samenelemente schwer geschädigt, das interstitielle Gewebe dagegen normal ist. Die Folge davon ist Sterilität bei normal entwickelten sekundären Geschlechtscharakteren.

Gegen die Lehre, daß die innersekretorische Funktion der Keimdrüsen nicht den eigentlichen Geschlechtszellen zukommt, hat sich neuerdings STEVE ausgesprochen. Er zieht die Beweiskraft der soeben angeführten Experimente in Zweifel, da durch sie die Keimzellen geschädigt, doch nie wirklich restlos zugrunde gegangen seien. Die Frage be-

darf wohl noch weiterer klärender Untersuchungen. Wie aber die Entscheidung ausfallen mag, so viel ergibt sich aus all den soeben angeführten Kastrations- und Transplantationsversuchen mit voller Deutlichkeit, daß die Keimdrüsen durch spezifisch wirksame Hormone die Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere in hohem Maße beeinflussen können. Ja STEINACH und ebenso GROSS und TANDLER sind geradezu zu der Vorstellung geführt worden, daß das Soma im Unterschied zu den Geschlechtszellen im Anfang der Ontogenese asexuell sei. Daß tatsächlich durch die verschiedene Wirkung der männlichen oder weiblichen Sexualhormone Speziescharaktere, die ursprünglich in beiden Geschlechtern der Anlage nach gleiche sind, zu den im männlichen und weiblichen Geschlecht verschiedenen, sogenannten sekundären Geschlechtscharakteren werden können, diese Tatsache illustriert besonders schön folgende Beobachtung, die man an Schafen angestellt hat.

Bei den Schafen gibt es drei verschiedene Varietäten, die wir der Kürze nach als a, b, c bezeichnen wollen. a ist in beiden Geschlechtern hornlos; bei b sind die Weibchen hornlos, die Männchen dagegen gehörnt, die c-Varietät besitzt zwar nur gehörnte Individuen, doch sind die Männchen mit kräftigeren, größeren Hörnern versehen als die Weibchen. Kreuzungsversuche haben nun ergeben, daß der a-Varietät in beiden Geschlechtern die Fähigkeit zur Hornbildung ganz abgeht, daß dagegen die phänotypisch ungehörnten Weibchen der b-Form latent die Eigenschaft für Hornbildung besitzen, denn mit dem phäno- und genotypisch ungehörnten Männchen der a-Form gekreuzt ergeben sie hornlose Weibchen und gehörnte Männchen. Bei den drei Varietäten ist also der Speziescharakter der Hornbildung bei der a-Form gar nicht entwickelt, bei der b- und c-Varietät dagegen in verschiedener Stärke vorhanden, die bei b noch nicht genügt, die Weibchen auch phänotypisch gehört erscheinen zu lassen, bei c dagegen auch dem Weibchen Hörner verleiht. Kastrationsversuche der Männchen der b- und c-Form haben andererseits ergeben, daß die Entfernung der Hoden die Hornausbildung stets auf den weiblichen Grad reduziert, in der c-Form die Hörner kleiner werden läßt, in der b-Form ganz zum Verschwinden bringt. Aus beiden Versuchsreihen, dem Kreuzungsexperiment und der Kastration, ergibt sich nun folgendes Bild, wie in beiden Geschlechtern aus einem der Anlage nach gleichen Speziescharakter durch den Einfluß spezifischer Sexualhormone sekundäre Geschlechtscharaktere werden können. Das Hormon der männlichen Keimdrüse ist bei der a-Form natürlich unwirksam, da hier ja die idioplasmatische Anlage für Hornbildung fehlt, bei b dagegen fördert es die latente Anlage so, daß sie sichtbar und dadurch zu einem sekundären Geschlechtscharakter des Männchens wird. Bei der c-Form genügt die idioplasmatische Anlage allein schon zur Hornbildung, die Hormonwirkung bedingt nur eine kräftigere Ausbildung der Hörner beim Männchen, die dadurch ebenfalls zu einem sekundären Geschlechtsmerkmal werden. Schließlich gibt es noch nahe verwandte Arten, wo beide Geschlechter gleich starke große Hörner besitzen. Hier ist also die Hornbildung ausschließlich als Speziescharakter zu bezeichnen; dem männlichen Hormon ist hier keine Gelegenheit mehr gegeben, die idioplasmatische Anlage im Wachstum noch weiter zu fördern und aus einem reinen Speziescharakter einen sekundären Geschlechtscharakter zu machen.

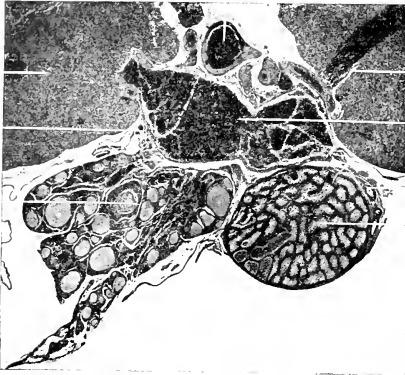
Wie sich aus unserer Zusammenstellung ergibt, besteht zweifelsohne

die Anschauung von STEINACH, GROSS und TANDLER zu Recht, daß ursprüngliche Speziescharaktere durch den verschiedenen Einfluß der männlichen oder weiblichen Sexualhormone zu sekundären Geschlechtscharakteren werden können; verfehlt dagegen ist ihre weitere Folgerung, daß das Soma asexuell sei. Aus theoretischen Gründen müssen wir diese Lehre zurückweisen, die wieder zwischen Soma und Keimplasma im Sinne von WEISMANN einen Gegensatz schafft, der nach der hier vertretenen Theorie der Biogenese nicht vorhanden ist. Wie schon im XVIII. Kapitel angeführt worden ist, enthalten alle Zellen des Organismus, wenn wir vielleicht von den wenigen Fällen absehen, wo eine Diminution des Kernmaterials beobachtet wurde, das volle Idioplasma. Danach müssen also alle Somazellen genau so der Anlage nach sexuell differenziert sein, wie die Zellen, aus denen sich im Laufe der Entwicklung die männlichen oder weiblichen Gameten bilden. Tatsächlich hat die experimentelle Forschung die Richtigkeit dieser Anschauung bestätigt.

Besonders beweiskräftig sind in dieser Hinsicht die Kastrations- und Transplantationsversuche an Schmetterlingen, wie sie OUDEMANS, KELLOG, MEISENHEIMER und KOPF vorgenommen haben. Stets ergab sich übereinstimmend, daß im Gegensatz zu den bisher besprochenen Versuchen an Vertebraten die Geschlechtsdrüsen bei den Schmetterlingen keinerlei Einfluß auf die Ausprägung der sekundären Geschlechtsmerkmale haben. Von MEISENHEIMER und KOPF wurden erfolgreich Transplantationen ausgeführt, und zwar wurden Hodenanlagen in weibliche kastrierte Raupen und Eierstöcke in männliche Exemplare transplantiert und zur Einheilung gebracht. In den meisten Fällen entwickelten sich diese Keimanlagen im heterologen Organismus ungestört weiter und lieferten reife Gameten. Trotzdem zeigen sich die sekundären Geschlechtscharaktere durch das heterologe Transplantat gänzlich unbeeinflusst; es entstanden so Tiere mit Eierstöcken anstelle der Hoden, sonst aber mit wohlausgeprägten sekundären männlichen Sexualcharakteren und deutlichem männlichen Geschlechtstrieb; und andererseits äußerlich typisch weibliche Tiere, die aber keine Ovarien, sondern Hoden besaßen.

Um den Einwand zu widerlegen, daß durch eine ganz frühzeitig im Embryonalleben erfolgende innere Sekretion die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere in männlicher oder weiblicher Richtung bereits fixiert sei, entfernte MEISENHEIMER gleichzeitig mit den Keimdrüsen auch die Flügelanlagen, um sie zur Regeneration zu veranlassen. Es zeigte sich, daß sogar in den Fällen, wo die Regeneration unter Gegenwart einer heterologen transplantierten Keimdrüse erfolgte, niemals ein Einfluß derselben auf die Art des Regenerats zu bemerken war. Bei einem ursprünglich weiblichen Tiere bildeten sich wieder typisch gebaute weibliche Flügel, und umgekehrt bei einem kastrierten Männchen die charakteristischen Flügel der männlichen Falter. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß bei den Schmetterlingen im Gegensatz zu den Wirbeltieren die Geschlechtsdrüsen keinerlei Einfluß auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere haben; diese verdanken vielmehr ihre Entwicklung genau so wie die primären Geschlechtscharaktere einer idioplasmatisch bedingten geschlechtlichen Differenzierung des bei ihrer Ausbildung beteiligten Zellmaterials. Die Keimzellen und die Somazellen eines jeden Individuums sind in übereinstimmender Weise in männlicher oder weiblicher Richtung idioplasmatisch differenziert.

Zu demselben Ergebnis führten die interessanten Untersuchungen von DEWITZ sowie von STECHE und dessen Schüler GEYER. Bei den



Schmetterlingen sowie einigen anderen pflanzenfressenden Insekten ist die Lympflüssigkeit bei den weiblichen Tieren infolge ihres Gehalts an Chlorophyll grün gefärbt, bei den Männchen dagegen läßt sich in der Lymphe kein Chlorophyll mehr

Fig. 462. Querschnitt durch die beiden Keimdrüsen eines hermaphroditen Dompfafs, der in Fig. 463 in der Mitte abgebildet ist. Nach H. POLL. Rechts ist die Keimdrüse ein typischer Hoden (*t*), links ein typischer Eierstock (*ov*).

nachweisen; ihre Farbe ist dementsprechend nur schwach gelblich. Wie STECHE nachgewiesen hat, beruht der Farbunterschied zwischen beiden Geschlechtern darauf, daß die männlichen Darmzellen das Chloro-



Fig. 463. In der Mitte der Figurentafel ist ein Dompfaff (*Pyrrhula europaea*) mit Hermaphroditismus bilateralis, auf seiner linken Seite ein normales Männchen, auf der rechten Seite ein normales Weibchen vom Dompfaffen zum Vergleich abgebildet. Nach H. POLL.

phyll der Nahrung ganz abbauen, dagegen den weiblichen Darmzellen diese Fähigkeit abgeht. Auch diese sexuelle Verschiedenheit der Somazellen kann nicht durch Kastration oder Transplantation irgendwie beeinflußt werden.

Einen weiteren Beweis, daß auch die Somazellen sexuell differenziert sind, liefern uns die Halbseitenzwitter bei Vögeln. Besonders interessant ist ein Fall von Hermaphroditismus *versus* bilateralis, welchen POLL beim Dompfaffen (*Pyrrhula europaea*, Fig. 463) beobachtet und auch histologisch genauer untersucht hat. Auf der rechten Körperseite ist ein typischer Hoden (Fig. 462 f) mit verschiedenen Stadien der Spermio-genese in dem mehrschichtigen Epithel der Tubuli seminiferi, links dagegen ein ebenso gut ausgeprägtes Ovarium (*ov*) mit jüngeren und älteren Eifollikeln vorhanden. Die innere Zwitterigkeit hat aber auch äußerlich in diesem Fall einen deutlichen Ausdruck in der verschiedenen Beschaffenheit des Gefieders gefunden. Wie die Zusammenstellung auf Fig. 463 lehrt, unterscheiden sich männliche und weibliche Dompfaffen voneinander in ihrer Färbung. Während beim Männchen die Bauchseite leuchtend rot gefärbt ist, zeigt sie beim Weibchen eine graubraune, hier und da mit Weiß durchsetzte Befiederung. Der zwischen beiden abgebildete Halbseitenzwitter gleicht nun entsprechend der verschiedenen Beschaffenheit seiner Keimdrüsen in dem Aussehen seines Gefieders in der linken Körperhälfte dem Weibchen, in der rechten dem Männchen. Bei dem hermaphroditen Dompfaffen haben also die Hormone der rechten männlichen und der linken weiblichen Geschlechtsdrüse Gelegenheit, auf dem Blutwege alle Zellen des Organismus zu beeinflussen. Wären diese alle gleichartig, nach der Theorie STEIN VENS und TANDLERS asexuell, so müßten sie alle gleichmäßig durch die im Blute vermischten Hormone, je nach dem Überwiegen der männlichen oder weiblichen, in einer bestimmten Richtung beeinflußt werden. Das ist nun aber nicht der Fall, vielmehr haben sich die Zellen der einen Körperhälfte, die den Hoden enthält, in männlicher, die Zellen der anderen Körperhälfte in weiblicher Richtung differenziert, ein sicherer Beweis, daß sie schon ebenso wie die Generationszellen in männlicher oder weiblicher Richtung der Anlage nach verschieden, sind und daß höchstens diese primäre, im Idioplasma der Zellen begründete Verschiedenheit durch die Hormonwirkung in bestimmter Richtung noch gesteigert werden kann.

Seitdem die Heterochromosomen entdeckt sind, hat die Lehre, daß ebenso wie die Geschlechtszellen auch die Somazellen vom befruchteten Ei ab in männlicher oder weiblicher Richtung idioplasmatisch beeinflußt sind, ihre morphologische Grundlage erhalten. Hat man doch nachweisen können, daß in den somatischen Mitosen bei Insekten und Würmern die weiblichen Embryonen sich durch den Besitz eines paarigen Heterochromosoms von den männlichen Tieren, denen nur ein unpaariges Heterochromosom zukommt, unterscheiden. Daß der in beiden Geschlechtern verschiedene Gehalt an jener Kernsubstanz, die in dem Heterochromosom enthalten ist, nicht nur die primären Geschlechtscharaktere bestimmt, sondern gleichzeitig auch die somatischen Zellen in verschiedener Weise beeinflußt und damit die sekundären Geschlechtscharaktere hervorruft, ist auf verschiedene Weise denkbar, doch soll die Frage an dieser Stelle nicht weiter erörtert werden, da wir auf sie im Kapitel XXVI über Geschlechtsbestimmung (man vergleiche den Abschnitt über die Mutanten von *Drosophila*) noch einmal zurückkommen werden.

Wenn wir nunmehr kurz die hier angeführten Tatsachen über die Entstehung der sekundären Geschlechtscharaktere zusammenfassen, so ergibt sich folgendes Bild: Wir müssen zweierlei genetisch verschiedene Arten von sekundären Geschlechtscharakteren auseinhalten. Die einen entwickeln sich aus einer ursprünglich indifferenten, in beiden Geschlechtern gleichmäßig vorhandenen idioplasmatischen Anlage unter dem Einfluß bestimmter Hormone, die von den sexuell differenten Keimorganen produziert in männlicher oder weiblicher Richtung ihre Wirksamkeit entfalten. Die zweite Kategorie von sekundären Geschlechtscharakteren verdankt ihren Ursprung einer sexuellen Verschiedenheit der Somazellen, die ebenso wie diejenige der primären Geschlechtscharaktere mit dem Moment der Befruchtung idioplasmatisch fixiert ist; sie sind von R. HERRWIG daher als konkordante Geschlechtscharaktere bezeichnet worden. Schließlich ist auch noch der Fall denkbar, daß gewisse sekundäre Geschlechtscharaktere, obgleich schon idioplasmatisch in männlicher oder weiblicher Richtung determiniert, doch zu ihrer vollen Ausbildung des adäquaten Hormons bedürfen.

Wir sehen also an dem Beispiel der sekundären Geschlechtscharaktere auf das deutlichste, wie bestimmte Eigenschaften der Organismen das Resultat ganz verschiedener Ursachen sein können, die wir am Anfang des XVII. Kapitels als innere Faktoren in weiterem und engerem Sinne unterschieden haben. Auf die im Organismus der Zelle enthaltenen, vorwiegend idioplasmatisch bedingten inneren Faktoren des Entwicklungsprozesses wird noch im XXV. Kapitel näher eingegangen werden.

## 2. Mechanische Korrelationen (Mechanomorphosen).

Wie Zug und Druck, von außen auf die Organismen einwirkend, in ihnen Reaktionen hervorrufen, die zur Entstehung der im XIX. Kapitel besprochenen mechanischen Gewebe und Organe führen, so kommt es auch im Innern des Körpers selbst zwischen den einzelnen Organen zu mechanischen Wechselwirkungen, als deren Folge sich bestimmte Einrichtungen ausbilden.

Je nachdem sich hierbei die einzelnen Organe mehr aktiv oder passiv verhalten, lassen sich auch die mechanischen Korrelationen in zwei Gruppen einteilen, in die Mechanomorphosen aktiv beweglicher und in die Mechanomorphosen passiv bewegter Organe und Gewebe.

### a) Mechanomorphosen aktiv beweglicher Organe und Gewebe.

Aktiv ist die Formveränderung der Organe, wenn sie kontraktile Elemente, die Muskelfasern, enthalten, welche sich auf irgendeinen Reiz in einer Richtung stark verkürzen und in der anderen Richtung an Dicke entsprechend gewinnen. Durch ihre Anordnung rufen die kontraktilen Elemente auch wieder zwei Einrichtungen hervor. Entweder liegen sie haufenweise zu Bündeln angeordnet beisammen und bilden so besondere motorische Arbeitsorgane des Körpers, die quergestreiften, willkürlich beweglichen Muskeln, oder sie sind in die Wand von Hohlorganen, von Schläuchen und Blasen, eingebettet und bedingen durch ihre Kontraktion oder Erschlaffung eine Volumenveränderung, eine Verengung oder Erweiterung der betreffenden Hohlräume.

Es ist nun eine den Naturforschern und Ärzten allbekannte Tatsache, daß alle muskulösen Organe der mechanischen Arbeit, welche sie im Körper zu verrichten haben, auf das genaueste angepaßt sind. Die Nackenmuskeln eines Säugetieres, dessen Kopf durch mächtige Gehör- und Hörnerbildungen stark belastet ist, sind dementsprechend viel kräftiger ausgebildet als beim Menschen, bei welchem sich die Nackenmuskeln unter ganz anderen Bedingungen befinden. Auf die Korrelation, die bei den Flugvögeln zwischen der enormen Entwicklung der Brustmuskulatur und dem Gebrauch der vorderen Extremität als Flugwerkzeug besteht, wurde schon an anderer Stelle die Aufmerksamkeit gelenkt. Überall bei den Tieren sehen wir, daß nach den zu bewegenden Teilen des Körpers sich die Größe und die Form der zu ihnen gehörenden Muskeln von selbst reguliert dadurch, daß die Zahl und Stärke der kontraktiven Elemente, entsprechend der Größe der zu bewältigenden Widerstände, zu- oder abnimmt.

Genau wie Muskeln des Skeletts verhalten sich auch die muskulösen Hohlorgane. Die Ausbildung des Muskelgewebes in den einzelnen Abschnitten des Gefäßsystems, des Darmkanals usw. erfolgt ebenfalls in harmonischer Beziehung zu der mechanischen Arbeit, welche in den einzelnen Abschnitten zu leisten ist. Das Muskelgewebe ist daher auch in ausgedehntem Maße zu Veränderungen fähig, wenn sich die mechanischen Bedingungen ändern, unter denen seine Arbeit vor sich geht; es wird kräftiger entwickelt, wie durch zahlreiche Experimente und Krankengeschichten in eklatanter Weise über allen Zweifel sichergestellt ist, an allen Stellen, wo Hohlorgane ihren Inhalt nur unter Hindernissen entleeren können, so beim Magen, wenn der Pylorus verengt ist; am Darm oberhalb pathologischer Strikturen; bei der Blase infolge von Prostatahypertrophie und anderen die Harnentleerung erschwerenden Zuständen; beim Herzen, wenn es besondere Stromhindernisse zu bewältigen hat, welche entweder durch Klappenfehler oder durch Erkrankungen der Arterienwandungen hervorgerufen sind.

Überall spielt sich die durch mechanische Ursachen hervorgerufene Korrelation etwa in folgender Weise ab. In allen muskulösen Hohlorganen ziehen sich ihre Muskelemente zusammen, wenn sich in ihren Hohlräumen Inhalt ansammelt, und wenn dadurch die Wandung über das gewöhnliche Maß hinaus gespannt und gereizt wird. Bei Vorhandensein von Hindernissen reicht der gewöhnliche Reiz und die durch ihn hervorgerufene Muskelaktion zur Entleerung nicht aus. Es kommt daher zu stärkerer Anhäufung des Inhaltes, zu erhöhter Ausspannung der Magen-, Darm-, der Blasen- und Herzwand. Die Muskelemente werden infolgedessen stärker und häufiger gereizt, bis sie durch erhöhte Arbeitsleistung unter Benutzung ihrer Reservekraft das Hindernis überwinden und den vermehrten Inhalt entleeren. Die weitere Folge der stärkeren Inanspruchnahme ist dann die eintretende Hypertrophie der Muscularis.

Nach diesem Prinzip kann sich die Wandung des Gefäßsystems den verschiedenen Aufgaben, welche es in seinen verschiedenen Abschnitten bei gelegentlich auftretenden Störungen zu ihrer Beseitigung zu erfüllen hat, in besonders feiner Weise anpassen. Der Blutstrom modelliert gewissermaßen die Weite seiner Kanäle und die wechselnde Dicke seiner Wandungen in den verschiedenen Abschnitten seines Laufes selbst. Hierbei kommen einige histomechanische Prinzipien zur Geltung, welche TUOMA in seiner Histomechanik des Gefäßsystems in die Sätze zu-

sammengefaßt hat: „Strombeschleunigung führt zu einer Erweiterung, dagegen Stromverlangsamung zu einer Verengung der Gefäßlichtung.“ „Das Dickenwachstum der Gefäßwand ist abhängig von der Wandspannung, diese von dem Blutdruck und dem Gefäßdurchmesser.“

Das Anpassungsvermögen der Gefäßwand an die ihr gestellten Aufgaben offenbart sich am lehrreichsten unter pathologischen Verhältnissen. Wenn infolge irgendeines Klappenfehlers oder eines an anderer Stelle gelegenen Hindernisses die linke oder die rechte Herzkammer stärker mit Blut gefüllt und dadurch über die Norm ausgeweitet (dilatiert) wird, so wächst der endokardiale Blutdruck. Dieser ruft wieder eine Vermehrung der systolischen Energie des Herzmuskels hervor und als weitere Folge eine Arbeitshypertrophie, durch welche unter Umständen die im Gefäßsystem vorhanden gewesene Störung vollständig kompensiert werden kann.

Erhebliche Veränderungen in der Gefäßbahn, die sich in verhältnismäßig kurzer Zeit abspielen, werden durch Unterbindung eines größeren Gefäßes hervorgerufen. Aus unscheinbaren Kollateralästchen, die oberhalb der Ligatur gelegen, in das anämisch gewordene Gebiet führen, entwickeln sich ziemlich rasch Gefäße von stärkerem Kaliber, mit dickeren Wandungen und mit einem ihrer Dicke entsprechenden histologischen Bau. Auch hier ist wieder die Ursache für alle diese verwickelten Prozesse in den veränderten mechanischen Verhältnissen der Blutzirkulation gemäß den oben aufgestellten Gesetzen zu suchen, vor allen Dingen in der erheblich vermehrten Geschwindigkeit, mit welcher der Blutstrom oberhalb der Unterbindungsstelle das Kollateralgefäß nach dem anämischen Gebiete durchströmt.

#### b) Mechanomorphosen passiv bewegter Organe und Gewebe.

Von den aktiven sind die passiven Formveränderungen zu trennen, welche an den nicht-kontraktile Organen und Geweben durch Muskel-tätigkeit usw. notwendigerweise hervorgerufen werden. Die Nachbar-teile, welche sich an den beiden Enden von Muskelbündeln ansetzen, erfahren bei jeder Verkürzung derselben einen entsprechend starken Zug. Des-gleichen drängt der Muskel, indem er der Verkürzung entsprechend an-schwillt, die ihn seitlich einhüllenden Teile zur Seite und übt so einen Druck auf sie aus und setzt sie in Spannung. Wenn Gliedmaßen oder ganze Körperteile durch Muskelkontraktion ihre Form verändern, wird die sie einhüllende Haut verschoben und bald in dieser, bald in jener Richtung stärker gespannt. Wenn Knochenstücke durch Muskelkon-traktion gegeneinander verschoben werden, erleiden alle Gewebe, welche den Zusammenhalt zwischen den Knochen vermitteln, Dehnungen und Zugwirkungen. Die Wandungen der Schlagadern werden durch die rhyth-misch erfolgende Zusammenziehung und Erschlaffung des Herzmuskels bald mehr, bald weniger stark mit Blut angefüllt, so daß ihre Wandungen sich in wechselnden Spannungszuständen befinden. Die in der Bauch-höhle eingebetteten Organe, welche mit den Wandungen durch Bauch-feldduplikaturen, Mesenterien und Bänder, verknüpft sind, üben auf diese bei jeder Lageveränderung einen wechselnden Zug aus. In dieser Weise wirken bei allen höheren Organismen zahlreiche Organe bei ihrer Tätig-keit in mechanischer Weise aufeinander ein und sind die Ursachen von



mechanischen Strukturen, die an Mannigfaltigkeit die durch mechanische Einwirkungen der Außenwelt bedingten weit übertreffen.

Das Gewebe, welches am meisten der Einwirkung der Muskelaktion unterliegt, ist das faserige Bindegewebe, weil es zunächst die bewegenden und die bewegt werdenden Organe einschließt und die Verbindungen zwischen ihnen durch Ausfüllung der Zwischenräume herstellt. Es ist unter allen mechanischen Geweben für die mannigfaltigste Verwendung und Anpassung an verschiedene Aufgaben geeignet. Wo das Bindegewebe in derselben Richtung einem stetigen Zug ausgesetzt ist, sehen wir seine Fasern sich in der Zugrichtung parallel und dicht nebeneinander zu Bündeln anordnen, gleichwie die Knochenbälkchen der Spongiosa sich in der Richtung der Zug- und Druckkurven bilden. So entstehen in der Verlängerung der Muskelen den die Sehnen und Aponeurosen, um die motorische Kraft der Muskelemente, wie Zugriemen einer Arbeitsmaschine, auf die zu bewegenden Knochen zu übertragen. Straffe Stränge parallel geordneter Bindegewebsfasern spannen sich nach denselben Prinzipien als Bänder zwischen Reihen hintereinander gelagerter Skeletteile aus und vereinigen sie so fest untereinander, daß selbst gewaltige Zugkräfte ein Auseinanderreißen der zusammengehörigen Organe nicht zuwege bringen.

Wo das Bindegewebe zur Umhüllung von Muskelmassen dient und bei ihrer Anschwellung und Erschlaffung bald mehr, bald weniger angespannt wird, ordnen sich seine Fasern quer zur Verlaufsrichtung der Muskelfasern an und bilden straffe Häute, die Fascien. Wo es in verschiedenen Richtungen, wie in der Haut, einem wechselnden Zug unterworfen ist, durchkreuzen sich seine Fasern in verschiedenen Richtungen und verlaufen teils in der Längsrichtung des Körpers, teils quer zu ihr, teils senkrecht zur Körperoberfläche.

In wie wunderbarer Weise das faserige Bindegewebe in der Schwanzflosse des Delphins zu einer Ruderplatte angeordnet ist welche durch Muskelaktion vielseitig bewegt und dabei in einzelnen Teilen bald prall, bald wieder geschmeidig gemacht werden kann, hat Roux in eingehender Weise auseinandergesetzt.

Außerdem dient aber an manchen Orten das faserige Bindegewebe noch einem ganz entgegengesetzten mechanischen Zweck, nämlich um die Abscherung sich verkürzender Organe gegen ihre Umgebung zu erleichtern (siehe S. 594). Die starken Formveränderungen kontraktiler Organe müßten von den umgebenden Teilen, wenn sie fest untereinander verbunden wären, mitgemacht werden. Durch Einschaltung einer Schicht von „lockerem Bindegewebe“ wird auch dieser offenbare Übelstand vermieden. Indem spärliche Bindegewebsfasern sich locker und schlaff in verschiedenen Richtungen kreuzen und durch zahlreiche, weite Lymphspalten voneinander getrennt sind, entsteht ein Gewebe, welches zwischen den aneinander grenzenden, kontraktilen Organen und den formveränderlichen Teilen eine ausgedehnte Verschiebung oder Abscherung gestattet und daneben auch noch gleichzeitig der Ansammlung und Fortbewegung der Lymphe dient. So ist die Muskellhaut des Darms einerseits gegen die Tunica mucosa, andererseits gegen die Tunica serosa durch die lockeren Bindegewebschichten der Submukosa und der Subserosa abgegrenzt; ebenso die Haut gegen die von ihr bedeckten Muskelmassen durch das Unterhautbindegewebe; die verschiedenen Muskelindividuen gegeneinander durch lockeres, inter-

stitielles Bindegewebe: die Oberfläche der kontraktiven Blutgefäße gegen ihre Umgebung durch die lockere Tunica adventitia.

Mechanische Anpassungen finden ferner auch noch statt zwischen dem Skelett und den es begrenzenden und mit ihm in Beziehung stehenden Organen. Wo Sehnen und Aponeurosen sich an die Knochen ansetzen und die Zugkraft der Muskeln auf sie übertragen, entstehen Tubercula, Spinae, Cristae usw. Unter dem Druck der wachsenden Hirnteile bilden sich die Impressiones digitatae an der Innenfläche der Schädelkapsel.

Wie sehr die Konfiguration des Skelettes von der Muskelaktion beeinflusst wird, läßt sich auf experimentellem Wege überzeugend nachweisen, am schönsten, wenn man bei jungen, noch sehr unentwickelten Tieren durch Nervendurchschneidung eine Lähmung und dadurch bedingte Atrophie von einzelnen Muskelgruppen künstlich hervorrufft. Nach einiger Zeit zeigt sich auch der Knochenapparat, welcher zu den gelähmten Muskeln in Beziehung steht, teilweise mangelhaft entwickelt.

Als HYRTHLE einem jungen Kaninchen bald nach der Geburt den Bewegungsnerv der Gesichtsmuskeln auf der einen Seite durchschneidet, waren nach Jahresfrist, abgesehen von der Muskelatrophie, auch die Kopfknochen der einen Seite in auffallender Weise in ihrem Wachstum zurückgeblieben. Es fehlte ihnen infolge der Muskellähmung, wie HYRTHLE erklärend bemerkt, „der Zug und Druck, welcher die lebenden Teile des Knochens zur Tätigkeit anregt und so das normale Wachstum des Knochens veranlaßt.“

## VIERUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

### Die inneren Faktoren der organischen Entwicklung.

(Fortsetzung.)

#### 3. Die Erscheinungen der Regeneration und das Überleben von Zellen, Geweben und Organteilen nach Abtrennung aus ihrem normalen Verband.

##### a) Die Regeneration.

Mit dem Worte Regeneration wird das Vermögen bezeichnet, in Verlust geratene kleinere oder größere Körperteile wieder zu ersetzen. Wie bei den meisten Pflanzen, ist es in hohem Grade auch bei den niederen Tieren, bei Cölenteraten, bei Würmern und Echinodermen entwickelt.

Ein durch TREMBLEYS Untersuchungen bekannt gewordenes, klassisches Beispiel ist *Hydra viridis*. Je nachdem bei einem Individuum vom schlauchförmigen Körper das vordere oder das hintere Ende durch einen Schnitt abgetrennt ist, bildet sich in wenigen Tagen wieder ein vollkommen normaler Kopf oder Fuß an der entsprechenden Schnittfläche aus. Hat der Experimentator beide Enden zugleich weggesehritten, so erzeugt das ringförmige Mittelstück Kopf und Fuß wieder neu, und zwar in derselben Weise wie früher zueinander orientiert. Bei einer Halbierung der *Hydra* ihrer Länge nach vervollständigt sich jede Hälfte wieder zum ganzen Tier.

Mit steigender Höhe der Organisation nimmt im allgemeinen das Regenerationsvermögen ab; doch gibt es selbst unter den Wirbeltieren noch einzelne Abteilungen, in welchen wir zu unserer Verwunderung sehen, daß junge Tiere, wie Triton- oder Salamanderlarven, in Verlust geratene vordere oder hintere Extremitäten, den Schwanz, das Auge usw., nach einiger Zeit wieder ersetzen.

Wodurch wird das bei der Regeneration verwandte Zellenmaterial, so lautet die schwierige Frage, bestimmt, genau die dem Organismus gerade fehlenden Teile wieder zu ersetzen? Von welchen Ursachen hängt es ab, daß Fingerknochen mit ihren Muskeln oder eine Reihe von Schwanzwirbeln oder ein Auge wieder entstehen? Zum Leben können diese Teile zur Not entbehrt werden, wie es ja die Tiere lehren, bei welchen das Vermögen der Regeneration sich nicht mehr in der Neuhervorbringung solcher Teile betätigt.

In allen Fällen, mag es sich um die Regeneration eines einfachen oder eines sehr kompliziert gebauten Organes handeln, ist der Beginn des Prozesses genau derselbe. Es entsteht zuerst ein kleiner Höcker indifferenten Zellen als Anlage des neu zu erzeugenden Teiles, eine Art Knospe, ein Keimgewebe. Ein solches entwickelt sich, wenn das Köpfehen eines Hydroidpolypen oder der Augenfühler einer Schnecke, wenn die

vordere oder die hintere Extremität oder der Schwanz einer Tritonlarve, wenn die Schere eines Krebses durch einen Messerschnitt entfernt worden ist.

In den angeführten Beispielen enthält das Keimgewebe von den abgetrennten Organteilen selbst keinen Rest, aus welchem sie durch einfaches Wachstum wieder hervorgehen könnten. Die Knospe für den Augenfühler der Schnecke enthält keine Spur von Retina- und Pigmentzellen, ebenso die Knospen für die Extremität keine Spur vom Material der Handwurzel- und Fingerknochen mit den zu ihnen gehörigen Muskeln und Sehnen: sie ist also eine vollständige Neubildung: sie bringt, wenn wir den Prozeß weiter verfolgen, die komplizierten Strukturen des zu regenerierenden Körperteiles auf ähnlichem Wege hervor, auf welchem sie während der Ontogenese entstanden sind. Die Knospe besteht daher aus einer plastischen Substanz, welche in ihrem Vermögen am meisten der Substanz der Eizelle gleicht und wie diese mit den spezifischen Eigentümlichkeiten der Tierart, von welcher sie abstammt, ausgerüstet ist.

In einem Punkte aber unterscheiden sich Eizelle und Knospe voneinander: jene bringt einen vollständigen, neuen Organismus aus sich hervor, diese nur einen bald größeren, bald kleineren Teil des Ganzen. Wodurch wird dieser Unterschied im plastischen Vermögen zwischen beiden hervorgerufen? Nach meiner Meinung dadurch, daß die Eizelle sich vom mütterlichen Organismus ablöst oder, wo dies nicht gleich geschieht, sich außer näherer Beziehung zu ihm entwickelt, die Knospe dagegen, in engster Beziehung zum Ganzen bleibend, nicht bloß durch die in ihr selbst gelegenen Kräfte, sondern auch außerdem noch durch ihre Beziehungen zum Ganzen in ihrer Gestaltung bestimmt wird.

Wir nehmen hier zur Erklärung dieselben Vorgänge an, deren Wirksamkeit wir in früheren Kapiteln in einfacheren Fällen schon nachgewiesen haben. Wie die Knospe einer Pflanze ein indifferentes Gebilde ist, das sich zu einer Wurzel oder einem Laubsproß, zu einem Dorn oder einem Blütenstand, zu einem orthotropen Endsproß oder einem plagiotropen Seitensproß entwickeln kann, je nach den Ursachen, die während der Entwicklung auf sie einwirken, und je nach den Beziehungen, in denen die Knospe zu den Nachbarorganen und zum ganzen Pflanzenindividuum steht, in derselben Weise wird auch das Keimgewebe bei der Regeneration von Organen niederer und höherer Tiere in seinem plastischen Vermögen eingeschränkt und in bestimmte Bahnen gelenkt durch die Beziehungen, in welchen es sich zum Gesamtorganismus befindet. Es entwickelt sich verschieden, je nachdem es sich in der Mitte oder am Ende eines Ober- oder Unterschenkelstumpfes oder in der Mitte einer Zehe einer Tritonlarve befindet; durch die Örtlichkeit und durch die Beziehungen, die sich hieraus zum Ganzen ergeben, wird es bestimmt, bald einen größeren, bald einen kleineren Abschnitt der Extremität zu regenerieren.

Was NÄGELI von den Wachstumsprozessen der Pflanze sagt, das gilt auch für die tierischen Regenerationsprozesse. „Es ist, als ob das Idioplasma genau wüßte, was in den übrigen Teilen der Pflanze vorgeht und was es tun muß, um die Integrität und die Lebensfähigkeit des Individuums wiederherzustellen.“

Nach der hier entwickelten Auffassung fallen die mit dem Reiz des Geheimnisvollen besonders ausgestatteten Erscheinungen der Re-

generation ebenfalls unter dem Begriff der Korrelation in seiner allgemeinsten Fassung und mußten daher an dieser Stelle mit besprochen werden.

Durch unsere Erklärung der Regeneration, so unbefriedigende Auskunft sie uns auch für den einzelnen Fall gibt, weil der Einfluß des Ganzen auf die Teile sich einer genauen Analyse und Erkenntnis entzieht, sind wir auf denselben allgemeinen Standpunkt geführt worden, den andere Forscher und besonders H. SPENCER einnehmen. In seinen Prinzipien der Biologie bemerkt SPENCER:

„Die Fähigkeit eines Organismus, sich selbst wieder zu ergänzen, wenn einer seiner Teile abgeschnitten wurde, ist von derselben Art wie die Fähigkeit eines verletzten Kristalls, sich selbst zu ergänzen. In beiden Fällen wird die neu assimilierte Materie so abgesetzt, daß die ursprünglichen Umrisse wieder hergestellt werden. Und wenn wir hinsichtlich des Kristalls annehmen, daß das ganze Aggregat über seine Teile eine gewisse Kraft ausübe, welche die neu integrierten Moleküle zwingt, eine bestimmte Form anzunehmen, so müssen wir bei dem Organismus wohl eine analoge Kraft voraussetzen. Dies ist übrigens nicht eine bloße Hypothese, es ist vielmehr nichts anderes als ein verallgemeinerter Ausdruck der Tatsachen. Wenn an derselben Stelle, wo das Bein einer Eidechse soeben amputiert wurde, sogleich wieder die Anlage eines neuen hervorsproßt, die, indem sie gewisse Entwicklungsphasen durchläuft, welche denen des ursprünglichen Beines gleichen, endlich eine gleiche Struktur und Gestalt annimmt, so ist es nicht mehr als der einfache Ausdruck dessen, was wir gesehen haben, wenn wir behaupten, daß der Organismus als Ganzes eine solche Kraft über das neu sich bildende Glied ausübt, daß es zur Wiederholung seines Vorgängers wird. Wenn ein Bein wieder hervorsproßt, wo vorher ein Bein war, und ein Schwanz, wo vorher sich ein Schwanz befand, so läßt sich das nur so auffassen, daß die Gesamtkräfte des Körpers die Bildungsprozesse kontrollieren, welche in jedem einzelnen Teile stattfinden.“

Über die SPENCERSche Ansicht urteilt WEISMANN, daß „die von ihm angenommene Kraft der Spiritus rector oder Nisus formativus früherer Zeiten sei und keine Spur einer mechanischen Erklärung enthielte“. Wir urteilen anders und finden in den angeführten Sätzen von SPENCER nur in anderer Weise die Ansicht ausgedrückt, die auch wir hegen, daß die bei der Regeneration sich abspielenden Prozesse als Wachstumskorrelationen zu erklären sind. Wenn diese im einzelnen einer kausalen Analyse auch sehr große Schwierigkeiten entgegensetzen, so verhalten sie sich prinzipiell einer mechanischen Erklärung gegenüber nicht anders als überhaupt biologische Prozesse, wie wir an den verschiedensten Orten uns nachzuweisen bemüht haben. Die Erklärung der Lebensprozesse führt überall schließlich auf dieselben Schwierigkeiten, und es ist im Grunde genommen nur eine aus Gewöhnung entsprungene Einbildung, wenn wir glauben, andere Lebensprozesse besser zu verstehen. —

Unsere Kenntnisse von den Vorgängen der Regeneration im Tierreich sind im letzten Jahrzehnt durch zahlreiche Einzeluntersuchungen wesentlich gefördert worden. Wir unterlassen es, auf dieselben an dieser Stelle noch näher einzugehen, da hieüber zwei vorzügliche zusammenfassende Lehrbücher erschienen sind: I. die 1901 veröffentlichte und

später auch in deutscher Übersetzung herausgegebene Schrift von T. H. MORGAN: „Regeneration“, und 2. das mit zahlreichen Abbildungen ausgestattete Buch von KORSCHOLT: „Regeneration und Transplantation“. Auch was die sehr umfangreiche Literatur betrifft, sei hier auf beide Werke verwiesen.

#### 4. Die Erscheinungen der Heteromorphose.

Der Regeneration in mancher Hinsicht nahe verwandt, in anderer Beziehung aber von ihr auch wieder etwas verschieden ist die Heteromorphose. Nach der Definition von LOEB, welcher zuerst den Begriff für die Tiere aufgestellt hat, werden bei der Heteromorphose verloren gegangene Teile durch andere Teile, welche von den verlorenen nach Form und Funktion verschieden sind, ersetzt,

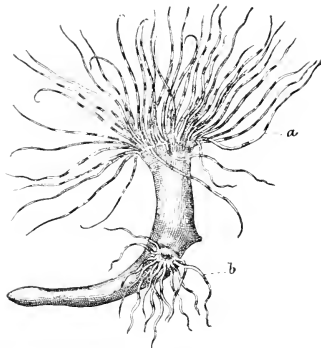


Fig. 464. *Cerianthus membranaceus*, bei welchem sich infolge eines Einschnittes eine zweite Mundöffnung angelegt hat. Nach LOEB. *a* Tentakeln in der Umgebung der natürlichen Mundscheibe, *b* solche an der künstlich gebildeten Öffnung.

oder es werden infolge äußerer Eingriffe neue Organe an Körperstellen gebildet, wo sie unter normalen Bedingungen nicht hingehören und nicht gebildet werden können. Während also bei der Regeneration eine Erzeugung von Gleichartigem stattfindet, handelt es sich bei der Heteromorphose um die Erzeugung von Ungleichartigem.

Was die Zellen eines sich bildenden Keimgewebes plötzlich bestimmt, zu diesem oder jenem Organ, welches in der betreffenden Körpergegend vorher niemals vorhanden war, auszuwachsen, liegt ebensowenig wie der Vorgang bei der Regeneration deutlich zutage. Wir können sagen, daß das Keimgewebe durch einen äußeren Eingriff in veränderte Beziehungen zu den Nachbarzellen und zum Gesamtorganismus gebracht und infolgedessen

zu verändertem Wachstum gereizt wird. Aus diesem Grunde besprechen wir auch die Heteromorphose neben der Regeneration in dem die Korrelationen behandelnden Kapitel.

Um uns in die höchst eigenartigen, aus dem Bereich des Normalen heraustretenden und dadurch besonders auffällig werdenden Wachstumskorrelationen einen Einblick zu verschaffen, diene eine Analyse von fünf Beispielen, die bemerkenswerte Verschiedenheiten darbieten.

LOEB hat bei einer Seerose, *Cerianthus membranaceus*, unterhalb des Mundes die Körperwand durch einen Schnitt geöffnet und das Zuwachsen der Öffnung künstlich verhindert. Infolge des Eingriffes wuchsen an dem nach abwärts gekehrten Rand der Schnittöffnung äußere und innere Tentakeln in großer Zahl hervor (Fig. 464). Auch eine Mundscheibe legte sich an. LOEB hatte demnach auf künstlichem Wege ein Tier mit zwei Mundenden oder zwei Köpfen erzeugt; auch konnte er in derselben Weise Tiere mit drei und mehr übereinander gelegenen Köpfen herstellen.

Im Prinzip ähnlich ist das zweite Beispiel, welches eine solitäre Ascidie, *Cione intestinalis*, betrifft, also ein Tier, das sich schon durch einen Löhren Grad von Organisation auszeichnet.

Bei der *Cione* (Fig. 465 *A* und *B*) ist sowohl der Rand ihrer Mundöffnung wie ihrer Kloake mit zahlreichen, einfach gebauten Augenflecken (Ocellen) versehen. Als nun LOEB in einiger Entfernung entweder von der Mundöffnung (Fig. 465 *A*) oder von der Auswurföhre neue Schnittöffnungen (*a*) anlegte, bildeten sich an den Schnittträgern nach einiger Zeit Ocellen aus. Dann wuchs die künstlich erzeugte Mundöffnung (Fig. 465 *B*) nach außen zu einer Röhre (*a*) hervor, die meist die normale Röhre noch an Länge übertraf. „Macht man gleichzeitig bei demselben Tier an verschiedenen Stellen Einschnitte, so können gleichzeitig mehrere neue Röhren entstehen.“

Die beiden Experimente haben das Gemeinsame, daß durch den Einschnitt die Zellen in der Umgebung der Öffnung, welche bis zur Verheilung der Schnittträger am Zuwachsen verhindert wird, in eine Summe von Bedingungen versetzt sind, wie sie sich in ähnlicher Weise an den Mundrändern vorfinden. Ektoderm und Endoderm gehen hier

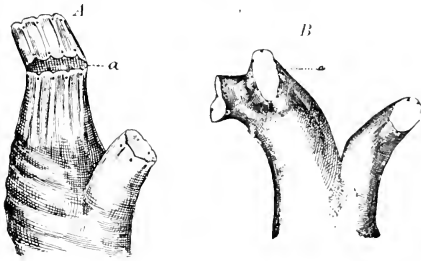


Fig. 465 *A* und *B*. *Cione intestinalis*. Nach LOEB. *A* Die orale Röhre wurde nahe der Mundöffnung bei *a* eingeschnitten; an der künstlich erzeugten Öffnung bildeten sich Ocellen. *B* Das in *A* dargestellte Tier einige Wochen später; aus der Schnittstelle ist eine neue Röhre (*a*) hervorgewachsen. Natürliche Größe.

wie dort unmittelbar ineinander über. Flüssigkeit und feste Körper können ebenfalls durch die neugebildete Öffnung in den Darmkanal ein- und austreten. Kurz und gut, unter ähnlichen Bedingungen wird die plastische Substanz an den Rändern der künstlich hergestellten Öffnung zu gleichen Bedingungen angeregt, wie sie an der normal entwickelten Mundöffnung für die betreffende Tierart charakteristisch sind. Bei *Cerianthus* entstehen Tentakelkränze und ein Nervenring, bei *Cione* zahlreiche Augenflecke.

Da die Schnittfläche, in welcher bei *Cerianthus* Tentakeln, bei *Cione* Ocellen ihren Ursprung nehmen, fast an jeder Seite des Körpers und in den verschiedensten Richtungen angelegt werden kann, so muß man mit logischer Notwendigkeit hieraus den Schluß ziehen, daß sich an allen diesen Stellen des Körpers plastisches Material findet, welches so komplizierte Organe, wie Tentakeln, Nervenring, Ocellen, in der für die betreffende Tierart typischen Weise auch am unrichtigen Ort hervorzubringen imstande ist. Im Körper eines *Cerianthus*, einer *Cione* usw., verhält sich jeder kleinste Teil in seinem Bildungsvermögen, das unter normalen Verhältnissen nicht zur Äußerung kommen kann, wie jeder kleinste Teil eines Weidenzweiges, an welchem an jeder künstlich erzeugten Querschnittsfläche Knospen entstehen und zu Wurzeln oder

Laubspitzen auswachsen können. Was für Neubildungen im einzelnen Fall entstehen, hängt überall von der besonderen Art der plastischen Substanz (Idioplasmata) und von der Art der äußeren und inneren Bedingung ab, welche auf sie als Bildungsreize einwirken.

Ein drittes Beispiel liefern uns die Planarien, ein Objekt, welches schon älteren Forschern (DUGES usw.) durch sein hohes Regenerationsvermögen bekannt war und jetzt wieder den amerikanischen Physiologen VAN DUYNE, MORGAN u. a. zu Experimenten gedient hat.

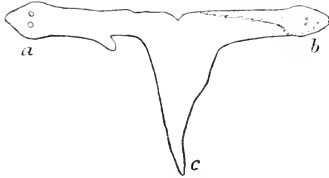


Fig. 466. Eine künstlich erzeugte Planarie mit zwei Köpfen. Nach J. VAN DUYNE.

diese Weise lassen sich Neubildungen von Organen, Verdoppelungen von Kopf- und Schwanzenden erzeugen.

An dem in der Textfigur 466 dargestellten Tier ist infolge eines tiefen Einschnittes, welcher hinter dem Kopf in schräger Richtung in den Rumpf vorgenommen wurde, eine regelrechte Duplicitas anterior entstanden. Es hat nämlich der eine Lappen des Schnittes einen vollständigen Kopf (*b*) neu erzeugt, eine eigene Mundöffnung, zwei neue

VAN DUYNE hat am lebenden Tiere bald in jener Richtung tiefere Einschnitte in das Körperparenchym gemacht und die Wundränder, welche vom Schnittwinkel aus leicht und rasch wieder zusammenzuheilen streben, durch öfters wiederholtes Auseinanderziehen getrennt erhalten. Auf

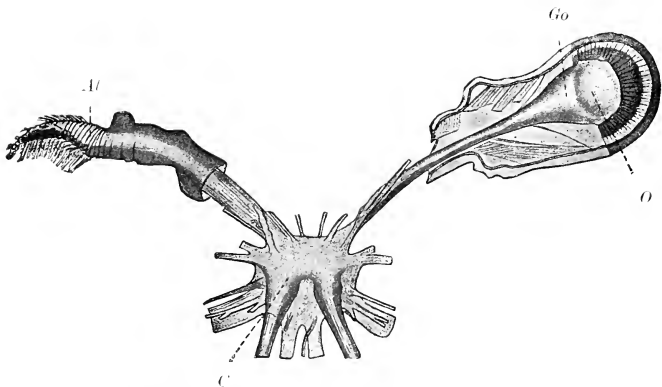


Fig. 467. Heteromorphose bei *Palimurus vulgaris*. Links ist eine Antennula statt eines Auges regeneriert. *C* Gehirn. *Go* Ganglion opticum. *At* Antennula. *O* Auge. Nach HERBST.

Augenflecke usw. An allen operierten Tieren ist das neugebildete Gewebe durch seinen geringen Pigmentgehalt leicht kenntlich. Es ist in der Textfigur 466 punktiert dargestellt, während das ursprüngliche Tier unpunktirt gelassen ist.



Wie man durch Einschnitte in der Nähe des Kopfendes zwei Köpfe, so kann man auch durch Spaltung des Schwanzendes zwei Schwänze hervorrufen.

Das vierte Beispiel betrifft eine sehr auffällige Heteromorphose, welche HERBST durch einen experimentellen Eingriff bei der Crustacee *Palimurus vulgaris* erhalten hat. Als er auf der einen Seite des Tieres das Auge entfernte, das am Kopf auf einem Stiel beweglich angebracht ist, stellte er zu seiner Überraschung fest, daß jetzt nicht wieder ein gestieltes Auge, wie zu erwarten war, regenerierte, sondern anstatt dessen ein kleiner Fühler, dessen Nervenfasern dem wieder ergänzten Nervus opticus der operierten Seite angehörten (Fig. 467).

Als fünftes Beispiel wählen wir eine sehr interessante Heteromorphose, welche zugleich noch dadurch an Bedeutung gewinnt, daß sie sich auf ein Wirbeltier bezieht. Wie durch die verdienstvollen Experimente von dem Italiener COLUCCI, von WOLFF, ERIK MÜLLER, FISCHEL, WACHS u. a. festgestellt worden ist, regeneriert sich die Linse von jungen Tritonlarven wenige Wochen, nachdem sie durch eine Art Staroperation vollständig, doch ohne weitere Beschädigung des Auges, entfernt worden ist. Die neu sich bildende



Fig. 468. Meridionalchnitt durch ein Auge einer Tritonlarve, 13 Tage nach der Operation (Entfernung der Linse). Nach ERIK MÜLLER. L Linsenblase; C geheilte Cornealwunde.

Fig. 469.



Fig. 470.

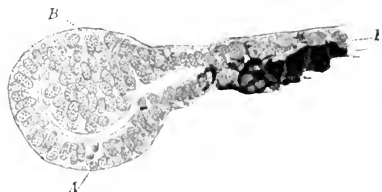


Fig. 469. Irisrand einer Tritonlarve, bei welcher die Linse entfernt ist. Am Rand hat sich ein neues Linsensäckchen gebildet. 12 Tage nach der Operation. Nach ERIK MÜLLER.

Fig. 470. Irisrand eines ebenso operierten Tieres. 13 Tage nach der Operation. Vom hinteren Rand des Linsensäckchens bildet sich Linsensubstanz. Nach ERIK MÜLLER. I Durchschnitt durch die Iris; A vordere, B hintere Wand des Linsensäckchens.

Linse stammt hierbei, was wir durch eigene Kenntnisaufnahme der Präparate als vollkommen sicher bestätigen können, weder von einem etwa zurückgebliebenen Rest der alten Linse ab, die meist

in toto durch die Schnittöffnung nach außen entleert wird, noch stammt sie von dem Hornhautepithel ab, an welches man, im Hinblick auf die normale Entwicklung, zunächst denken wird. Vielmehr führt die neue Anlage ihren Ursprung auf das Epithel des Irisrandes (Fig. 468—471), d. h. auf den Rand des sekundären Augenbeckers zurück; sie entwickelt sich also durch eine ganz offenbare Heteromorphose aus einem Zellenmaterial, das von der Wand des primären Vorderhirnbläschens herrührt und das in der ganzen Reihe der Wirbeltiere zu der Linsenanlage niemals in irgendeiner Beziehung gestanden hat.

Noch merkwürdiger aber wird die Heteromorphose dadurch, daß die Umwandlung eines Teils des Randes des Augenbeckers in eine Linse sich in sehr ähnlicher Weise vollzieht, wie die normale Entwicklung der Linse aus dem äußeren Keimblatt (Fig. 468—471). Äußeres und inneres Blatt des Augenbeckers, aus welchem die vorhandenen Pigmentkörnchen

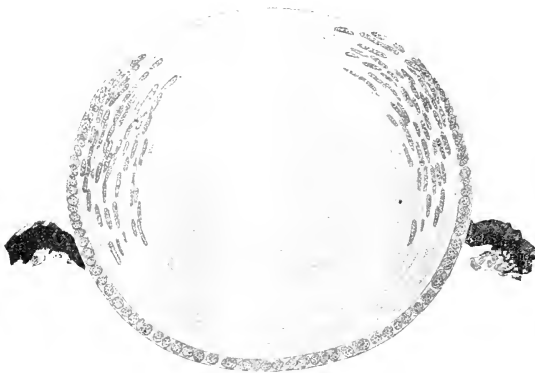


Fig. 471. Vollständig neu regulierte Linse einer wie in Fig. 469 und 470 operierten Tritonlarve. 40 Tage nach der Operation. Nach ERIK MÜLLER.

allmählich ganz schwinden, weichen an einer kleinen Stelle des oberen Randes auseinander. Es bildet sich so aus ihnen ein kleines Linsensäckchen (Fig. 469). An seiner hinteren Wand wachsen die Zellen zu langen Linsenfäsern aus, während aus den Zellen der vorderen Wand das Linsenepithel entsteht (Fig. 470).

Im Laufe der weiteren Differenzierung löst sich die Linsenanlage vom Irisrand ganz ab und wird regelrecht in die Mitte der Pupille aufgenommen (Fig. 471).

Auch in unserem fünften Beispiel verhält sich das Zellenmaterial des Irisrandes wie ein indifferentes Keimgewebe, welches unter den veränderten Bedingungen infolge unbekannter Reize ein Vermögen gewinnt, welches wir den Zellen dieser Gegend im ganzen Stamm der Wirbeltiere gewöhnlich nicht innewohnen sehen.

Überblicken wir noch einmal die in diesem Kapitel beschriebenen und die sonst noch in der Literatur bekannt gewordenen Erscheinungen der Regeneration und der Heteromorphose, so können wir unser Urteil

über sie in Übereinstimmung mit den Grundgedanken, die in diesem Buche aufgestellt worden sind, jetzt noch dahin zusammenfassen:

Die aus Zellen zusammengesetzte lebende Substanz besitzt wie der Kristall das allgemeine Vermögen, verloren gegangene Teile entweder wieder in der ursprünglichen Weise neu zu erzeugen (einfache Regeneration) oder sie unter veränderten Bedingungen durch andere, diesen entsprechende Organe zu ersetzen (Heteromorphose). Das allen Teilen eines Organismus anhaftende Vermögen erklärt sich daraus, daß jede Zelle des Körpers als Mitgift der Artzelle, von der sie abstammt, Idioplasma oder Anlagesubstanz enthält, welche Träger aller allgemeinen Arteigenschaften ist.

Für gewöhnlich ist in der lebenden Substanz das Vermögen zur Regeneration nur latent vorhanden; es bedarf in jedem Fall zu ihrer Verwirklichung erst des Eintritts besonderer Bedingungen, welche im Organismenreich offenbar bald einfacher Art, bald komplizierter und schwieriger herzustellen sind. Unter ihnen ist eine der wichtigsten die Verstümmelung des Organismus. Sie gibt für gewöhnlich den ersten Anstoß und scheint in vielen Fällen allein schon hinzureichen, daß sich das Regenerationsvermögen betätigen kann. In anderen Fällen indessen wirken andere Bedingungen wohl dem durch die Verstümmelung gesetzten Reiz hemmend entgegen. Die größere Komplikation der Organisation und die mit ihr gewöhnlich einhergehende, stärker durchgeführte Integration der einzelnen Gewebe und Organe, ihre größere Unterordnung unter die Herrschaft des Ganzen, vielleicht auch eine mit dem höheren Grad der geweblichen Differenzierung verbundene Abnahme in der Zeugungskraft der Elementarteile, scheinen solche Hindernisse abzugeben.

Hieraus würde es sich erklären, daß das Regenerationsvermögen bei den Pflanzen und den am niedrigsten organisierten Tieren am größten ist, dagegen mit steigender Organisation im allgemeinen abzunehmen beginnt und schließlich scheinbar fast ganz schwindet, wie bei den Vögeln und Säugetieren. Wir sagen: scheinbar schwindet. Denn nach unserer Ansicht ist auch hier an den verletzten Stellen Anlagesubstanz, wie in anderen Fällen, wo Regeneration stattfindet, vorhanden; nur kann sie nicht in Wirksamkeit treten, weil im gegebenen Fall nicht alle hierzu erforderlichen Bedingungen erfüllt oder irgendwelche Hemmungen vorhanden sind.

Wie von einer einzigen Bedingung das Ausbleiben oder der Eintritt eines Entwicklungsprozesses abhängen kann, haben uns manch-Beispiele in den vorausgegangenen Kapiteln gelehrt. Ein Polypenstöckchen von *Eudendrium racemosum* — worauf noch einmal hingewiesen sei — regeneriert im Licht in wenigen Tagen die abgeschnittenen Polypenköpfchen, während es, im Dunkeln gehalten oder nur durch rote Strahlen beleuchtet, auch nach vielen Wochen kein einziges wieder zu erzeugen vermag, aber, ins volle Licht gebracht, das Versäumte rasch nachholt (S. 607).

Von dem eben begründeten Standpunkt aus können wir nicht die von anderer Seite entwickelte Ansicht teilen: „es möchte die allgemeine Regenerationsfähigkeit sämtlicher Teile eine durch Selektion herbeigeführte Errungenschaft niederer und einfacherer Tierformen sein, die im Laufe der Phylogenese und der steigenden Kompliziertheit des Baues zwar allmählich mehr und mehr von ihrer ursprünglichen Höhe herabsank, die aber auf jeder Stufe ihrer Rückbildung in bezug auf bestimmte,

biologisch wichtige und zugleich häufigem Verlust ausgesetzte Teile durch speziell auf diese Teile gerichtete Selektionsprozesse wieder gesteigert werden konnte". Im Gegensatz hierzu erblicken wir in dem Regenerationsvermögen der Organismen eine primäre Eigenschaft der lebenden Substanz, welche nicht erst durch Selektion und Anpassung in jedem einzelnen Fall erworben zu werden brauchte.

b) Das Überleben von Zellen, Geweben und Organteilen nach Abtrennung aus ihrem normalen Verband.

Daß einzelne Zellen oder Gruppen von solchen nach ihrer Loslösung vom vielzelligen Organismus erhaltungsfähig und lebensfähig sind, lehren die Erscheinungen der Zeugung. Abgetrennte Keimzellen dienen als Mittel zur Erhaltung der Art, indem sie als Anlage die Potenz zur Hervorbringung des ganzen Organismus wieder besitzen. Die Fähigkeit, im einzelligen Zustand über kürzere oder längere Zeit sich lebend zu erhalten, ist im Pflanzen- und Tierreich eine sehr verschiedene. Sporen von Pilzen und Algen sind häufig gegen äußere Schädlichkeiten viel widerstandsfähiger als die aus ihnen sich entwickelnden, vegetativen Zustände; auch können sie als Dauersporen in einem Ruhezustand mit einer *Vita minima* während vieler Jahre verharren. Dagegen sind tierische Eier und Samenfäden nach ihrer Abtrennung aus den Geschlechtsorganen nur kurze Zeit erhaltungsfähig, und nur durch ihre Vereinigung bei der Befruchtung entgehen sie dem sonst sicheren und rasch eintretenden Untergang. Eier mariner Tiere finden im Meerwasser ein Medium, welchem ihre Organisation, wie die weitere Entwicklung lehrt, in jeder Beziehung angepaßt ist. Trotzdem beginnen sie nach ihrer Ablage im reifen Zustand ohne Befruchtung bald abzusterben. Bei reifen Seeigeleiern, die in einer Schale mit Meerwasser unbefruchtet aufbewahrt werden, kann man leicht von Stunde zu Stunde verfolgen, wie sich ihre normale Beschaffenheit verändert und ihre Lebensfähigkeit Schaden erleidet, schon zu einer Zeit, wo man bei stärkster mikroskopischer Vergrößerung keine Spuren irgendwelcher Veränderung an ihnen wahrnimmt. Die durch den Aufenthalt im Meerwasser eintretende Schädigung läßt sich indessen leicht durch Vornahme der Befruchtung feststellen, da diese, je später sie nach der Eiablage erfolgt, in immer zahlreicher werdenden Fällen zu Polyspermie und der mit ihr verbundenen pathologischen Entwicklung führt. Die Schädigung, die auch als Überreife der Eier bezeichnet wird, läßt sich später noch an inneren Veränderungen mikroskopisch wahrnehmen, an einer Größenzunahme des Eikerns, am Auftreten größerer Nukleolen, an einem Körnigwerden des Protoplasmas usw.

Forelleneier bleiben etwa drei Tage in normaler Weise befruchtungsfähig, wenn sie beim Streichen des Weibchens in einem Gefäß ohne Zusatz von Wasser aufbewahrt werden. In manchen Tierabteilungen machen Eier, wenn sie nicht befruchtet worden sind, einen Ansatz zur parthenogenetischen Entwicklung durch, wie sie hier und da bei Wirbellosen und Wirbeltieren, bei diesen seltener als bei jenen, beobachtet worden ist. Die rudimentäre Parthenogenese ist aber hier nur der Vorläufer des bald eintretenden Todes und ein Anzeichen dafür, daß das reife Ei ohne Eintritt der Befruchtung doch nicht alle Bedingungen zu einer lebenskräftigen Entwicklung besitzt.

Ob auch Samenfäden einen Zustand der Überreife erleiden, wenn

nach ihrer Loslösung aus dem Keimepithel eine zu lange Zeit verstreicht, ehe sie zur Befruchtung verwandt werden, ist noch nicht in genügender Weise aufgeklärt, ebensowenig wie lang bei einer bestimmten Tierart ihre Lebensfähigkeit zu bemessen ist. Gegen Veränderungen des umgebenden Mediums sind sie im allgemeinen ebenso empfindlich wie die Eier. Während sie in der Samenblase oder bei Fischen in der serösen Flüssigkeit der Leibeshöhle längere Zeit befruchtungsfähig bleiben, und während die Fischmilch nach dem Streichen des Männchens in einem Gefäß ohne Zusatz zwei Tage aufbewahrt werden kann, sterben sie bei ihrer Entleerung in das Wasser rasch ab, bei Fischen schon in Bruchteilen einer Minute, beim Frosch in 5–15 Minuten. Länger bleiben die Samenfäden von marinen Tieren im Meerwasser befruchtungsfähig. Auch bei Fischen und Amphibien wird durch Zusatz von 0.2–0.3 Proz. Kochsalz zum Süßwasser die Zeit, in welcher die Samenfäden beweglich bleiben, in günstiger Weise beeinflusst. Bei Tieren mit innerer Befruchtung bleibt der Samen zuweilen im Sekret der weiblichen Ausführgänge ganz ausnehmend lange erhalten. So ist von den Fledermäusen bekannt, daß der Samen in der Gebärmutter des Weibchens während des ganzen Winters hindurch in einem zur Befruchtung geeigneten Zustand vorgefunden wird, und vom Huhn weiß man, daß es noch bis zum 18. Tage nach Entfernung des Hahns befruchtete Eier legen kann.

Auch größere und kleinere Gewebs- und Organstückchen sterben nach ihrer Abtrennung vom Organismus nicht sofort ab; sie verharren noch in einem Zustand des Überlebens. Bei niedriger organisierten Pflanzen und Tieren fahren abgetrennte Teile fort durch Vermehrung ihrer Zellen zu wachsen, oder sie können in manchen Fällen sich sogar wieder zum Ganzen ergänzen, wie in dem Abschnitt über Regeneration schon besprochen worden ist. Ähnlich verhalten sich die ersten Embryonalstadien vieler Eier, die man während der Zwei-, Vier- und Achtteilung in ihre Komponenten zerlegen kann, deren jede sich zu teilen fortführt und sich jetzt zu einem ganzen Organismus von halber, Viertel- oder Achtelgröße entwickelt (siehe S. 640–642).

Auf die größten Schwierigkeiten stößt die Erforschung der *Vita propria* bei den abgetrennten Gewebsstückchen warmblütiger Wirbeltiere. Hört doch mit der Abtrennung nicht nur die Ernährung durch das durchströmende Blut, sondern auch die für das betreffende Tier normale Körpertemperatur auf. Zwei Methoden versprechen indessen auch auf diesem Gebiet einiges Licht zu verbreiten, 1. die Transplantation, und 2. die Deckglaskultur (Explantation).

Was die erste Methode betrifft, so haben pathologische Anatomen und Chirurgen schon häufig Experimente darüber angestellt, wie viele Tage und Wochen Epithel-, Periostr- oder andere Gewebsstückchen, wenn sie nach ihrer Abtrennung unter geeigneten Bedingungen, vor Fäulnis geschützt, aufbewahrt werden, noch lebend bleiben, obwohl sie der Ernährung durch den Blutkreislauf entbehren. Die Prüfung, ob sie noch am Leben sind, wird bei derartigen Experimenten in der Weise ausgeführt, daß die aufbewahrten Gewebsstückchen wieder einem artgleichen lebenden Tier an geeigneter Stelle nach bestimmter Zeitdauer implantiert werden. Ob die Implantate noch lebend oder abgestorben sind, muß sich bei weiterer Beobachtung dann daran erkennen lassen, daß sie im ersten Fall wachsen und Zellteilungen zeigen, während sie im anderen Fall vom Wirtsgewebe als ein toter Fremdkörper unter Ansammlung

von Leukozyten resorbiert werden. Trotz zahlreicher Untersuchungen ist die Frage noch wenig geklärt. An der Zuverlässigkeit und Richtigkeit mancher Literaturangaben sind Zweifel gewiß gerechtfertigt. Denn es ist nicht immer leicht zu entscheiden, ob das wachsende Gewebe vom Transplantat oder vom Wirt herrührt. Daß indessen eine *Vita propria* an isolierten Gewebstückchen auch bei warmblütigen Wirbeltieren lange Zeit bestehen kann, haben in einer einwandfreien Weise P. EHRLICH (1906), MICHAELIS (1905), O. HERTWIG und POLL (1907) in ihren Untersuchungen an Mäsekarzinomen festgestellt.

EHRLICH hat Stücke eines Mäusetumors in einem Kältespind bei 8—22° unter Null zwei Jahre lang aufbewahrt, und als er Teilchen desselben auf 60 Mäuse überimpfte, beobachtet, daß wenigstens in einem Fall sich aus dem Transplantat in zwei Monaten ein Tumor von Kirschengröße entwickelte, der dem Typus der Ausgangsgeschwulst, einem alveolären Karzinom, vollkommen entsprach. Noch viel günstigere Ergebnisse erhielten HERTWIG und POLL bei ihren in größerem Maßstab planmäßig durchgeführten Experimenten.

Die unter strenger Beobachtung der Vorschriften der Asepsis herangepäparierten Mäusetumoren wurden sofort in sterile Gaze eingehüllt und in Petrischalen eingeschlossen, die zuvor durch Hitze sterilisiert worden waren. Um einen Wasserverlust der Gewebe durch Eintrocknung zu vermeiden, wurden die Glaswände mit einigen Tropfen abgekochten Wassers befeuchtet. Die Petrischalen wurden in einem Eisschrank, dessen Temperatur zwischen 0° und + 2° C schwankte, in drei Versuchen 5, 11 und 18 Tage aufbewahrt. Im ersten Fall entwickelten sich kleine Stückchen des im Eisschrank aufbewahrten Tumors, als sie auf 20 weiße Mäuse überimpft wurden, bei 13 Tieren nach Ablauf mehrerer Wochen zu entsprechenden Geschwülsten, die in einigen Fällen die riesige Größe einer Walnuß erreichten. Bei 11 Tage langer Aufbewahrung ergab die Transplantation noch 72,6 % positive Resultate. Von 15 weißen Mäusen wurden 11 mit Karzinom infiziert. Im dritten Fall wurden Tumorstückchen auf 7 Mäuse transplantiert, von denen 4, einige erst nach längerer Zeit, krebkrank wurden. Somit lieferte auch dieser Versuch noch 56 % erfolgreiche Überimpfungen, trotzdem der Tumor 18 Tage lang außerhalb des lebenden Körpers aufbewahrt worden war. In den drei Versuchen ließ sich beim Vergleich mit normalen Transplantationen feststellen, daß in der ersten Zeit nach der Überimpfung die angehenden Keime von Geschwülsten, die längere Zeit im Eisschrank aufbewahrt worden waren, sehr langsam wuchsen und erst später ein rascheres Tempo einschlugen, derart, daß schließlich auch auf diesem Wege noch „Riesentumoren“ entstanden. Durch die Transplantationsmethode hat sich somit der sichere Beweis einer *Vita propria* von langer Dauer erbringen lassen. Größere oder kleinere Zellgruppen bleiben ohne Frage in isolierten Geschwulststückchen, trotzdem sie von Blut und Säften nicht mehr durchströmt werden, am Leben und werden unter günstigen Bedingungen wieder zum Ausgangspunkt von Geschwülsten, in denen sich die charakteristischen Eigenschaften des ursprünglichen Ausgangstumors Punkt für Punkt erhalten finden.

Die zweite Methode, die Deckglaskultur, ist im letzten Jahrzehnt von HARRISON und LEWIS, CARREL, BURROW und BRAUS ausgearbeitet worden. Ihr Ziel war, auch ohne das Hilfsmittel der Transplantation kleine Stückchen von Organen und Geweben kalt- und warm-

blütiger Wirbeltiere nach ihrer Abtrennung vom Tier nicht nur während längerer Zeit am Leben zu erhalten, sondern auch in der Kultur zu selbständigem Wachstum zu bringen. HARRISON wollte bei Vornahme seiner Versuche namentlich das Wachstum und die Differenzierung von kleinen, lebenden Organteilen undifferenzierter Amphibienlarven, in erster Linie aber die Entwicklung der Nervenfasern an mikroskopischen Präparaten verfolgen. Von Froschlarven, bei denen das Medullarrohr zum Verschuß gekommen war und ebenso wie die Mesodermsegmente noch aus undifferenzierten, embryonalen Zellen zusammengesetzt ist, entnahm er mit sorgfältig sterilisierten Instrumenten unter dem Präpariermikroskop kleine Organstückchen, einen Teil des Hirn- oder Nervenrohrs, oder der Mesodermsegmente, oder ein Nasengrübchen und übertrug es auf ein Deckgläschen in einen Tropfen Lymphe, der unter strenger Einhaltung der Regeln der Asepsis mit einem Kapillarröhrchen aus einem Lymphsack eines erwachsenen und anästhetisch gemachten Frosches entnommen wird. Das Deckgläschen wird dann umgekehrt über die Vertiefung eines hohlgeschliffenen Objektträgers gelegt und durch Überstreichen seiner Ränder mit flüssigem Paraffin befestigt. Da die Lymphe rasch gerinnt, wird das embryonale Gewebstückchen in seiner Lage im Tropfen festgehalten; zugleich befindet es sich in einem ihm adäquaten, indifferenten Medium und in einer hermetisch abgeschlossenen Luftkammer, in welcher ihm ein kleiner Vorrat von Sauerstoff zur Verfügung steht. Der gute Erfolg des Verfahrens hängt lediglich davon ab, daß keine Bakterien und Pilzsporen bei Anfertigung des Präparates mit in die eingeschlossene Kammer hineingeraten und in der Lymphe einen geeigneten Nährboden zur Vermehrung finden. Daher müssen nicht nur alle Instrumente, Scheren, Messer, Nadeln, Pipetten, Objektträger, Deckgläschen, im Heißluftsterilisator desinfiziert werden, sondern es muß auch der Frosch, dem man die Lymphe entnimmt, möglichst bakterienrein gemacht werden.

Auf diese Weise konnten in einigen absolut steril gebliebenen Präparaten die Gewebe von jungen Froschembryonen und Larven über 1—2 Wochen und länger am Leben erhalten werden. Daß dies wirklich der Fall ist, läßt sich durch Beobachtung verschiedenartiger Lebenserscheinungen, wie Vermehrung, amöboide Bewegung und Differenzierung einzelner embryonaler Zellen, feststellen. Vom Rand des Organstückchens sieht man nicht nur Zellstränge in die Lymphe hineinwachsen, sondern auch einzelne Zellen sich abtrennen und unter amöboider Veränderung ihrer Form durch die Lücken im Fibringerinnsel fortwandern. Zellen der Muskelplatte, die von dem Froschembryo vor Eintritt der Differenzierung isoliert wurden, haben noch im höchst möglichen Grad die Fähigkeit zur Selbstdifferenzierung. Es läßt sich in ihnen die Bildung von typisch quergestreiften Muskelfibrillen verfolgen, da man die Untersuchung an den Deckglaspräparaten mit homogener Wasserimmersion (Zeiss D\*) leicht vornehmen kann. An Zellen, die aus dem Nervenrohr ausgewandert sind, kann man die Bildung von Pigment und amöboide Veränderung ihrer Form im Laufe mehrerer Tage beobachten. Die auffälligsten Veränderungen aber bieten embryonale Nervenzellen dadurch dar, daß an ihnen gewöhnlich einen Tag nach Anfertigung des Präparates einzelne Ausläufer hervorzuwachsen beginnen, die sich Nervenfasern vergleichen lassen. Diese Ausläufer erreichen nicht nur nach einiger Zeit eine erhebliche Länge, sondern verzweigen sich auch mehrfach dichotomisch. An ihren freien Enden sind sie verdickt und mit vielen

feinsten Ausstrahlungen versehen, die sich durch amöboide Bewegungen von 5 zu 5 Minuten in ihrer Form und Anordnung verändern.

In einem genau beobachteten Fall, den HARRISON als typisch bezeichnet, gestaltete sich der Hergang folgendermaßen. Einen Tag nach



Fig. 472. Deckglaskultur eines Stückchens vom abgetrennten Medullarrohr eines 3,3 mm langen Embryos von *Rana palustris*. Nach 25 $\frac{1}{2}$  Stunden ist eine Nervenfasern mit verdicktem und verzweigtem Ende hervorgewachsen. Nach HARRISON.

der Isolation eines Stückes vom embryonalen Nervenrohr erschien an seinem Rand ein 90  $\mu$  langer, von einer Zelle ausgehender Fortsatz von hyalinem Protoplasma (Fig. 472). 8 Stunden später waren noch drei weitere Fasern mit verzweigten, ihre Form rasch verändernden Enden unterscheidbar geworden. Ihre durchschnittliche Länge betrug jetzt 220  $\mu$ . Nach abermals 12 Stunden hatten einige Nerven-

fortsätze schon eine Länge von 480  $\mu$  und 11 Stunden später von 600  $\mu$  erreicht. Wieder nach einem halben Tag maß die längste Faser, nachdem sie seit der letzten Messung 557  $\mu$  zugenommen hat, im ganzen 1,55 mm. Auch an einzelnen Zellen, die bei der Präparation in der Lymphe vollständig isoliert worden waren, konnte die Bildung langer verzweigter Fortsätze in ähnlicher Weise studiert werden (Fig. 473).

Die Beobachtungen von HARRISON hat BRAUS durch Herstellung entsprechender Deckglaskulturen im hängenden Lymphtropfen nicht

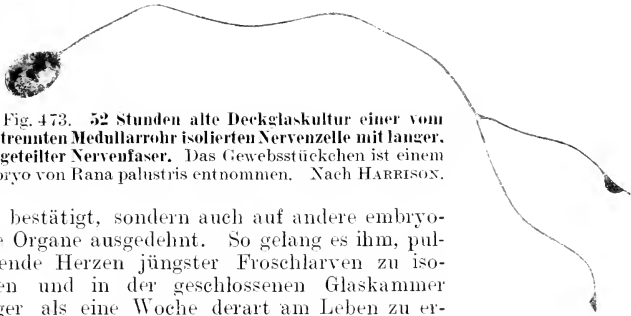


Fig. 473. 52 Stunden alte Deckglaskultur einer vom abgetrennten Medullarrohr isolierten Nervenzelle mit langer, zweigeteilter Nervenfasern. Das Gewebstückchen ist einem Embryo von *Rana palustris* entnommen. Nach HARRISON.

nur bestätigt, sondern auch auf andere embryonale Organe ausgedehnt. So gelang es ihm, pulsierende Herzen jüngster Froschlarven zu isolieren und in der geschlossenen Glaskammer länger als eine Woche derart am Leben zu erhalten, daß sie rhythmisch zu schlagen fortführen, sich sogar vergrößerten und ihre Form durch typische Wachstumsprozesse veränderten.

GOLDSCHMIDT (XXIV 1917) hat sich der Explantation mit gutem Erfolg bedient, um unreife Hoden, die er den Puppen von Schmetterlingen entnahm, im hohlen Objektträger in Körperflüssigkeit zu zerzupfen, alsdann das Präparat mit einem Deckgläschen zu bedecken und weiter zu züchten. Es gelang ihm, an den isolierten Follikeln den ganzen Ablauf der Spermatogenese zu verfolgen.

Die Methode von HARRISON haben CARREL und BURROW zur Kultur von Organstückchen warmblütiger Wirbeltiere erweitert. Bei diesen muß die Temperatur, bei welcher die Kulturen ange-



fertigt, beobachtet und gehalten werden, der Körpertemperatur des Organismus entsprechen, von welchem das Explantat stammt. Zu diesem Zweck werden die Kulturen im Brutofen aufgehoben und auch bei der mikroskopischen Beobachtung in besonderen Wärmekästen untersucht. Wichtig ist ferner, daß bei Versuchen, die sich über längere Zeit erstrecken, dem Explantat Sauerstoff zugeführt und das Kulturmedium ständig von den giftigen Stoffwechselprodukten befreit wird. Am leichtesten gelingt dies durch wiederholtes Umpflanzen der Kultur auf einen frischen Nährboden. Als solcher hat sich, wie bereits erwähnt, am besten Lymphe oder Blutplasma desselben Individuums, von dem das explantierte Gewebe stammt, bewährt (autogenes Plasma), während heterogenes, von einem Individuum einer anderen Art gewonnenes Plasma meist das Wachstum des Explantates hemmt. Brauchbar ist auch in vielen Fällen ein von LEWIS empfohlenes Gemisch, das aus RINGERSCHER Lösung mit einem Zusatz von organischer Substanz, wie Dextrose und Hühnerbouillon besteht.

Auf diese Weise lassen sich Stückchen von Bindegewebe, Knorpel, Knochenmark, Haut, Hornhaut, Schilddrüse, Milz, Nebenniere, Niere, Pankreas, Keimdrüsen usw. längere Zeit kultivieren. Am stärksten vermehren sich im Explantat die Bindegewebszellen, die aber vielfach auf dem embryonalen, sternförmigen Typus verharren, oder sogar in diesen primitiven Zustand zurückkehren und sich dabei entdifferenzieren. So blieb in einem Versuch, der sich über 9 Jahre erstreckte, dieser embryonale Bindegewebstypus unverändert. „obgleich der ursprüngliche Spender, wenn er am Leben geblieben wäre, längst ein altes Huhn mit zähfaserigem Bindegewebe geworden wäre. Die Zellen vermehren sich endlos, ohne Differenzierung zu zeigen, genauso wie Bakterien auf geeignetem Nährboden“. „In anderen Fällen jedoch ist differenzierendes Wachstum in den Explantaten unverkennbar, z. B. bei der schon erwähnten Züchtung von Neuroblasten oder von Herzfragmenten, bei denen die Pulsation erst im Versuch beginnt. In diesen Fällen ist bisher jedoch kein endloses Wachstum erzielt worden“ (BRAXIS 1922).

Bei der Beurteilung der Deckglaskulturen und ihrer allgemein biologischen Wertung ist nun aber ein Punkt nicht außer acht zu lassen. Denn ohne Zweifel entspricht der Zustand des Überlebens im Explantat, selbst unter den günstigsten Versuchsbedingungen, nicht dem normalen und darf daher nicht ohne Vorsicht mit demselben verglichen werden. Vor allem sind bei dem Explantat ja alle normalen Nachbarschaftsbeziehungen weggefallen, durch die im lebenden Organismus ihr Verhalten reguliert und bestimmt wird. Es ist daher von vornherein kaum zu erwarten, daß z. B. die Bildung langer verzweigter Fortsätze an Zellen von Stückchen des abgetrennten Nervenrohres uns ein Bild von der formativen Tätigkeit derselben Zellen gibt, wenn sie sich im normalen Verband im Organismus befinden würden. Wie sich in Wirklichkeit die Nervenbahnen im Embryo entwickeln, darüber kann uns nur das Studium des normalen Bildungsvorganges im Embryo selbst eine richtige Vorstellung geben, so interessant auch die Erscheinung ist, wie sich an einer isolierten embryonalen Nervenzelle ihr Leben im Deckglaspräparat betätigt.

Trotz dieser Einschränkungen haben nicht nur unsere experimentellen Methoden durch die Einführung der Deckglaskulturen eine sehr verdienstliche und erfreuliche Bereicherung erfahren, sondern es ist auch durch sie ein neues Arbeitsgebiet erschlossen worden, das gewiß noch manche lohnende Ausbeute über die Lebenstätigkeit der Zellen unter veränderten Bedingungen liefern wird.

## FÜNFUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

### **Die im Organismus der Zelle enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses.**

Bei unserer Analyse der zahlreichen Faktoren der organischen Entwicklung haben wir jetzt noch auf das schwierigste Thema einzugehen, auf die Untersuchung der in der Zelle selbst enthaltenen Faktoren, welche ja schließlich bei allem, was im Organismus geschieht, die Hauptrolle spielen und dem Entwicklungsprozeß allein das der Art gemäße Gepräge aufdrücken. Bei unserer auf S. 540 gegebenen Einteilung unterschieden wir sie als die inneren Faktoren im engeren Sinne. Jeder Versuch, in sie tiefer einzudringen, stellt uns vor eine Fülle von Rätseln, welche der wunderbare Organismus der Zelle dem tiefer denkenden Forscher darbietet. Auf jeder Stufe des Entwicklungsprozesses erscheinen uns die Zellen als die in geheimnisvoller Weise wirkenden Baumeister, wenn unter dem Einfluß von Schwerkraft oder von Zug, von Licht oder Wärme, von diesem oder jenem chemischen Agens sich irgendein Gebilde gestaltet: wenn Knochenbälkchen in der Richtung von Zug- und Druckkurven entstehen, wenn an der Pflanze Blätter sich bilden, damit das Sonnenlicht auf den Chlorophyllapparat einwirken kann, oder Speicheldrüsen beim Tier sich für die Verdauung der Stärke entwickeln.

Überall aber, wo das Wirken der Zelle in Frage kommt — und das geschieht bei jedem Problem in der Biologie, wenn man es genügend weit verfolgt — beginnt ein Gebiet, welches sich schließlich einer exakten naturwissenschaftlichen Analyse entzieht. Denn einmal wissen wir so gut wie nichts von der Natur und Anordnung der kleinen Lebenseinheiten, welche den Mikrokosmos der Zelle zusammensetzen und zu deren Annahme uns bis jetzt nur eine logisch begründete und berechtigte naturwissenschaftliche Hypothese hinführt. Wir befinden uns der Organisation der Zelle gegenüber in der Lage wie ein Mechaniker, dem aufgegeben wird, aus einer nach außen hervortretenden Wirkung ein außerordentlich kompliziert zusammengesetztes mechanisches Kunstwerk, bei dem alle nur erdenkbaren Mittel physikalischer und chemischer Technik in Verwendung gekommen sind, mechanisch zu erklären, ohne daß er in die unzähligen Strukturteile einen Einblick nehmen kann, weil sie von einem festverschlossenen, undurchsichtigen Gehäuse umgeben sind.

Ebenso entziehen sich die Kräfte, die im Zellenorganismus diese oder jene Lebenserscheinung hervorrufen, auf dem derzeitigen Entwicklungsstadium der Naturwissenschaften gewöhnlich einer exakten physikalischen und chemischen Erkenntnis.

Niemand vermag durch physikalisch-chemische Analysen zu beantworten, warum an diesem oder jenem Ort unter Zug und Druck gewisse

Zellen Knochenbälkchen bilden, warum dort Zellen Speichelfermente absondern, dort zur Empfindung von Licht oder Schall oder Geruch geeignet geworden sind, oder gar sich zu einem Auge, einem Hör- oder Riechlabyrinth zusammengeordnet haben. Zwar können wir überall bei den genannten Bildungen Beziehungen zur umgebenden Natur nachweisen, die physikalisch und chemisch als notwendig erkannt und verstanden werden können; der Naturprozeß aber selbst, der zu ihrer Entstehung geführt hat, die Tätigkeit der Zelle, welche alle diese zweckmäßigen Bildungen ins Leben ruft, ist uns ebenso unverständlich wie der Prozeß des Empfindens und Denkens, der sich in unserem Sinnes- und Nervenapparat abspielt.

Es zeugt daher von einem Verkennen der Sachlage, wenn jemand behaupten wollte, die Entwicklung der Knochenstruktur oder der mechanischen Gewebe des Pflanzenkörpers nach mechanischen Prinzipien begriffen zu haben. In Wahrheit hat er nur nachgewiesen, daß der Knochen usw. nach mechanischen Prinzipien gebaut ist, was ja der Fall sein muß, wenn er mechanischen Zwecken dienen soll. Er hat somit für den Knochen denselben Nachweis geliefert wie die Physiologen vorausgegangener Jahrhunderte, als sie zeigten, daß die Kristalline des Auges nach den Prinzipien einer optisch verwendbaren Glaslinse und das ganze Auge als eine Camera obscura eingerichtet sei, oder daß die Membrana tympani des Ohres wie das Fell einer Trommel in Schwingungen gerate, oder daß der Kehlkopf wie eine membranöse Zungenpfeife wirke.

Die Entwicklung des Auges, des Ohres, des Kehlkopfes sowohl wie des Knochens hat noch niemand mechanisch begriffen; und gleiches läßt sich von jedem Entwicklungsvorgang behaupten; denn überall treffen wir auf einen Faktor, der sich zurzeit einer mechanischen Erkenntnis absohlt entzieht, der aber von allen der wichtigste ist, auf die Tätigkeit des Zellenorganismus.

Wenn wir jetzt trotzdem auf die im Organismus der Zellen enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses etwas näher eingehen, so geschieht es hauptsächlich aus zwei Gründen. Einmal liegt auch auf diesem Gebiete noch eine Reihe interessanter Tatsachen vor, die in den letzten Jahrzehnten beobachtet worden sind, und zweitens haben wir hier noch zu einigen vieldiskutierten allgemeinen Problemen der Entwicklungslehre Stellung zu nehmen, vor allen Dingen zu dem Problem der Vererbung.

Wir beginnen unsere Betrachtung mit den Zellen, welche bei dem vielzelligen höheren Organismus den Ausgangspunkt einer neuen Individualentwicklung oder Ontogenie bilden, dem Ei und dem Samenfaden.

Beide haben, wie schon im ersten Hauptteil besprochen wurde (S. 400—405), keine andere Organisation als diejenige einer Zelle; sie haben daher auch auf den Bau des aus ihrer Vereinigung entstehenden Geschöpfes keinen anderen Bezug, als daß sie Zelleigenschaften besitzen, welche für eine bestimmte Spezies und für ein bestimmtes Individuum derselben spezifisch sind. Ferner wurde schon im Kap. XII das Axiom aufgestellt, daß im Samenfaden die Charaktere der Spezies und die Besonderheiten des Individuums als Zelleigenschaften ebenso gut enthalten sind als im Ei.

Nun sind aber Ei und Samenfaden in ihrer Größe, in der Quantität und Qualität ihres Stoffes, sowie überhaupt in vielen Eigenschaften sehr verschieden voneinander und tragen dadurch zu der Zusammensetzung

des aus ihrer Verschmelzung entstehenden Entwicklungsproduktes in sehr ungleicher Weise bei. Sie sind eben nicht mehr embryonale, sondern für bestimmte Aufgaben, die sie beim Befruchtungsprozeß zu erfüllen haben, hochgradig differenzierte Zellen. Daraus folgt, daß wir an ihnen ebenso wie bei allen differenzierten Zellen in der schon früher ausführlich dargestellten Weise (S. 514) zwei verschiedene Gruppen von Eigenschaften zu unterscheiden haben:

1. Eigenschaften, die ihnen beiden gemeinsam sind und die sie als Erbeil einer gemeinsamen Stammzelle erhalten haben, also Eigenschaften die nach unserer Theorie der Biogenese in dem Besitz eines gleichartigen Idioplasmas begründet sind.

2. Spezialeigenschaften, die für Ei- und Samenfaden besondere sind, und die sie erst infolge des geschlechtlichen Differenzierungsprozesses, wie alle different gewordenen Gewebszellen, in dieser oder jener Weise nachträglich erworben haben.

Der Samenfaden, vollständig entblößt von Reservestoffen, ist die allerkleinste Zelle des tierischen Körpers geworden. Mit einer Geißel ausgerüstet und dadurch zur Fortbewegung fähig, ist er lediglich für den Zweck der Besamung differenziert. Es ist daher kein Wunder, daß man früher wegen seiner Kleinheit seinen Anteil am Entwicklungsprozeß ganz übersehen hat und auch jetzt noch häufig dazu neigt, ihn zu gering einzuschätzen. Ganz im Gegensatz zu ihm ist die Eizelle mehr oder minder reich mit Stoffen gefüllt, die den Zweck haben, den sich bildenden Embryo für längere Zeit zum Teil unabhängig von äußerer Nahrungszufuhr zu machen. Sie ist dadurch gleichsam zu einem Nahrungsreservoir und zugleich die größte Zelle des tierischen Organismus geworden.

Wenn mit der Befruchtung der Eizelle der Entwicklungsprozeß, der zur Entstehung eines neuen vielzelligen Organismus führt, beginnt, so sind natürlich beide Gruppen von Eigenschaften Faktoren, welche innerhalb der Zelle gelegen den Ablauf der Entwicklung beeinflussen und daher bei der Erklärung berücksichtigt werden müssen. Ehe wir aber mit der Analyse dieser zwei von uns unterschiedenen Gruppen von inneren Entwicklungsfaktoren beginnen, wollen wir zunächst untersuchen, wie die Spezialeigenschaften der reifen Eizelle, die sie vom Samenfaden unterscheiden, sich allmählich entwickelt haben. Denn es gibt ein Stadium, wo die weiblichen und männlichen Geschlechtszellen sich durch unsere Untersuchungsmittel nicht unterscheiden lassen, wo sie als Urei- und Ursamenzelle äußerlich einander gleich sind.

Die erste Periode der Eientwicklung: Der Erwerb von histologischen Spezialeigenschaften durch den Prozeß des Eiwachstums.

Die erste Periode der Eientwicklung ist besonders dadurch charakterisiert, daß die undifferenzierte, embryonale Ureizelle in ein längere Zeit anhaltendes Wachstum eintritt, wodurch sie schließlich alle übrigen Zellen des tierischen Organismus an Größe übertrifft. An dieser Größenzunahme beteiligen sich Protoplasma und Kern, dessen Umwandlung in das Keimbläschen schon früher beschrieben worden ist. Außerdem werden aber in der Eizelle in großer Menge deutoplasmatische Elemente, wie Dotterplättchen, Glykogen und andere Reservestoffe gespeichert, die von der Eizelle aus den umgebenden Körpersäften assimiliert und im Zellinneren abgelagert werden. In der Regel genügt allerdings nicht die eigene Tätig-

keit der Zelle, um all das Material zu assimilieren, das die reife Eizelle am Ende der Wachstumsperiode besitzt; vielmehr übernehmen außerdem nach andere benachbarte Hilfs- oder Nährzellen die Lieferung von Nahrungsstoffen, die meist durch Protoplasmafäden in Form von direkt speicherbaren Sekreten der Eizelle zugeführt werden (Fig. 101); nur in seltenen extremen Fällen werden die gesauten Nährzellen von der Eizelle als Nahrungsmaterial verwandt, indem sie vom Protoplasma der Eizelle umflossen und wie die Bakterien von den Phagozyten gefressen und assimiliert werden.

An der wachsenden Eizelle läßt sich nun auch wieder sehr schön die aktive Rolle des Zellkerns bei der Anbildung der Reservestoffe nachweisen. Bei denjenigen Eiern nämlich, die keine oder nur wenige Nährzellen besitzen und ihr Dentoplasma selber aufbauen müssen, weisen die Keimbläschen zahlreiche Nukleolen auf, und die Chromosomen nehmen die bereits früher (S. 47) beschriebenen, mit Flaschenbürsten verglichenen Formen an, wodurch ihre Oberfläche außerordentlich vergrößert wird. Diejenigen Eier aber, die von zahlreichen Nährzellen die Reservestoffe schon im fertigen, direkt speicherbaren Zustande geliefert bekommen, lassen diese besonderen, auf eine aktive Tätigkeit des Kerns deutenden Strukturen in ihren Keimbläschen mehr oder minder ganz vermissen. Durch die von Fall zu Fall wechselnde quantitative und qualitative Beschaffenheit und Verteilung dieser teils von besonderen Nährzellen gelieferten, teils unter dem Einfluß des Eikerns neu entstandenen Reservestoffe erhalten die Eier der verschiedenen Tierarten eine ganz bestimmte, oft scharf ausgeprägte Spezialorganisation, die in den einzelnen Tierklassen große Verschiedenheiten darbietet.

So gewinnen die Eier je nach der Tierart durch die eigentümliche Verteilung der Dottermaterialien bald eine kugelige oder eine ovale, bald eine mehr birnenförmige oder schließlich zylindrische Gestalt, und da das Dentoplasma häufig ein schwereres spezifisches Gewicht besitzt als das Protoplasma, so sammelt sich das schwerere Material stärker an dem einen Pol der Eizelle an, dieselbe wird dadurch polar differenziert. Bei manchen dieser polar differenzierten Eier hat sich zugleich noch eine bilaterale symmetrische Organisation ausgebildet; die Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischen Wert sind dann zu beiden Seiten einer Symmetrieebene gleichmäßig verteilt. Da die Symmetrieebene sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen wird, kommt ihr auch meistens noch die Bedeutung einer Gleichgewichtsebene zu.

Wie Eier mit bilateraler Symmetrie, gibt es auch solche, in welchen Protoplasma und Dentoplasma nach einem radiären Typus verteilt sind; Beispiele hierfür liefern die Ctenophoren. Eine besonders eigentümliche Organisation zeigen schließlich die Eier vieler Mollusken, welche dem erst neuerdings unterschiedenen Spiraltypus angehören.

Wir werden gleich sehen, daß diese durch die Spezialigenschaften der Eizelle gegebenen Faktoren eine wichtige Rolle auch bei der weiteren Entwicklung des Eies spielen; vorher müssen wir aber noch die Veränderungen besprechen, die sich nach beendetem Eiwachstum in typischer Weise am Keimbläschen abspielen und die definitive Reife des Eies bewirken. Trotz der im Vergleich zu anderen Zellen gewaltigen Dimensionen, zu denen das Keimbläschen während des Eiwachstums herangewachsen ist, bilden sich aus seiner Substanz doch nicht mehr Chromosomen, als bei jeder anderen sich teilenden Zelle desselben artgleichen Organis-

mus. Nach der Auflösung des Keimbläschens machen dann die Chromosomen die beiden Reifeteilungen durch, als deren Resultat vier haploide Kerne entstehen, von denen einer den definitiven Eikern liefert, drei mit den Polzellen ausgeschieden werden. Alle diese Vorgänge, die für den Vererbungsmechanismus von grundlegender Bedeutung sind, wurden bereits im ersten Teil im Kap. X und Kap. XI ausführlich gewürdigt. Uns interessieren hier mehr die quantitativen Beziehungen, die zwischen dem Keimbläschen und den vier neugebildeten haploiden Kernen bestehen. Auf diese hat GODLEWSKI zuerst aufmerksam gemacht und beim Seeigel durch Messungen zeigen können, daß die vier haploiden Kerne zusammen viel kleiner sind als das Keimbläschen. Es muß also ein großer Teil des Materiales, das im unreifen Ei im Kern lokalisiert war, im reifen Ei in das Plasma verlagert worden sein, wo es sich auch mikrochemisch in Form von Nukleinsäuren nachweisen läßt (MASING) und als kernbildender Stoff eine wichtige Rolle beim Furchungsprozeß spielt. Durch diese Elimination von Kernsubstanz in das Eioplasma wird aber die Kernplasmarelation (siehe Kap. XIII) außerordentlich verändert. War sie nach den Untersuchungen von GODLEWSKI beim unreifen Ei 1 : 6,6, so betrug sie beim reifen Ei und ebenso in den Richtungskörperchen etwa 1 : 390.

Das Resultat des Eiwachstums- und Reifeprozesses ist also eine hochgradig differenzierte Zelle, die eine relativ große Menge Protoplasma, aber nur einen kleinen Kern mit haploider Chromosomenzahl besitzt, wodurch eine große Kernplasmaspannung verursacht wird. In dem Zellplasma sind einmal Stoffe vorhanden, die in dasselbe durch die Auflösung des Keimbläschens verlagert worden sind, ferner deutoplasmatische Reservematerialien, die, unter der Mitwirkung des Kerns gebildet, dem Ei eine spezifische Form und Struktur geben. In dieses für seine besondere Funktion so spezialisierte Ei dringt nun der Samenfaden ein, und damit beginnt die nächste Periode der Entwicklung, die wir nunmehr betrachten wollen.

#### Die zweite Periode der Eientwicklung: Der Furchungsprozeß.

Durch die Verschmelzung von Ei- und Samenkern wird die große Kernplasmaspannung nur wenig vermindert; um das Mißverhältnis zwischen Kern und Plasma wieder auszugleichen, beginnt daher der nunmehr je zur Hälfte aus mütterlichem und väterlichem Chromatin bestehende Eikern sich zu wiederholten Malen rasch hintereinander zu vermehren und dabei von Teilung zu Teilung die Chromatinmenge jedesmal zu verdoppeln. Dieser Kernvermehrungsprozeß erfolgt auf Kosten und unter Aufbrauch der im Plasma lokalisierten, aus dem Keimbläschen stammenden kernbildenden Stoffe, während das Eioplasma und die Reservestoffe keine wesentliche Veränderung erfahren; nur wird, da mit jeder Kernteilung auch eine Plasmateilung verknüpft ist, das Ei in zahlreiche Zellen zerlegt. Das Ende des Furchungsprozesses tritt dann ein, wenn der Vorrat an kernbildenden Stoffen im Plasma erschöpft ist und damit die Kernplasmarelation wieder derjenigen des unreifen Eies vor der Auflösung des Keimbläschens gleicht (GODLEWSKI). Die Werte, die GODLEWSKI für das Seeigelei berechnete, sind folgende: im unreifen Ei fand sich das Verhältnis Kern : Plasma = 1 : 6,6, im reifen Ei 1 : 391, im Blastulakeim am Ende des Furchungsprozesses 1 : 7,1;

dementsprechend betrug das Kernvolumen der Oocyte 41,5, des reifen Eies 1,1, die Summe der Kernvolumina der Blastula 35,3.

Die Volumina der Kernsubstanzen sind also im unreifen Ei und der Blastula annähernd gleich; während aber das Kernmaterial im unreifen Ei in dem einen großen Keimbläschen lokalisiert ist, befindet es sich am Ende des Furchungsprozesses auf zahlreiche Einzelkerne verteilt. Diese Umgruppierung hat, wie GODLEWSKI mit Recht hervorhebt, die wichtige Folge, daß die Kernoberfläche, die den Kontakt des Kerns mit dem Protoplasma herstellt, durch die Verteilung des Kernmaterials auf viele kleine Kerne eine erhebliche Vergrößerung erfährt; so steigt beim Seeigel nach den Messungen von GODLEWSKI die Oberfläche des Kernapparates im Blastulastadium auf das Zehnfache des unreifen Eies. Noch bedeutungsvoller ist aber unserer Meinung nach die qualitative Veränderung des Kernmaterials durch die gewaltige Vermehrung der Chromosomenzahl während des Furchungsprozesses. Bildete sich aus dem Keimbläschen trotz seiner riesigen Dimensionen nur die diploide Normalzahl von Chromosomen, so ist am Ende des Furchungsprozesses jeder einzelne Kern imstande, die gleiche diploide Chromosomenzahl, die jetzt allerdings zur Hälfte väterlicher Herkunft ist, bei der Teilung aus dem Ruhestadium hervorgehen zu lassen. Da nun die Blastula beim Seeigel aus mehr als 1000 Zellen besteht, so hat also die Chromosomenzahl und die Chromatinmenge durch den Furchungsprozeß eine über tausendfache Vermehrung erfahren.

Gegenüber dieser gewaltigen Zunahme der Chromosomenzahl und Chromatinmenge ist die ursprünglich im unreifen Ei befindliche Plasmamasse bis zum Blastulastadium quantitativ unverändert geblieben; aber durch den Furchungsprozeß sind zahlreiche Grenzflächen und dadurch neuartige Beziehungen zwischen den einzelnen Plasmabezirken geschaffen worden. Die Individualität des Eies als einer Zelle hat sich, wie O. HERTWIG sagt, in viele Zellenindividualitäten umgewandelt, und diese neugebildeten Zellen sind unter sich häufig äußerst ungleichartig, bald sind sie klein und dotterarm, bald groß und dotterreich, oder es sind gar ganze Eibezirke auf dem Blastulastadium nachweisbar, die gar nicht in Zellen zerlegt worden sind. So ist denn das Endresultat des Furchungsprozesses bei den einzelnen Tierarten oft, rein äußerlich betrachtet, ein sehr verschiedenes. Die Ursachen sind in erster Linie in der verschiedenartigen Beschaffenheit und Verteilung der Reservestoffe in der Eizelle zu suchen.

Der sehr eingreifende, gewissermaßen richtende Einfluß, den die Form des Eies und die Differenzierung vornehmlich seines deutoplasmatischen Inhaltes auf den Furchungsprozeß und daran anschließend auch noch auf die weiteren Entwicklungsstadien ausübt, ist schon von HAECKEL in seiner Gastraeathorie bei der Erklärung der verschiedenen Formen der Blastula und Gastrula in ausgezeichneter Weise verwertet worden. Denn durch die Zerlegung des Eikörpers in immer zahlreichere Zellen wird am Anfang der Entwicklung weder die Form des Eies, noch die ursprünglich gegebene ungleiche Verteilung seiner verschiedenen Substanzen in nennenswerter Weise verändert, wie schon früher auseinandergesetzt wurde. Daher müssen das ungefurchte Ei und die aus ihm hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Übereinstimmungen aufweisen. Die in der sich entwickelnden Stoffmasse enthaltenen Richtungen und Unterschiede gehen einfach von dem

einen auf das nächste Stadium über. Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase: ein kugeliges, polar differenziertes und eventuell bilateral symmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe **Symmetrie-** und **Gleichgewichtsebene** besitzen, da es für dieses Verhältnis gleichgültig ist, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen großen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler, denselben Raum einnehmender Zellen verteilt sind.

Im allgemeinen sind hierbei folgende Punkte zu beachten:

1. Form und stoffliche Differenzierung der Eizelle bestimmen die Richtungen ihrer ersten Teilebenen, die mit einem hohen Grade von Gesetzmäßigkeit auftreten. Es kommen hierbei zum Teil auch die

Fig. 474 a.



Fig. 475 a.



Fig. 476 a.



Fig. 474 b.



Fig. 475 b.



Fig. 476 b.

Fig. 474—476. Drei Furchungsstadien von *Rana fusca*. jedes Ei einmal von vorn (a) und von hinten (b) gesehen, um zu zeigen, daß das lichtere Feld auf allen drei Entwicklungsstadien auf der hinteren Seite des Embryos mehr Raum einnimmt als auf der vorderen. Nach O. SCHULTZE.

im IX. Kapitel (S. 246) auseinandergesetzten, schon im Jahre 1884 von O. HERTWIG formulierten Regeln zur Geltung.

Bei vielen Eiern bildet sich durch die ersten Furchungslinien ein sehr regelmäßiges Zellenmosaik aus. Mit dem Studium desselben bei Vertretern der verschiedensten Tierabteilungen haben sich zahlreiche Forscher beschäftigt und uns durch mühsame Untersuchungen interessante Einblicke in die hier vorliegenden Gesetzmäßigkeiten verschafft. Eine zusammenfassende, sehr ausführliche Darstellung der verschiedenen im Tierreich vorkommenden, wichtigsten Typen des Furchungsprozesses haben uns neuerdings KORSCHULT und HEIDER im allgemeinen Teil ihres Lehrbuches gegeben, auf welchen betreffs weiterer Einzelheiten verwiesen wird. Bei genauer Betrachtung des Zellenmosaiks vieler Eier kann man ohne Schwierigkeit eine linke und rechte Hälfte, ein vorderes und hinteres Ende in einer Weise unterscheiden, die der Orientierung des



später erkennbar werdenden embryonalen Körpers entspricht. Auch hierfür einige Beispiele:

Beim Froschei fällt unter normalen Verhältnissen die erste Teilebene (Fig. 474) mit der Symmetrieebene mehr oder minder zusammen, desgleichen die spätere Medianebene des Embryos. Hierdurch wurde ROUX veranlaßt, der ersten Teilung die Aufgabe zuzuschreiben, das Bildungsmaterial der linken und rechten Körperhälfte voneinander zu sondern.

Eine polare Differenzierung und eine bilaterale symmetrische Organisation ist auch äußerlich bei den Eiern der Amphibien zu erkennen (NEWPORT, PFLÜGER, ROUX, OSCAR SCHULTZE). Namentlich auffällig ist sie bei *Rana esculenta*. Bald nach der Befruchtung stellt sich das Ei so ein, daß bei Betrachtung von oben an einem Rand der unpigmentierte Dotter in Form eines Halbmondes zu sehen ist. Eine den Halbmond unter rechtem Winkel und lotrecht schneidende Ebene zerlegt das Ei in zwei symmetrische Hälften. Weniger deutlich, aber doch erkennbar ist die bilaterale Symmetrie auch am Ei von *Rana fusca* (siehe Fig. 474 a). Es grenzen sich nämlich nach den Beobachtungen von OSCAR

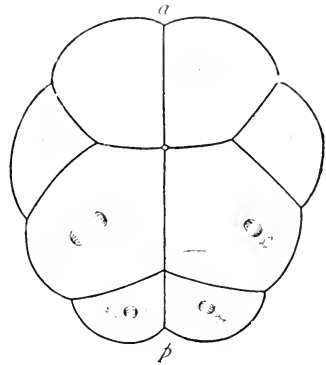


Fig. 477. Bilaterales Stadium von 16 Zellen vom Ei von *Clavellina*. Nach VAN BENEDEK und JULIN. a Vorderes, p hinteres Ende.

Fig. 478.

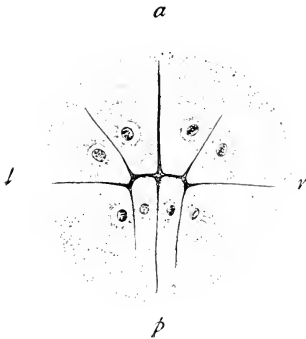


Fig. 479.

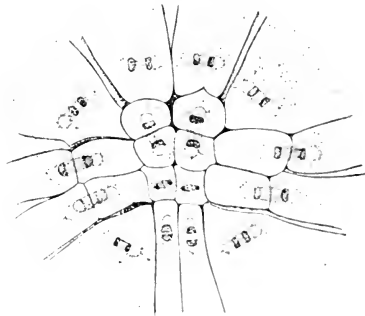


Fig. 478 und 479. Zwei bilateral-symmetrische Furchungsstadien vom Cephalopodenei. Nach WATASÉ. a Vorderes, p hinteres Ende; r rechte, l linke Seite.

SCHULTZE die pigmentierte obere und die pigmentfreie und daher gelb aussehende untere Hälfte der Kugel so gegeneinander ab, daß an der

späteren hinteren Seite das helle Dotterfeld bis über den Äquator höher hinaufreicht (Fig. 474 *b*), während vorn umgekehrt die Oberfläche noch eine Strecke unter dem Äquator schwarz pigmentiert ist. Von vorn gesehen, zeigt daher das Ei ein viel kleineres Dotterfeld (Fig. 474 *a*) als bei Betrachtung von hinten (Fig. 474 *b*).

Ein weiteres sehr schönes, bilateral symmetrisches Zellenmosaik liefern die ersten Furchungsstadien des Eies von *Clavellina*, einer Ascidie, und des Cephalopodeneies. Nach den Untersuchungen von VAN BENEDEK und JULIN liefert das Stadium von 16 Zellen das vorstehende Bild (Fig. 477), in welchem die Linie *ap* die Symmetrieebene des Eies darstellt, mit welcher sowohl die erste Teilebene als auch die spätere Medianebene des Embryos zusammenfällt. Gleichzeitig kann man nach der verschiedenen Größe der Zellen das spätere Kopfende (*a*) und das Schwanzende (*p*) bestimmen.

Auch in den Figuren 478 und 479, welche vom Cephalopodenei das Achtzellenstadium und ein Stadium von 22 Zellen nach WATASÉ darstellen, ist die bilaterale Symmetrie sehr deutlich ausgeprägt. Die erste Furchungsebene *ap* fällt mit der embryonalen Medianebene ebenfalls zusammen. Kopf- (*a*) und Schwanzende (*p*) wird an der sehr verschiedenen Größe der Zellen unterscheidbar.

2. Die Form und die stoffliche Differenzierung der Eizelle üben einen Einfluß auf die Größe und Beschaffenheit der sich entwickelnden Embryonalzellen aus. Bei dem Furchungsprozeß sind nämlich die einzigen Stoffteilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Teilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung auseinanderrücken, als ob sie sich wie die gleichnamigen Pole zweier Magnete gegenseitig abstießen. Hiervon abgesehen, wird durch die Zerlegung der großen Eizelle in immer kleiner werdende Tochterzellen die von vornherein gegebene räumliche Verteilung der Stoffteile von verschiedener Schwere und von verschiedenem chemisch-biologischen Wert im ganzen wenig geändert. Die durch Teilung sich vermehrenden Kerne kommen daher mit stofflich verschiedenen Bezirken zusammen und grenzen sich in ihnen zu Embryonalzellen ab, die je nach den einzelnen Tierabteilungen und je nach der ihnen eigenen primären Eistruktur typische Verschiedenheiten in ihrer stofflichen Zusammensetzung darbieten. — So sind, um ein relativ einfaches Beispiel anzuführen, bei den polar differenzierten Eiern der Amphibien die nach unten gelagerten Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien reicher an Deutoplasma, die nach oben gelegenen dagegen reicher an Protoplasma. In anderen Fällen (Nematoden, Anneliden, Ascidien, Mollusken) ist zwischen den Embryonalzellen nach Ablauf der ersten Furchungsstadien noch eine weit tiefer greifende Verschiedenheit in der Zusammensetzung aus ungleichen Stoffgemischen zu beobachten, die sich an der Färbung und Pigmentierung, in dem größeren oder geringeren Gehalt an Protoplasma, in der Form der Dottereinschlüsse, in der Größe und Zahl der Granula und Dotterplättchen und ähnlichen Dingen dem Beobachter zu erkennen gibt.

Ferner hängt mit der Verschiedenheit ihres Inhaltes meist auch ein Unterschied in der Größe der Embryonalzellen zusammen. Zum Teil rührt dies, wie von O. HERTWIG im Jahre 1884 nachgewiesen und schon auf S. 246 erwähnt ist, davon her, daß sich der Kern stets nach dem

protoplasmareichen Abschnitt der Zelle umbewegt; er sucht, nicht in Protoplasma und Kern ja in den mannigfachsten Weenschwankungen stehen, wie O. HERTWIG sich ausdrückte, stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen. Um uns wieder an ein einfacheres Beispiel zu halten, rückt nach der Befruchtung der Kern im polar differenzierten Ei der An-

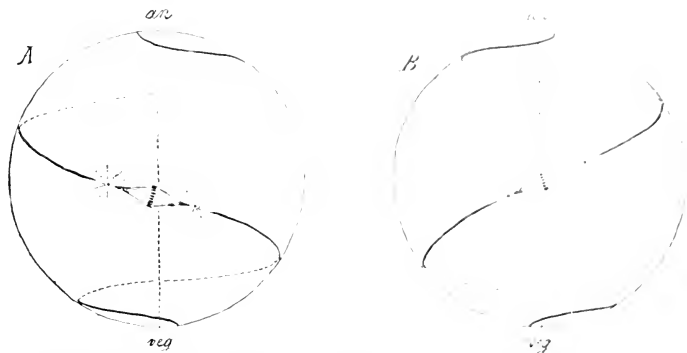


Fig. 480 *A* und *B*. Lage der Furchungsspindel im Eizell beim Spiraltypus. *A* bei dextrotroper, *B* bei laetrotroper Teilung. *an* animaler, *veg* vegetativer Pol der Eizelle. Nach HEIDER und KORSCHULT.

phibien nach dem animalen Pole hin und kommt exzentrisch zu liegen. Infolgedessen werden hier durch die dritte Teilung Zellen von ungleicher Größe, vier kleine animale und vier große vegetative (Fig. 475) gebildet. Außerdem wird die Ungleichheit der Zellen noch dadurch gesteigert, daß nach der von BALFOUR und RYAN aufgestellten Regel protoplasmareiche Zellen sich rascher teilen als protoplasmaärmere. Infolge beider Momente müssen sich im Ei verschiedene Bezirke ungleich groß und mit verschiedener Geschwindigkeit sich vermehrender Zellen ausbilden. Bezirke, welche schon vor der Teilung in der beschriebenen Organisation der Eizelle begründet sind. Nur werden die Ungleichheiten, die anfangs zum Teil kaum wahrnehmbar sind, im Laufe der Entwicklung immer schärfer ausgeprägt.

Noch mehr wie in diesem Fall zeigen viele Mosaikier von Nematoden, Anneliden, Mollusken, Tunikaten weitgehende und unter normalen Verhältnissen streng gesetzmäßige Unterschiede sowohl in der stofflichen Zusammensetzung als auch in der ungleichen Größe der Embryonalzellen, in dem Zahlenverhältnis, in dem sie zueinander auftreten, und in der Anordnung der ungleichen Elemente.

Einen besonders eigentümlichen Verlauf des Furchungsprozesses zeigen die Eier der Mollusken, die dem Spiraltypus angehören. Bei ihnen sind die verschiedensten Eimaterialien so angeordnet, das die aus dem

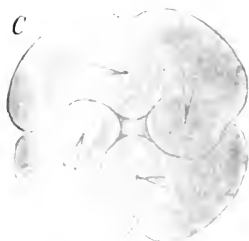


Fig. 481. Stellung der Spindeln beim Spiraltypus bei Vorbereitung des Eies zur Teilung in acht Zellen in der Ansicht vom animalen Pol. Nach HEIDER und KORSCHULT.

Keimkern entstehende Spindel im Verhältnis zur Eiachse eine schräge Stellung einnimmt (Fig. 480 *A, B*). Infolgedessen erfolgt auch die erste Teilebene in einer schrägen Richtung senkrecht zur Achse der Spindel. Ebenso ist auf den sich wieder anschließenden Teilstadien (Fig. 481) noch lange Zeit eine schräge Stellung der Spindeln in den Embryonalzellen zu beobachten, wobei sich eine Alternanz der Spindelrichtung bei den aufeinanderfolgenden Stadien bemerkbar macht. Je nach der Richtung der Spindel in ihrem Verhältnis zur Eiachse bezeichnet man dieselbe als dextrope (Fig. 480 *A*) und läotrope (Fig. 480 *B*) oder als rechts- oder linkswendige, und ebenso die daraus hervorgehenden Teilungen und die Stellungen der Embryonalzellen zueinander.

Das Endresultat unserer Untersuchung über die zweite Periode der Eientwicklung läßt sich nunmehr etwa folgendermaßen kurz zusammenfassen: Durch starke Vermehrung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, die unter Anbruch der im Plasma des reifen Eies lokalisierten kernbildenden Stoffe und Wiederherstellung der normalen Kernplasmarelation eine große Anzahl von Kernen gebildet haben, ist eine vielzellige Keimblase entstanden. Das Plasma ist dabei aber der Masse nach unverändert geblieben und nur insofern anders organisiert, als es in zahlreiche ungleiche Zellen zerlegt ist. Diese sind unter sich ungleichwertig, da die ursprünglich im befruchteten Ei gegebene ungleiche Verteilung der verschiedenartigen plasmatischen Substanzen und Reservestoffe, die die spezielle Struktur der Eizelle bedingen, sich durch den Furchungsprozeß nicht nennenswert geändert hat.

Die dritte Periode der Eientwicklung: Die Bildung embryonaler Organe (die Gastrulation und Keimblattbildung).

Mit dem Anbruch der kernbildenden Stoffe (vgl. Kap. XIII, S. 435) ist der Furchungsprozeß beendet, dessen Hauptcharakteristikum die Zerlegung des Eies in zahlreiche kernhaltige Zellen ohne gleichzeitige Plasmavermehrung war. Die dritte Periode der Eientwicklung zeigt ebenfalls eine starke Vermehrung von Zellen, die aber ganz im Gegensatz zu der vorhergehenden Periode ein starkes Plasmawachstum aufweist. Die Zellen der Blastula verdoppeln, genau so wie alle übrigen Zellen, die wachsen, gleichzeitig ihre Kern- und Plasmamenge, um damit ihre Teilungsfähigkeit zu erlangen. Dabei wird das hierfür nötige Zellwachstum zunächst auf Kosten der Reservestoffe bewerkstelligt, die unter dem bestimmenden Einfluß des Kerns (S. 451) unter Wasseraufnahme in Plasma und Kernsubstanz umgewandelt werden. Da nun aber die einzelnen Zellen der Blastula durch den Furchungsprozeß einen ungleichen Gehalt an solchen Deutoplasmasubstanzen mitgeteilt bekommen haben, so wachsen die einen rascher, die andern langsamer, je nach dem Verhältnis zwischen Kern und Plasma einerseits und dem quantitativ und qualitativ verschiedenen Dottermaterial andererseits. Ungleiches Wachstum von einzelnen Zellen und Zellgruppen im Zellverbande führt aber zu lokalen Druck- und Spannungsdifferenzen; daraus resultieren wiederum Zellverschiebungen, Ein- und Ausstülpung von Zellmaterial, und so entstehen, wie in Kap. XXX noch näher beschrieben wird, neue Formen und Organe, die einen wichtigen neuen Schritt zur definitiven Gestaltung des vielzelligen tierischen Organismus bedeuten.

Auch in dieser Entwicklungsperiode läßt sich der Einfluß der ursprünglichen Eistruktur noch deutlich nachweisen. Denn der Ort und die

Richtung der Wachstumsprozesse wird durch die Anordnung der ungleichen Zellen der Blastula bestimmt.

So wird am microblastischen Ei der Fische, Reptilien und Vögel der embryonale Entwicklungsprozeß auf eine kleine Stelle des gewaltigen Eies, auf eine Keimscheibe, beschränkt: von ihrem Rand geht die Gastrulaeinstülpung aus. Ebenso vollzieht sich die Urmundbildung am Ei der Amphibien stets an der Übergangsstelle der animalen in die vegetative Hälfte der Keimblase innerhalb der sogenannten Randzone usw.

Ja, es lassen sich sogar bei den Wirbeltieren, wie es scheint, noch genauere Lokalisationen vornehmen, indem der Bereich, wo die kleinsten und am raschesten sich teilenden Embryonalzellen liegen, zum Ort der Gastrulaeinstülpung wird. Ist dieser aber einmal gegeben, so ist über die Lage und Richtung, in welcher sich eine Reihe anderer Organdifferenzierungen vollziehen muß, entschieden: so über den Ort, an welchem sich die vordere Hirnplatte und das vordere Chordaende anlegen müssen. Es ist gewissermaßen ein fester Kristallisationsmittelpunkt für die tierische Formbildung gegeben. Von beiden Enden der Urmundrinne aus setzt sich der Einstülpungsprozeß kontinuierlich fort und zieht einen Zellenbezirk nach dem anderen in die von einer kleinen Stelle aus eingeleitete Substanzbewegung mit allen ihren weiteren Folgen mit hinein.

Als Beispiele für derartige Lokalisationen benutzen wir das Hühner- und das Froschei.

An der Keimscheibe des Hühnereies zeigen sich schon während des Furchungsprozesses Merkmale, die eine vordere und hintere Hälfte unterscheiden lassen. Denn vorn verläuft die Furchung an der Keimscheibe etwas langsamer als hinten. Dort findet man größere, hier kleinere und zahlreichere Embryonalzellen (OELLACHER, KÖLLIKER, DÜVAL). Am kleinzelligen Rand entsteht später die Sichelrinne, auf dem vor ihr gelegenen Feld die Medullarplatte.

In ähnlicher Weise gibt OSCAR SCHULTZE für das Froschei an, daß auf dem Morulastadium sich zwei gegenüberliegende Bezirke in der Randzone finden, die er als vorderen und hinteren unterscheidet (Fig. 476). Der hintere Bezirk (Fig. 476 *b*) enthält viel kleinere Embryonalzellen als der vordere (Fig. 476 *a*). Auch reicht an ihm die pigmentierte Oberfläche viel weniger weit nach abwärts als vorn und läßt daher ein größeres, helleres Dotterfeld erkennen, in welchem sich später der Urmund anlegt. Im Bereich der kleinsten Zellen, oberhalb des höchsten Punktes des Pigmentrandes, ist nach SCHULTZE das jetzt schon erkennbare Material für das Zentralnervensystem (Hirnplatte) auf einen verhältnismäßig kleinen Raum zusammengedrängt.

Wenn man, durch äußere Momente geleitet, die Stelle wird erkennen können, an welcher am Ei des Hühnchens oder des Frosches vor Beginn der Furchung das Protoplasma in stärkster Konzentration angesammelt ist, so wird man wahrscheinlich instande sein, auch annähernd vorauszusagen, in welcher Gegend sich später die erste Urmundeinstülpung zeigen wird. Denn an der Stelle der größten Plasmakonzentration werden beim Furchungsprozeß später die kleinsten Zellen entstehen und wird weiterhin die Wand der Keimblase die zur Entfaltung geeignetste Beschaffenheit annehmen.

Eines der schönsten und auffälligsten Beispiele von enger Beziehung der ursprünglichen Plasmastruktur der eben befruchteten Eizelle zu der

späteren Form des Körpers und zu Eigentümlichkeiten in der Lagerung seiner Organe liefern uns die Schnecken. Die meisten Schnecken haben rechtsgewundene Schalen, deren Höhle von dem gleichgewundenen Eingeweidesack angefüllt wird. Dementsprechend zeigt auch das Ei den schon früher besprochenen Spiraltypus und die erste Kernspindel nimmt eine dextrope Stellung ein, wodurch die erste Teilebene und alle nachfolgenden in ein bestimmtes und unter normalen Verhältnissen gesetzmäßiges Lageverhältnis zueinander geraten.

Nun gibt es aber unter den Gastropoden auch einzelne Arten, wie *Physa font.*, *Planorbis marg.*, *Ancylus rivul.*, deren Schalen mit ihrem Inhalt links gewunden sind. Die Folge davon ist „ein vollständiger

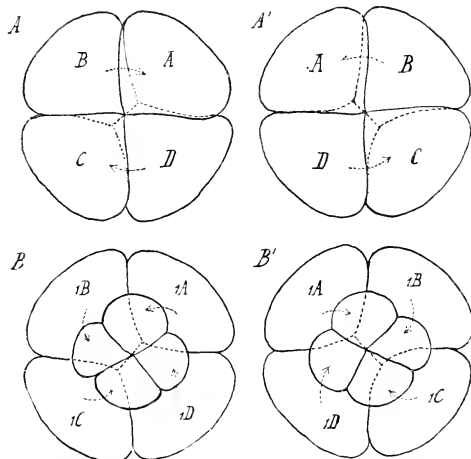


Fig. 482. Schematische Darstellung der Furchung bei rechtsgewundenen und linksgewundenen Gastropoden. Nach CONKLIN. Sämtliche Ansichten vom animalen Pol.  $A^1$   $B^1$  normaler Furchungstypus,  $A$   $B$  inverser Furchungstypus,  $A$  und  $A^1$  Stadium der Vierteilung,  $B$  und  $B^1$  Stadium der Achteilung.

läotropen Charakter (Fig. 482  $A$  und  $B$ ). HEIDER und KORSCHOLT gebrauchen hierfür den Ausdruck „eines vollständigen Situs inversus der Blastomeren“, welcher dem späteren Situs inversus viscerum entspricht.

Als letztes Beispiel dafür, daß die Anwesenheit von reichlichem Dottermaterial die Gestaltung des Embryos auch noch auf sehr späten Stadien des Entwicklungsprozesses beeinflußt, seien noch die Wirbeltiere genannt. Denn man bedenke nur, daß hiermit die bruchsackartige Ausstülpung des Darmkanals und der Bauchwand, der sogenannte Dottersack, bei vielen Fischen und allen Amnioten zusammenhängt, daß ferner der Dottersack wieder das eigentümliche Gefäßsystem der *Vasa omphalomesenterica* zur Resorption der Dotterbestandteile bedingt, ja daß die ganze Ausbildung der Embryonalhüllen (Amnion, seröse Hülle, Allantois) mit dem Dottergehalt des Eies in einem gewissen ursächlichen Zusammenhang steht.

Situs inversus viscerum, derart, daß z. B. die Mantelöffnung, der After und die Genitalöffnung links gelegen ist“ (HEIDER und KORSCHOLT). In wie engen Beziehungen hierzu schon die ursprüngliche Eistruktur steht, geht auf das klarste daraus hervor, daß alle oben genannten Schnecken anstatt des gewöhnlichen dextropten einen läotropen Spiraltypus ihrer Eier zeigen. Anstatt dextropt wird die erste Kernspindel läotrop eingestellt (Fig. 476  $B$ ). Infolgedessen haben alle Teilungen, welche bei normalen Mollusken im dextropten Sinne verlaufen, bei diesen Formen einen

In diesem Sinne bezeichnete O. HERTWIG in einer Abhandlung, in der er auf die oben besprochenen Beziehungen aufmerksam gemacht hat, das eben befruchtete Ei gewissermaßen als eine Form, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen muß. Oder an einer anderen Stelle heißt es: Die in der Form des Eies und in der Differenzierung seines Inhaltes gegebenen Verhältnisse üben auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen einen sehr eingreifenden, gewissermaßen richtenden Einfluß aus.

So wichtig aber auch der Einfluß der ursprünglichen Ei-Struktur für den Ablauf der Wachstumsprozesse in dieser Periode ist, so dürfen wir ihm doch nicht überschätzen. Das Deutoplasma liefert doch nur das Material für die Wachstumsprozesse, bei denen das Plasma und die Kernsubstanz die aktive Rolle spielen; unter ihrem bestimmenden Einfluß vollzieht sich die Umwandlung von Dotter in Plasma. Abnorme Beschaffenheit des Deutoplasmas kann natürlich zu Störungen des Zellwachstums, zu Defekten an bestimmten Organen führen, tiefergehend aber sind im allgemeinen die Schäden, wenn Plasma und Kern nicht normal funktionieren. Es ist charakteristisch, daß gerade im Beginn der Gastrulation die Entwicklung völlig stockt, wenn die Kernsubstanz entweder krankhaft verändert ist (z. B. durch Radiumbestrahlung) oder aber durch Bastardierung ein artfremder Kern, in ein fremdes Milieu versetzt, seinen Einfluß nicht zu äußern vermag (vgl. Kap. XIII, S. 454).

Aber auch die genaueste Berücksichtigung und Kenntnis aller im Innern der einzelnen Zellen der Blastula und Gastrula enthaltenen Faktoren würde uns noch kein zutreffendes Gesamtbild von dem Entwicklungsprozeß geben. Neben ihnen gewinnen in dieser Periode der Entwicklung immer mehr Faktoren an Bedeutung, die, außerhalb der einzelnen Zellen gelegen, durch die Wechselwirkungen der Zellen aufeinander bedingt sind und die schon in Kap. XXII besprochen worden sind unter dem Abschnitt, der von den Korrelationen der Zellen während des Entwicklungsprozesses handelt. Durch dieselben werden neue Ursachen für die Entstehung verschiedenartiger Zellen geschaffen, denn unter dem Einfluß der wechselnden Umgebung werden die Zellen sich nicht nur verschieden rasch vermehren, sondern auch innerlich verschieden voneinander werden.

Es sei hier noch einmal auf die bereits S. 648 geschilderten Transplantationsversuche von SPEMANN am Tritonkeim hingewiesen. So kann zu Beginn der Gastrulation „dasselbe Stück Ektoderm zu Auge, Hirn, Rückenmark oder zu Epidermis werden, je nach der Umgebung, in welcher es sich nach der Transplantation entwickelt“. Das betreffende Zellmaterial ist also noch ganz indifferent oder wenigstens in hohem Maße umbildungsfähig. Ganz anders gestaltet sich das Versuchsergebnis auf einem nicht viel älteren Entwicklungsstadium, wo eben die Medullarfalten sichtbar werden. Ein kleines Stück des Zellmaterials der Medullarplatte, in die Epidermis transplantiert, wird von derselben überwachsen und „entwickelt sich im Bindegewebe zu demselben Teil des Gehirns, den es an seinem normalen Ort gebildet hätte; ein Stückchen z. B., vorn seitlich entnommen, bildet in der Hauptsache ein Auge“.

Die anfangs totipotenten Ektodermzellen zeigen also, wenn der Ort, an dem sie sich im Keim befinden, eine gewisse Zeit differenzierend eingewirkt hat, nur noch eine beschränkte Entwicklungsfähigkeit; durch die

Milieueinflüsse ist ihre Weiterentwicklung in eine bestimmte Richtung gedrängt. Die zu Organen gruppierten Zellen verlieren mehr oder minder ihren embryonalen, indifferenten Charakter und damit beginnt der Prozeß der histologischen Differenzierung, bei der die Zellen bei ihrem Wachstum spezifisches Plasma und spezifische Plasmaprodukte in ihrem Innern ausbilden, und zwar in stets größerem Umfang, je konstanter und andauernder der gleiche Milieueinfluß sich geltend macht.

Wir haben diesen Prozeß der histologischen Differenzierung schon am Anfang dieses Kapitels an einem speziellen Beispiel, der histologischen Differenzierung der embryonalen Ureizelle in das ausdifferenzierte reife Ei, verfolgt. Wir haben dort zeigen können, daß hierbei als innerer Zellfaktor der Kern eine ausschlaggebende Rolle spielt. Was hier für die Eizelle, das läßt sich aber ebenso auch für alle übrigen Gewebszellen, z. B. die Nerven-, Muskel-, Sinneszellen, nachweisen (vgl. S. 451). Mit der Ausbildung besonderer, die verschiedenen Gewebszellen charakterisierender Zellprodukte, deren Anwesenheit die spezifischen Leistungen der verschiedenen Gewebszellen erst ermöglicht — es sei hier nur an die Muskel- und Nervenfibrillen erinnert, die direkt als Arbeitsmittel des Organismus bezeichnet werden können —, hat der tierische Organismus den höchsten Grad seiner Vollendung erreicht.

Auf den vorangehenden Seiten haben wir versucht, ein Bild von der Wirksamkeit der im Organismus der Zelle gelegenen Faktoren des Entwicklungsprozesses zu entwerfen, indem wir zunächst die Bedeutung der undifferenzierten, embryonalen, dann der reifen Eizelle, später der einzelnen Zellen der Keimblase, der Gastrula und noch späterer Entwicklungsstadien für den Ablauf der Ontogenie einer Analyse unterzogen und dabei von Fall zu Fall die Leistungen der Zellen und der Mittel, mit denen sie dieselben vollbrachten, untersuchten. So unvollkommen dieser Versuch bei unserer geringen Kenntnis vom Organismus der Zelle aber auch ausfallen mußte, so ergab sich doch, daß der Anteil der einzelnen Zellen am Entwicklungsprozeß, sowohl zeitlich wie räumlich betrachtet, kein konstanter ist, sondern daß entsprechend der wechselnden inneren Struktur auch die Funktion und Mitwirkung der verschiedenen Zellen eine sehr verschiedene ist. Wir müssen unter den im Innern der Zellen lokalisierten Faktoren des Entwicklungsprozesses zwischen solchen unterscheiden, die nur zeitweise wirksam sind, solange ihr Substrat in den Zellen vorhanden ist, und anderen, die, an eine dauerhafte Struktur geknüpft, als Dauerfaktoren die Entwicklung stetig beeinflussen. So wichtig daher auch der unter dem Einfluß des Eikerns gebildete Dotter für gewisse Stadien der Ontogenie als innerer Entwicklungsfaktor ist, so ist mit seinem Verbrauch auch seine Rolle ausgespielt. Wir können ihm daher für den Gesamtverlauf des Entwicklungsprozesses gegenüber den Dauerbestandteilen der Zelle auch nur eine untergeordnete Bedeutung zusprechen.

Auch noch eine andere Betrachtungsweise führt uns zu dem gleichen Schluß. Aus dem Studium der vergleichenden Embryologie ergibt sich, daß Eier von Tieren, die verschiedenen Stämmen angehören, den gleichen Furchungstypus und ähnliche Anfangsformen darbieten können, während Eier aus nahe verwandten Abteilungen eines und desselben Stammes sich in sehr verschiedener Weise furchen und in der Beschaffenheit ihrer Keimblase und Gastrula außerordentlich differieren. Gibt es irgendwie größere Verschiedenheiten als in der Eistruktur und dem Dottergehalt



der Eier der Säugetiere, der Amphibien, der Fische, der Reptilien und Vögel, ferner größere Verschiedenheiten in der hiermit zusammenhängenden Gestaltung des Furchungsprozesses, des Zellenmosaiks, der Keimblase und Gastrula, der Anlage der Keimblätter usw.? Entstehen nicht auf diesen äußerlich so grundverschiedenen Wegen schließlich doch Endformen, die in den zahllosen Merkmalen, die für ein Wirbeltier charakteristisch sind, übereinstimmen? Zeigen die Sinnesorgane und Gehirn und Rückenmark, oder die Drüsen, wie Leber, Niere, Ovarium, Hoden, oder die Muskeln irgendwelche Verschiedenheiten, die sich darauf zurückführen ließen, daß sie hier aus einem dotterarmen, dort aus einem dotterreichen Ei, an dem man organbildende Bezirke und Stoffe unterscheiden hat, hervorgegangen sind? Müssen wir nicht vielmehr sagen, daß, wenn auch die Einlagerung von Dottermaterial in das Ei den ersten Embryonalstadien, dem Furchungsprozeß, dem Stadium der Keimblase, Gastrula usw. ein ganz charakteristisches Gepräge aufdrückt, sie doch auf das Wesen der Tierart selbst und daher auch auf die Entstehung einer besonderen Tierart keinen Einfluß hat?

Denken wir uns aus dem Ei der Amphibien, Reptilien und Vogel den Nahrungsdotter ganz entfernt, dagegen die nun klein gewordenen Zellen in eine ihnen zusagende Nährlösung eingebettet, wie es bei den Säugetieren der Fall ist, so würden sie sich gleichwohl zu Amphibien, Reptilien und Vögeln, wenn ihr Idioplasma dasselbe geblieben ist, entwickeln müssen.

Aus diesem Grunde lassen sich die im Dottermaterial gegebenen Verhältnisse der Eizelle, so wichtig sie für die Besonderheiten der ersten Entwicklungsstadien sind, im Hinblick auf die Endform, die erreicht werden soll, als untergeordnete Faktoren des Entwicklungsprozesses bezeichnen und nicht, wie WITTMAN, CONKLIN und RABL es getan haben, gegen die Kernidioplasmatheorie verwerten. Wenn die genannten Forscher dabei diese Reservesubstanzen als „organbildende Stoffe“ bezeichnen, die in besonderen organbildenden Keimbezirken im Ei lokalisiert sind, so haftet diesem Namen auch eine gewisse Unklarheit an. Dem ohne den Furchungsprozeß, dessen wesentliches Merkmal die Kernvermehrung ist, bleiben die „organbildenden Stoffe“ zu jeder Entwicklung, zu jeder morphologischen und histologischen Sonderung unfähig.

Daß gewisse Substanzen dann später für den Aufbau bestimmter Organe des Embryos notwendig sind, weil nur durch deren Besitz bestimmte Zellen zu ganz spezifischen Leistungen befähigt werden, soll nicht geleugnet werden. Es sei sogar auf ein besonderes typisches Beispiel noch besonders hingewiesen. HEGNER entfernte operativ einen bestimmten, am hinteren Pol des Eies gelegenen Plasmapol bei Chyso-melideneiern und beobachtete, daß sich dann aus ihnen regelmäßige Larven ohne Urogenitalzellen und Keimdrüsen entwickelten. Andere Beispiele sind bereits auf S. 653 besprochen worden. Sie zeigen alle, daß diese sogenannten organbildenden Stoffe als Baumaterialien für bestimmte Organe notwendig sind und beim Aufbau derselben von den Zellen und ihren Kernen in gesetzmäßiger Weise zur Ausbildung bestimmter Strukturen verwertet und verbraucht werden. Nie und nimmer sind aber diese Substanzen ein Dauerstoff, der in allen Zellen, gleichgültig welcher Entwicklungsperiode sie angehören, sich nachweisen läßt. Nur ein solcher verdient aber den Namen „Idioplasma“.

Aber noch andere Anforderungen müssen hierfür erfüllt sein. Als erbliches Substrat, das die Kontinuität des Lebensprozesses vermittelt, muß das Idioplasma nicht nur von Zelle zu Zelle bei der Ontogenie ohne Unterbrechung übertragen werden, sondern auch dabei dauernd selber in seiner biochemischen Konstitution unverändert bleiben. Wenn wir die Berechtigung dieser Forderung anerkennen — und sie ergibt sich als logische Folgerung aus der Betrachtung des Vererbungsprozesses, der uns im Kapitel XXVII beschäftigen soll —, so können wir auch das Protoplasma nicht als Idioplasma bezeichnen. Denn dasselbe erfährt so mannigfaltige Differenzierungen, besonders auch bei der Bildung der Geschlechtszellen, worauf wir schon S. 702 besonders aufmerksam gemacht haben, und wird in diesem Zustand auf die Zellen, besonders beim Furchungsprozeß, so wechselfoll verteilt, daß von einer kontinuierlichen, gleichmäßigen Übertragung unveränderter, undifferenzierter protoplasmatischer Substanz von Zelle zu Zelle wohl keine Rede sein kann. Wenigstens ist bisher noch nicht nachgewiesen worden, daß undifferenziertes Protoplasma im reifen Ei vorhanden ist und auf die einzelnen Zellen der Keimblase durch den Furchungsprozeß gleichmäßig verteilt wird.

Für den Kern und namentlich die in den Chromosomen lokalisierte Substanz ist aber der Nachweis erbracht worden, daß sie trotz aller Differenzierungsarbeit selber biochemisch unverändert bleibt. Denn Ei- und Samenkern, die doch bei der Oo- und Spermiohistogenese so ganz verschiedene Differenzierungsarbeit geleistet haben und dabei unter sehr wechselnde Milieueinflüsse geraten sind, sind trotzdem nicht nur morphologisch, das zeigt die normale Befruchtung, sondern auch physiologisch, wie die Radiumexperimente (S. 412) und Merogonievversuche (S. 367) lehren, einander gleich geblieben und werden ferner gleichmäßig auf alle Zellen des Embryos verteilt.

So ergibt sich zusammenfassend als Resultat unserer Betrachtung der im Innern der Zelle enthaltenen Faktoren des Entwicklungsprozesses, daß dieselben nicht alle für die Entwicklung von gleichem Wert sind, daß vielmehr der Kern, und zwar die in den Chromosomen lokalisierte Substanz besonders bedeutungsvoll ist und sie allein den Namen Idioplasma verdient, ein Ergebnis, zu dem wir auf anderem Wege bereits in dem Kap. XIII gekommen waren.

**Die Geschlechtsbestimmung und das Sexualitätsproblem.**

Motto: Musset im Naturbetrachten  
 Immer eins wie alles achten;  
 Nichts ist drinnen, nichts ist draußen;  
 Denn was innen, das ist außen.  
 GOETHE, Gott und Welt (Epirrhema).

Nachdem wir in den vorausgegangenen Kapiteln zuerst die äußeren durch das Milieu bedingten Ursachen des Entwicklungsprozesses, dann die mehr inneren, durch die Korrelation der einzelnen Zellen und Zellkomplexe des vielzelligen Organismus hervorgerufenen und schließlich die idioplasmatisch bedingten Faktoren einzeln besprochen und ihre Bedeutung für das Entwicklungsgeschehen an zahlreichen Beispielen dargelegt haben, soll in diesem Kapitel in einem Beispiel das Zusammenwirken dieser verschiedenen Entwicklungsfaktoren verfolgt werden. Wir wählen dazu das Sexualitätsproblem; denn gerade an diesem hat sich die Betrachtungsweise bewährt, die das als Motto für dieses Kapitel gewählte Goethewort dem Naturforscher so warm ans Herz legt.

Noch unlängs ein in tiefes Dunkel gehülltes Gebiet, ein Lieblingsobjekt spekulativer Naturbetrachtung, ist so das Sexualitätsproblem aus „einem Objekt des Aberglaubens und der Unwissenheit“, wie A. LANG so treffend sagt, zu einem solchen wirklich exakter kritischer Forschung geworden, und wir übersehen schon in zahlreichen Einzelfällen recht gut die Vorgänge, die zu einer geschlechtlichen Differenzierung im Tier- und Pflanzenreich führen.

### 1. Kurzer Überblick über die verschiedenen Formen, in denen geschlechtliche Gegensätze im Organismenreich hervortreten.

In dem Abschnitt über die Urformen der geschlechtlichen Zeugung (Kap. X, S. 330) wurde schon hervorgehoben, daß bei vielen niedersten Organismen die Fortpflanzungszellen, die sich bei der Befruchtung verbinden, morphologisch einander völlig gleich sein können; sie heißen daher auch Isogameten. Wenn sie trotzdem in physiologischer Hinsicht als geschlechtlich different betrachtet werden können, soll dies nach der Sexualitätshypothese von BÜRSCHLI (1887), SCHMIDT (1905), PROWAZEK (1904), HARTMANN (1909, 1918), G. HERTWIG (1921), in der Weise zu erklären sein, daß ihre Kerne sexuell verschieden sind. Durch den Befruchtungsprozeß mit seiner Kernverschmelzung soll dann nach der Anschauung der genannten Forscher ein Ausgleich der verschiedenen sexuellen Tendenzen des weiblichen und des männlichen Kerns herbeigeführt werden (vgl. Kap. XI, S. 394).

Bei der überwiegenden Mehrzahl aller sich geschlechtlich fortpflanzenden Organismen sind zu den allerdings noch immer etwas hypothetischen sexuellen Differenzen der Kerne solche des Protoplasma hinzugetreten. Die Isogameten sind dadurch zu Anisogameten geworden. Hierbei sind die zwischen weiblichen und männlichen Fortpflanzungszellen äußerlich erkennbaren sexuellen Verschiedenheiten in der Reihe der Organismen in sehr wechselndem Grade ausgebildet. Sind sie z. B. bei den morphologisch noch gleichartigen Sporidien von *Ustilago* nach den Untersuchungen von R. BATH nur an dem differenten physiologischen Verhalten gegenüber verschiedenartigen Nährlösungen zu erkennen, so haben sie namentlich bei den vielzelligen Tieren zu dem morphologisch so scharf ausgeprägten Unterschied von Ei- und Samenzellen geführt, von denen die Eier zu den größten, die Spermatozoen zu den kleinsten Zellen des tierischen Organismus gehören.

Ferner können wir bei den mehrzelligen Organismen neben den sexuellen Kern- und Plasmadifferenzen der Gameten noch andere sexuelle Unterschiede feststellen, wenn größere Zellkomplexe die Aufgabe, Eier oder Samenfäden zu bilden, übernehmen, und sich infolgedessen selber in weiblicher oder männlicher Richtung, wie wir sagen, differenzieren. So kommt es zur Bildung von weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen. Hierbei kann man prinzipiell zweierlei Arten derselben unterscheiden, je nachdem die Geschlechtsorgane von diploiden oder haploiden Zellen gebildet werden. — Bei den niedriger organisierten Pflanzen werden die Gameten in Antheridien und Archegonien gebildet, wie wir die Geschlechtsorgane der haploiden Generation, des Gametophyten oder des „Haplonten“, nennen. Die aus der Vereinigung der Gameten entstehende diploide Generation, der „Diplont“ ist bis zu den Moosen und isosporen Farnen hinauf geschlechtlich indifferent. Erst bei den heterosporen Farnen (z. B. *Selaginella* und *Marsilia*) und weiter bei allen Phanerogamen setzt auch im diploiden Sporophyten eine geschlechtliche Differenzierung ein. Hiermit tritt eine zweite Art von Geschlechtsorganen auf. Wir finden von jetzt ab nicht mehr Isosporen in Isosporangien, sondern Makro- und Mikrosporen in Makro- und Mikrosporangien (bzw. Embryosack- und Pollenmutterzellen in Frucht- und Staubblättern). Aus ihnen entsteht ein männlicher oder weiblicher Gametophyt.

Wenden wir uns nun zu den Verhältnissen bei den Tieren, so werden hier, wie bei den höheren Pflanzen, Geschlechtsorgane aus diploiden Zellen gebildet. Darum ist es in gewisser Beziehung erlaubt, die Hoden und Ovarien den Frucht- und Staubblättern der Pflanzen gleichzusetzen. Denn dort spielt sich bei den Tieren wie bei den höheren Pflanzen der Reduktionsprozeß ab, welcher diploidkernige Zellen zu haploidkernigen macht; in dem Ovarium und Makrosporangium entstehen so weibliche, im Hoden und Mikrosporangium männliche Haplonten. Der einzige Unterschied zwischen Tieren und Pflanzen ist der, daß bei den Tieren die haploiden Zellen direkt ohne weitere Zellteilungen selbst zu den Gameten werden, bei den Pflanzen dagegen erst ein ungeschlechtlicher Vermehrungsprozeß eine haploide Zellgeneration entstehen läßt, an deren Ende es zur Produktion der Ei- und Samenzelle kommt. Nichtsdestoweniger könnten wir, ebenso wie es bei den Tieren ohne weiteres bei den Hoden und Ovarien geschieht, auch bei den Pflanzen die Makro- und Mikrosporangien bzw. die Frucht- und Staubblätter als Geschlechtsorgane

des Diplonten bezeichnen, wenn wir Geschlechtsorgane einen jeden Zellkomplex nennen, der geschlechtlich differenzierte Zellen, die aber selbst noch nicht Gameten zu sein brauchen, hervorbringt. Auch geschlechtlich differenzierte Zellen können sich eben, wie die pflanzlichen Sporen zeigen, längere Zeit ungeschlechtlich fortpflanzen, d. h. sich ohne den Geschlechtsakt der Befruchtung vermehren.

Zu den sogenannten primären Geschlechtscharakteren, wie sie durch die Gonaden repräsentiert sind, treten bei den meisten Tieren nun noch Organe, die teils zur Ausführung der Geschlechtsprodukte dienen, teils in noch entfernterer Beziehung zum Fortpflanzungsakt stehen, aber auch in weiblicher oder männlicher Richtung differenziert sind. Ihre Gesamtheit wird mit dem Namen „sekundäre Geschlechtscharaktere“ bezeichnet. In besonders ausgeprägten Fällen sind schließlich sehr viele Organe eines Individuums nach den Geschlechtern unterscheidbar, so bei manchen Säugetieren und Insekten, am meisten aber wohl bei dem Wurm *Bonellia viridis* (Fig. 483). Bei diesem weichen die Männchen nicht nur durch ihren Zwergwuchs, sondern auch sonst in ihrer ganzen Organisation so auffällig von den Weibchen ab, daß ihre Zugehörigkeit zur Species *Bonellia* lange Zeit unbekannt geblieben war.

Nach unserer Darlegung umfaßt also das Sexualitätsproblem eine ganze Reihe von geschlechtlichen Differenzierungen, die sich ganz gut in eine aufsteigende Stufenleiter anordnen lassen, nämlich männliche und weibliche Kerne, — Zellen (Samentäden, Eier, Gameten), — Geschlechtsorgane des Haplonten (Antheridien und Archegonien), — männliche und weibliche ganze Haplonten, — Geschlechtsorgane des Diplonten (Hoden, Ovar, Makro- und Mikrosporangien), — sekundäre Geschlechtscharaktere, — männliche und weibliche ganze Diplonten. Je höher ein Organismus phylogenetisch entwickelt ist und je komplizierter sein Bau ist, um so mehr Bestandteile sind entweder in männlicher oder in weiblicher Richtung differenziert.

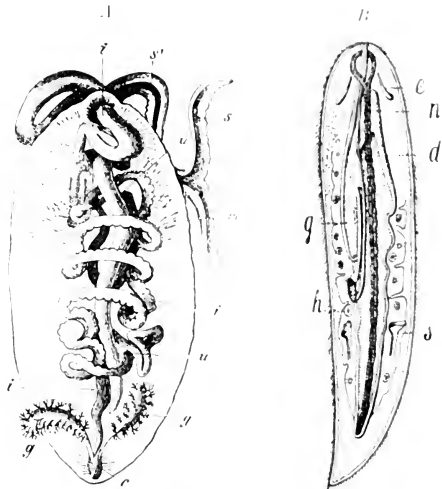


Fig. 483. *Bonellia viridis*. A Weibchen (aus HUXLEY). s Kopflappen, i Darm, u einziges Segmentalorgan, welches als Eileiter funktioniert, m Muskeln, welche sich an den Darm ansetzen, c Kloake, g Exkretionsorgane. B Männchen, sehr stark vergrößert (nach BALZER). d rudimentärer Darm, g Segmentalorgan mit Flimmertrichter, welches als Vas deferens funktioniert, h die in der Leibeshöhle leitenden Samenballen, n Nervensystem, e Protonephridien, s Nephridien.

## 2. Erklärungsversuche der in verschiedenster Weise sich äußernden sexuellen Unterschiede verschiedener Ordnung.

Es besteht nun die schwierig zu beantwortende Frage, ob und inwieweit es möglich ist, eine einheitliche Erklärung der Genese dieser verschiedenen, offenbar phylogenetisch allmählich und nacheinander entstandenen Differenzierungen zu geben, die nur das Gemeinsame haben, daß sie alle mit der geschlechtlichen Fortpflanzung in Beziehung stehen.

Nach den Forschungsergebnissen des letzten Jahrzehntes hängt das Geschlecht einer Zelle, eines Organes oder eines ganzen Individuums einmal von dem Vorhandensein gewisser vererbbarer, im Idioplasma lokalisierter, geschlechtsdifferenzierender Faktoren ab, die aber zu ihrer Realisierung, wie alle anderen erblichen Anlagen, des Einflusses äußerer Faktoren bedürfen. Ob eine Pflanze weiß oder rot blüht, bestimmt einmal ihr idioplasmatischer Aufbau, zweitens die während der Entwicklung wirksamen Außenfaktoren, wie z. B. bei der Primel die Temperatur, und ebenso entscheidet darüber, ob eine Zelle oder ein Organ männlich oder weiblich wird, einmal der Besitz von männlichen oder weiblichen geschlechtsdifferenzierenden Genen und zweitens der Einfluß äußerer Faktoren.

### a) Die Bedeutung äußerer Faktoren für die Geschlechtsbestimmung.

Außer den direkten Einflüssen der Außenwelt besprechen wir hier auch nach der auf S. 540 aufgestellten Unterscheidung und Einteilung die inneren Faktoren im weiteren Sinne, das heißt: solche, welche vom Standpunkt der einzelnen Zelle aus betrachtet ebenfalls als äußere bezeichnet werden müssen. Hierher gehören also noch alle so überaus zahlreichen und mannigfaltigen Beziehungen, in denen die einzelne Zelle zu allen übrigen Zellen und zum Ganzen des übergeordneten Organismus steht. Während früher der Einfluß der äußeren Faktoren vielleicht etwas überschätzt, ist er namentlich in neuerer Zeit ungebührlich vernachlässigt worden.

Bei den Einzelligen ist leider über die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung der ganzen Gameten nur wenig bekannt. So ist es bisher nicht gelungen, durch Veränderung der äußeren Kulturbedingungen entweder nur weibliche oder männliche Gameten zu erzielen. Wenn es überhaupt zur Produktion von geschlechtlich anstelle von ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Zellen kommt, so treten stets beiderlei Sorten von Gameten auf. Dagegen kann es bei den mehrzelligen Organismen wohl keinem Zweifel unterliegen, daß eine wichtige Ursache der so oft extremen geschlechtlichen Differenzierung in Eier und Samenfäden die verschieden gute Ernährung in den Keimorganen ist.

Geeignete Objekte für den experimentellen Nachweis, daß äußere Faktoren, wie gute oder geringere Ernährung von großer Bedeutung für die Differenzierung von weiblichen oder männlichen Geschlechtsorganen sind, liefern uns die monözischen Moose und Farne. Zahlreiche Beispiele lehren, daß die Produktion weiblicher Geschlechtsorgane (Archegonien) einen besseren Ernährungszustand der Pflanze voraussetzt, als die der männlichen, der Antheridien, wie OSCAR SCHULTZE (XXVI 1903) das Ergebnis zahlreicher Einzeluntersuchungen zusammen-

fassend hervorhebt. So erhielt PRANTL, als er Sporen der Farne *Osmunda* und *Ceratopteris* auf stickstofffreie Nährlösungen aussäte, anstatt hermaphroditer nur Prothallien mit männlichen Geschlechtsorganen; doch wurden nachträglich neben den Antheridien auch noch Archegonien gebildet, wenn später salpetersaures Ammoniak der Nährlösung hinzugesetzt wurde. Umgekehrt wurden Prothallien mit nur weiblichen Geschlechtsorganen bei sehr stickstoffreicher Nährlösung gezüchtet. Durch eine andere Art der Versuchsanordnung konnte KLEBS (1896) gemischtgeschlechtliche Prothallien von Moosen und Farnen in getrenntgeschlechtliche mit nur männlichen Geschlechtsorganen umwandeln, indem er durch mangelhafte Beleuchtung den Nahrungsprozeß hemmte.

Was hier über die Abhängigkeit der Geschlechtsorgane der Haplonten von äußeren Faktoren gesagt wurde, das gilt ebenso auch für die Geschlechtsorgane, die der Diplont bei den höheren monozytischen Pflanzen in Form der weiblichen und männlichen Blüten bildet. Bei den ehäufigen Kürbissen und Gurken gelingt es dem Experimentator verhältnismäßig leicht, durch wechselnde äußere Bedingungen, wie die Intensität der Beleuchtung oder den Feuchtigkeitsgehalt oder die Düngung die Produktion entweder von weiblichen oder von männlichen Blüten nach Belieben zu fördern oder ganz zu unterdrücken und so aus der gemischtgeschlechtlichen Pflanze scheinbar eine getrenntgeschlechtliche zu machen. Bei der monözischen Maispflanze läßt sich, um noch ein anderes Beispiel anzuführen, durch Ersatz der schwefelsauren Magnesia in der Nährlösung durch unterschwefelsaure die Bildung weiblicher Blüten leicht unterdrücken.

Aber auch die Produktion ganzer in weiblicher oder männlicher Richtung differenzierter Haplonten und Diplonten ist gar nicht selten von äußeren, nicht idioplasmatisch bedingten Faktoren abhängig. Wenn bei den heterosporen Farnen aus einer Makrospore ein weiblicher Gametophyt mit Archegonien, aus einer Mikrospore ein morphologisch recht verschiedenes aussehendes männliches Prothallium mit Antheridien hervorgeht, die ganze haploide Generation somit geschlechtlich differenziert ist, so ist die Ursache zweifellos in dem verschiedenen Gehalt an Nährmaterialien zu suchen, welche die Makro- und Mikrosporen zu ihrer Entwicklung mitbekommen haben. Ebenso sind einige Fälle bei Tieren aus verschiedenen Stämmen bekannt, wo durch die verschiedene Größe der Eier der gesamte Diplont, d. h. also das sich aus dem betreffenden Ei entwickelnde tierische Individuum, geschlechtlich in weiblicher oder männlicher Richtung differenziert ist. Das bekannteste Beispiel liefert die von KORSCHÉLT (1882), später von MALSEN (1906) und NACHTSHEIM (1914) untersuchte Archimulide *Dinophilus*. Dieser Wurm legt Kokons ab, in welchen neben großen Eiern sich auch auffallend kleinere befinden (Fig. 484). Die einen entwickeln sich nach der Befruchtung zu Weibchen, die anderen zu den durch geringere Körpergröße ausgezeichneten Männchen. In diesem Fall kann die Befruchtung keinen

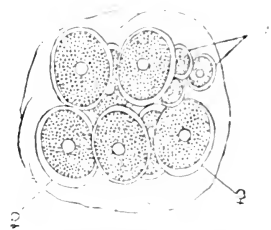


Fig. 484. Eikokon von *Dinophilus apatris* mit größeren Eiern (♀), aus denen Weibchen, und kleineren (♂), aus denen Männchen hervorgehen. Nach KORSCHÉLT.

Einfluß mehr auf das Geschlecht des sich bildenden Wurms ausüben. Denn schon ehe sie erfolgt, haben die Eier im Ovarium ihre über das Geschlecht entscheidende Größe erreicht, und zwar entstehen sie nach den neuesten Untersuchungen von NACHTSHEIM (XXVI 1914) durch Verschmelzung mehrerer Oozyten, wobei zur Bildung eines Weibcheneies wahrscheinlich mehr Oozyten notwendig sind als zur Bildung eines kleineren Männcheneies. Ähnliche Verhältnisse sind auch bei einigen Aphiden nachgewiesen worden. Bei Phylloxera zum Beispiel werden beim Eintritt ungünstiger Ernährungsverhältnisse von einzelnen parthenogenetischen Weibchen größere „weibliche“, von anderen kleinere „männliche“ Eier gelegt, so daß auch hier schon vor der Bildung der Richtungskörper und der sich mit ihr vollziehenden Chromosomenverteilung darüber entschieden und an der Eigröße zu erkennen ist, ob sich ein Männchen oder ein befruchtungsbedürftiges Phylloxeraweibchen bilden wird.

Durch die soeben angeführte Beobachtungen wurden BEARD, v. LENHOSSEK und O. SCHULTZE in zusammenfassenden Abhandlungen, die sie im Jahre 1903 über das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen veröffentlichten, zu der in ihrer Verallgemeinerung irrümlichen Auffassung geführt, „daß die Bestimmung des Geschlechts ein Vorrecht des mütterlichen Organismus ist und daß diese Bestimmung schon vor der Befruchtung im Ei vollzogen erscheint“.

Wenn wir schließlich noch die Ursachen für die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere in weiblicher oder männlicher Richtung betrachten, so können wir auch hier in zahlreichen Fällen einen Einfluß nicht idioplasmatisch bedingter Faktoren konstatieren. Sehr beweisend ist hier der Fall der bereits erwähnten, durch ihren Geschlechtsdimorphismus ausgezeichneten *Bonellia* (Fig. 483). Nach den trefflichen Untersuchungen von BALTZER (XXVI 1914) ist das befruchtete Ei und die ganz junge Larve noch geschlechtlich indifferent. Wenn nun die indifferente, im Wasser umherschwärmende Larve Gelegenheit zu parasitischer Lebensweise am Rüssel eines alten Weibchens findet, sich an ihm festsetzt und gewisse Substanzen (BALTZER nennt sie direkt geschlechtsbestimmende) aus dem Wirtstier aufnimmt, so entwickelt sich aus ihr ein Männchen. Fehlt dagegen die Gelegenheit zum Parasitismus durch Mangel an weiblichen ausgewachsenen Tieren, sind die Larven also zu freier Lebensweise genötigt, so entstehen fast ausschließlich Weibchen. Gibt man den schwärmenden indifferenten Larven Gelegenheit zum Parasitismus, unterbricht man diesen aber, wie BALTZER es tat, vorzeitig, indem er die Larven künstlich vom Rüssel des Wirtstieres ablöste und sie freilebend weiterzuchtete, so entstehen Zwitter. Es hängt also von der Dauer des Parasitismus ab, ob bei diesem Experiment zweigeschlechtliche Hermaphroditen oder ob Gynandromorphie entstehen, bei denen zwar Keimorgane nur des einen Geschlechtes, daneben aber die sekundären Geschlechtsmerkmale beider Geschlechter als Mosaik gemischt vorhanden sind. Bei der künstlichen Ablösung vom Rüssel sind die einzelnen Organe in einem verschieden weit vorgeschrittenen Stadium geschlechtlicher Differenzierung. Die einen sind schon durch den Einfluß der vom Wirtstier gelieferten nährenden Substanzen stark männlich differenziert, bei anderen dagegen, die sich erst später entwickeln, hat die Differenzierung in männlicher Richtung noch nicht begonnen. Fehlt bei ihrer Differenzierung der adäquate, in männ-



licher Richtung wirksame Reiz infolge der experimentellen Ablösung, vom Wirtstier, so entwickeln sie sich in weiblicher Richtung. Besonders interessant ist der sich aus diesen Beobachtungen ergebende, von BALTZER gezogene Schluß, daß „die zu Männchen sich entwickelnden Larven alle Merkmale der Organisation des Weibchens besitzen, daß trotz der gewaltigen Verschiedenheit in geschlechtsreifem Zustand Männchen und Weibchen von *Bonellia* in ihrer Organisation fast durchweg homolog sind“.

Ebenso wie bei *Bonellia* entwickeln sich bei der Mehrzahl der Tiere mit ausgeprägten sekundären Geschlechtsmerkmalen letztere zum großen Teil aus indifferenten Anlagen durch den Einfluß spezifischer Stoffe, die als Hormone bezeichnet und von den Keimdrüsen geliefert werden. Auch hier bestimmen also nicht idioplasmatisch bedingte Unterschiede, sondern gewisse chemische, im Körper produzierte Substanzen die Entwicklung in männlicher oder in weiblicher Richtung, wie im Kap. XXIII schon näher ausgeführt worden ist.

Aus den zahlreichen soeben angeführten Beispielen läßt sich erkennen, daß äußere, nicht idioplasmatisch bedingte Faktoren häufig eine wichtige Rolle beim geschlechtlichen Differenzierungsprozeß spielen, und zwar erstreckt sich ihre Wirksamkeit auf alle die verschiedenen Formen und Grade, in denen sich, wie wir am Anfang des Kapitels dargelegt haben, die Geschlechtlichkeit äußern kann. Namentlich wirkt die reichere Ernährung entschieden in weiblich fördernder Richtung ein.

#### b) Die Bedeutung innerer, auf der Zusammensetzung des Idioplasma beruhender Faktoren für die Geschlechtsbestimmung.

Eines der wichtigsten Ergebnisse der modernen Erbforschung scheint uns der Nachweis zu sein, daß die Entwicklung des Keims in weiblicher oder männlicher Richtung von einer besonderen Anlage der Erbsubstanz, einem Gen, abhängig ist. Der Nachweis konnte bisher schon an zahlreichen Vertretern des Organismenreiches, an Pilzen, Moosen, höheren Pflanzen und zahlreichen Tieren der verschiedensten Stämme erbracht werden, so daß an der allgemeinen Gültigkeit für sämtliche geschlechtlich differenzierte Lebewesen wohl kaum mehr zu zweifeln ist.

Die Untersuchungen von BLAKESLEE (1904, 1906), BURGEFF (1914/15) und KNIEP (1919, 1922) haben für verschiedene Pilze zu dem Ergebnis geführt, daß bei ihnen die Reduktionsteilung der Kerne geschlechtsdifferenzierend wirkt. Aus dem Diplonten entstehen weibliche und männliche Haplonten im Verhältnis von 1:1. KNIEP faßt seine Untersuchungen an dem isogamen Antherenbrand, *Ustilago violacea*, dahin zusammen, daß „bei der Keimung der Brandsporen zwei äußerlich gleiche, innerlich (physiologisch) aber verschiedene Sorten von Sporidien entstehen. Kopulation tritt nur ein, wenn beide Sorten zusammenkommen. Da die Brandsporen sicher nicht geschlechtlich verschieden sind, und da die physiologische Geschlechtsdifferenzierung schon gleich nach der Keimung nachweisbar ist, so folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß sie bei der Reduktionsteilung zustande kommt. Wir dürfen annehmen, daß die beiden Sporidienarten zwei verschiedene Gene enthalten, die bei der Reduktionsteilung voneinander getrennt worden sind.“

Bei dem Schimmelpilz *Phycomyces nitens* hat BURGEFF ebenso den Nachweis erbracht, daß aus dem geschlechtlich indifferenten Keim-

sporangium durch die Reduktionsteilung weibliche (+) und männliche (—) Myzelien entstehen. Als er nämlich *P. nitens* mit einer Mutante, der Varietät *piloboloides* kreuzte, erhielt er aus den Bastarddiplonten durch die Reduktionsteilung vier verschiedene Haplonten: *P. nitens* (+ und —) und *P. piloboloides* (+ und —). Die primären Sexualcharaktere dieses Pilzes werden also genau so vererbt, wie andere somatische Eigenschaften, sie werden nach den MENDELSCHEN Regeln aufgespalten und unkomplektiert. Der Schluß ist daher nach den Darlegungen in Kapitel XIII gerechtfertigt, daß sie durch bestimmte Gene in den Kernen repräsentiert werden. Wir wollen sie mit den Buchstaben F und M bezeichnen und darunter idioplasmatisch in den Kernen lokalisierte Erbfaktoren verstehen, die in weiblicher bzw. männlicher Richtung geschlechtsdifferenzierend wirken können, wenn die adäquaten äußeren Entfaltungsbedingungen dafür vorhanden sind.

Für die Moose haben die grundlegenden Arbeiten STRASBURGERS (1909) zuerst nachgewiesen, daß die Kerne bei dem Prozeß der Geschlechtsdifferenzierung eine wichtige Rolle spielen. Es gibt hier eine ganze Anzahl Arten, deren Haplont nicht monözisch, sondern diözisch ist. Im Gegensatz zu den heterogenen Farnen läßt sich aber bei ihnen keinerlei im Diplonten erfolgende Differenzierung in Makro- und Mikrosporen beobachten. Trotzdem ist eine physiologische Verschiedenheit in geschlechtlicher Beziehung vorhanden. Denn aus der Hälfte der Sporen entwickeln sich weibliche, aus der anderen Hälfte männliche Moospflänzchen. Daß hier die physiologische Verschiedenheit der morphologisch gleichartigen Sporen durch die Reduktionsteilung zustande gekommen ist, kann aus Untersuchungen von STRASBURGER geschlossen werden. Denn wie dieser bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus* festgestellt hat, gehen bei ihm aus ein und derselben Sporenmutterzelle zwei Sporen mit männlicher und zwei Sporen mit weiblicher Tendenz hervor. Die Geschlechtstrennung muß daher offenbar durch die Reduktionsteilung bewirkt worden sein.

Zu demselben Schluß sind ferner E. und E. MARCHAL (1911) durch ihre Regenerationsversuche mit diözischen Laubmoosporogonien geführt worden. Sie konnten zeigen, daß die durch Unterdrückung der Reduktionsteilung direkt aus dem Sporophyten gezüchteten diploidkernigen Moospflänzchen nicht mehr getrenntgeschlechtlich, sondern monözisch waren. Bei den diözischen Moosen und wahrscheinlich auch bei den diözischen Schachtelhalmen verläuft die Reduktionsteilung in bezug auf die geschlechtsbestimmenden Faktoren nicht äquationell, sondern differentiell; es werden zweierlei genotypisch verschiedene Sorten von Sporen, weibliche und männliche, zu gleichen Teilen gebildet. Nennen wir wieder die das männliche und weibliche Geschlecht bestimmenden Faktoren M und F, so könnte man, wenn man die Verhältnisse bei den diözischen Moosen allein berücksichtigt, zu der Vorstellung gelangen, als ob durch die Reduktionsteilung die Faktoren M und F auf verschiedene Zellen verteilt würden. Denn es ist bisher trotz vieler Versuche nicht gelungen, durch äußere Faktoren das Geschlecht einer diözischen Moospflanze zu ändern.

In dieser Beziehung bieten uns aber die diözischen Schachtelhalme ein etwas abweichendes Verhalten dar. Bei ihnen kann der Experimentator (NOLL 1907) durch verschiedene Ernährung sowohl weibliche wie männliche, unter gewöhnlichen Bedingungen eingeschlechtlich diözische,

auch zur Produktion von Geschlechtsorganen und Gameten des anderen Geschlechtes, damit also zur Monözie bringen. Hier müssen also die beiden Faktoren M und F in jedem Individuum enthalten sein. Im weiblichen überwiegt aber unter normalen Bedingungen der Faktor F, im männlichen umgekehrt der Faktor M. Während für einen monozytischen Haplonten die Formel lauten würde MF, wobei  $M = F$ , so könnten wir für einen weiblichen Haplonten etwa die Formel  $M < F$ , wobei  $M < F$  ist, und für einen männlichen Haplonten die Formel  $M > f$ , wobei  $M > f$ , aufstellen. Um die verschiedenen Resultate bei Moosen und Equiseten zu erklären, würde dann die naheliegende Annahme zu machen sein, daß bei den verhältnismäßig leicht geschlechtlich zu beeinflussenden Equiseten **F** und **f** in ihrer Potenz untereinander nicht sehr verschieden und sehr ähnlich der Potenz von M seien, während bei den diozischen Moosen **F** und **f** sehr stark von einander und von dem Wert von M abweichen. Der bei der Befruchtung entstehende Diplont (Sporophyt) eines diozischen Moooses oder Equisetums hätte dann die Formel  $M \mathbf{F} + M \mathbf{f}$  und bei der Reduktionsteilung würden dann wieder zwei genotypisch verschiedene Sporen  $M \mathbf{F}$  und  $M \mathbf{f}$  entstehen.

Auch für viele Tiere hat die cytologische Erbforschung der letzten Jahre festgestellt, daß die Geschlechtsdifferenzierung durch idioplasmatisch fixierte Erbfaktoren bedingt ist. — Wie im Kapitel XI gezeigt wurde, unterscheiden sich in einer großen Anzahl mikroskopisch genau untersuchter Fälle männliche und weibliche Tiere durch den Chromosomenbestand ihrer Kerne. Bei den Insekten und Würmern sind gewöhnlich die Weibchen mit zwei, die Männchen dagegen nur mit einem unpaaren Heterochromosom in ihren diploiden Kernen ausgestattet. Durch die Reduktionsteilung während der Spermiogenese wird das unpaare Chromosom nur einem Kern mitgegeben, so daß zwei Sorten von Samenfäden entstehen, solche mit und solche ohne ein Heterochromosom. Dagegen besitzen alle Eier nach der Reduktion ein Heterochromosom und geben mit denjenigen Samenfäden, die ebenfalls ein Heterochromosom haben, Weibchen, dagegen mit Samenfäden ohne das Heterochromosom Männchen.

Umgekehrt ist der Sachverhalt bei den Schmetterlingen. Bei ihnen ist das Männchen mit zwei Heterochromosomen, das Weibchen dagegen nur mit einem unpaaren Heterochromosom ausgestattet. Demzufolge entstehen durch die Reduktionsteilung nur eine Sorte von Samenfäden, dagegen zwei Sorten von Eiern, von denen nach der Befruchtung die Hälfte Männchen, die andere Hälfte Weibchen liefert. Also wirken hier geschlechtsbestimmend nicht Plasmaverschiedenheiten der Eier, wie bei *Dinophilus*, sondern Kern-, d. h. Idioplasmaverschiedenheiten, die durch die Reduktionsteilung geschaffen werden.

Ganz unabhängig von den cytologischen Ergebnissen hat die experimentelle Vererbungswissenschaft in erfreulicher Übereinstimmung ebenfalls zu dem Ergebnis geführt, daß von den beiden Geschlechtern das eine heterogamet, das andere dagegen homogamet sein muß. Hier fallen ins Gewicht die Beobachtungen über die sogenannte geschlechtsgebundene Vererbung gewisser somatischer Eigenschaften. Von den zahlreichen schon bekannten Beispielen sei eines hier kurz besprochen.

Bei der Obstfliege, *Drosophila*, treten sehr häufig Mutationen auf, von denen einige besonders interessant sind, weil sie vorwiegend nur bei dem einen Geschlecht, und zwar dem männlichen, beobachtet werden. Während

normalerweise die *Drosophila ampelophila* rote Augen und lange Flügel hat, fand MORGAN (1910, 1911, 1913) bisweilen in seinen Kulturen weißäugige oder auch kurzflügelige Männchen, die er in zahlreichen Experimenten auf ihre Erbliehkeitsfaktoren untersuchte. So kreuzte er z. B. ein normales, rotäugiges Weibchen mit einem weißäugigen Männchen und erhielt eine ausschließlich rotäugige F<sup>1</sup>-Generation mit einem Geschlechtsverhältnis von 1 : 1. Er zog daraus die nach den MENDELSCHEN Regeln sich ergebende Folgerung, daß die rote Augenfarbe über die weiße dominierte. Überraschend war das Resultat der reziproken Kreuzung, weißäugiges Weibchen (das sehr selten auftritt) × normales rotäugiges Männchen. MORGAN erhielt stets, so oft er die Experimente auch wiederholte, 50% rote Weibchen + 50% weiße Männchen. Dieses Ergebnis ist nur dann zu verstehen, wenn das Männchen das Gen für die rote Augenfarbe in seinen diploiden Zellen nur einmal besitzt, also in dieser Beziehung heterozygot ist. Es müssen demnach zweierlei Spermatozoen gebildet werden. Die einen enthalten den Faktor rot, und wenn sie ein Ei, das in bezug auf den Faktor weiß homozygot ist, befruchten, so entstehen rotäugige Fliegen, da ja rot über weiß dominiert. Anders, wenn die zweite Art Spermatozoen, denen der Faktor rot fehlt, dieselben Eier befruchtet. Dann werden nur weißäugige Nachkommen erzeugt. Auf diese Weise läßt sich gut erklären, warum die eine Hälfte der F<sup>1</sup>-Generation rotäugig, die andere weißäugig ist; es bleibt aber noch die Frage zu beantworten, warum alle rotäugigen Tiere weiblich, alle weißäugigen männlich sind.

Nach MORGAN (1913), WILSON (1912), GOLDSCHMIDT (1912) genügt hierzu eine einzige Annahme. Auch bei *Drosophila* wurde, wie bei vielen anderen Insekten, cytologisch ein im männlichen Geschlecht unpaares Heterochromosom nachgewiesen. Wenn nun der Faktor für rotäugig, sowie alle anderen hier nicht näher besprochenen, in Männchen von *Drosophila* im heterozygoten Zustand vorhandenen Gene, in eben diesem Heterochromosom lokalisiert sind, so wird uns der Mechanismus der geschlechtsgebundenen Vererbung ohne weiteres verständlich. Ein rotäugiges Männchen hat ein einziges x-Chromosom, und da in diesem der Faktor rot enthalten ist, besitzt es auch nur einmal das Gen rot. Ein weißäugiges Weibchen hat zwei x-Chromosome, beide ohne den Faktor rot. Die Nachkommen werden zur Hälfte zwei x-Chromosome besitzen, und zwar ein väterliches x-Chromosom mit dem Gen rot, ein mütterliches ohne dasselbe. Es werden dies also rotäugige Weibchen sein, da rot über weiß dominiert. Die andere Hälfte wird nur ein mütterliches x-Chromosom, das den Faktor rot entbehrt, haben, und wird daher aus weißäugigen Männchen bestehen.

Bei der reziproken Kreuzung: rotäugige Weibchen × weißäugige Männchen sind natürlich alle Nachkommen rotäugig, da das homozygotische Weibchen jedem seiner Nachkommen einmal den dominanten Faktor rot liefert. Es folgt aus dieser Annahme weiter, daß ein weißäugiges Männchen niemals seiner männlichen Nachkommenschaft den Faktor für weiße Augen (bzw. das Fehlen von rot) übertragen kann. So erklärt sich die besonders auffallende Erscheinung, daß das mutierte Männchen nur durch seine Töchter, nie durch seine Söhne, die betreffende neue Eigenschaft auf seine Enkel übertragen kann, von denen nur die männlichen Individuen diese neue Eigenschaft auch zur Schau tragen, während sie im weiblichen Geschlecht zwar genotypisch vorhanden, sich aber, weil

rezessiv, gegen das ebenfalls anwesende unmutierte Gen phänotypisch nicht äußern kann. Nur bei der Kreuzung eines solchen heterozygoten Weibchens mit einem mutierten Männchen entstehen auch heterozygote, mutierte Weibchen, die die neue Eigenschaft nun auch sichtbar zeigen.

Während noch eine Reihe von anderen Tieren, wie z. B. auch der Mensch, und von den höheren Pflanzen das diozische Melandrium (BARR 1912 und G. H. SHULL 1914) sich in bezug auf die geschlechtsgebundene Vererbung genau so wie *Drosophila* verhalten, liegen die Verhältnisse bei einigen Vögeln (Huhn, Kanarienvogel) und bei dem Schmetterling *Abraxas grossulariata* insofern umgekehrt, als hier die Vererbung gewisser somatischer Eigenschaften nicht an das männliche, sondern an das weibliche Geschlecht gebunden ist. So ist z. B. die Varietät *lacticolor* des Stachelbeerspanners, die den geschlechtsgebundenen Vererbungstypus zeigt, umgekehrt wie die weißbängige *Drosophila* häufig in weiblichen, selten dagegen in männlichen Exemplaren anzutreffen. Die Eigenschaft *lacticolor* vererbt sich, wie DONCASTER (1906) gezeigt hat, nur durch die Söhne auf die Enkel, von denen nur die weiblichen Exemplare in 50% als Varietät *lacticolor* auftreten. Aus dieser Beobachtung ist zu schließen, daß umgekehrt wie bei *Drosophila* bei *Abraxas* das weibliche Geschlecht heterozygot in bezug auf die Gene sein muß, die die geschlechtsgebundene Vererbungsweise zeigen.

Es ist nun von größtem Interesse, daß, ganz unabhängig von diesen durch das Vererbungsexperiment gewonnenen Resultaten, SEILER (1914, 1917) durch mikroskopische Beobachtung an Schmetterlingen den Nachweis erbracht hat, daß bei ihnen das weibliche Geschlecht ein unpaares Heterochromosom besitzt, also im Gegensatz zu den anderen Insekten und den Würmern das digametische ist (Kap. X, S. 310). Wenn wir auch hier die Annahme machen, daß die Gene, die die geschlechtsgebundene Vererbungsform zeigen, in dem Heterochromosom lokalisiert sind, so erklärt sich ohne weiteres das entgegengesetzte Verhalten, das zwischen *Abraxas* einerseits und *Drosophila* andererseits besteht. Es kann also wohl als Tatsache angesehen werden, daß die Gene für die somatischen Eigenschaften, die als geschlechtsgebundene vererbt werden, im Heterochromosom lokalisiert sind.

Weniger geklärt ist dagegen die Rolle, welche die Heterochromosomen bei der Geschlechtsdifferenzierung spielen. Als die Lehre MENDEL'S zu immer zahlreicheren Untersuchungen den Anstoß gab, tauchte auch der Gedanke auf, daß in den Heterochromosomen zugleich auch die Träger gewisser geschlechtsdifferenzierender Gene zu erblicken seien. CASTLE (1909) stellte zuerst die Hypothese auf, daß zwei in weiblicher und in männlicher Richtung wirksame Geschlechtsgene F und M ein mendelndes Paar bilden. Der Versuch aber, diese Gene in die Heterochromosomen zu lokalisieren, führte zu so unwahrscheinlichen Schlußfolgerungen, daß die Hypothese wieder verlassen werden mußte. Mehr Anklang fand bis vor kurzem die namentlich von WILSON (1911) vertretene Vorstellung, daß das ganze im Heterochromosom lokalisierte Chromatin oder doch wenigstens bestimmte Teile rein quantitativ bei der Geschlechtsdifferenzierung wirksam seien. Eine Dosis davon bewirkt nach seiner Meinung eine Entwicklung in männliche, zwei Dosen dagegen eine solche in weiblicher Richtung. Indessen ist auch diese Hypothese nicht mehr haltbar, seitdem SEILER bei den Schmetterlingen

festgestellt hat, daß hier Eier mit zwei Heterochromosomen nicht ein Weibchen, sondern umgekehrt ein Männchen liefern.

Neuerdings nimmt daher GOLDSCHMIDT (1914) an, daß zwei verschiedene, in männlicher und weiblicher Richtung tätige Gene, M und F, an der Geschlechtsdifferenzierung beteiligt sind, daß diese aber nicht ein mendelndes Paar MF bilden, sondern daß je zwei M und je zwei F miteinander mendeln. Bei den Insekten, Würmern und diözischen Pflanzen sind im weiblichen Geschlecht beide Faktorenpaare in homozygotem Zustand vorhanden, MM FF, wobei F über M dominiert. Beim Männchen dagegen ist das F-Paar in heterozygotem Zustand vertreten, als Ff, wobei f entweder das völlige Fehlen oder auch nur eine geringe Stärke gegen F bedeutet. MM ist nun über Ff dominant. Bei den Schmetterlingen ist nach GOLDSCHMIDTS Anschauung umgekehrt das Mänchen in beiden Paaren homozygot MM FF, wobei M über F dominiert. Dem Weibchen kommt die Formel Mm FF zu, wobei Mm gegen FF rezessiv ist. Nimmt man nun noch ferner an, daß die Erbfaktoren, in denen beide Geschlechter homozygot sind, also MM bei den Insekten und Würmern, FF bei den Schmetterlingen, in einem gewöhnlichen Chromosomenpaar lokalisiert sind, die Gene aber, die bei dem einen Geschlecht im homozygoten, bei dem anderen im heterozygoten Zustand vertreten sind, also Ff bei den Insekten und Würmern, MM bei den Schmetterlingen, Bestandteile der Heterochromosomen sind, so lassen sich alle bisher bekannten Tatsachen der experimentellen und cytologischen Erbforschung miteinander in volle Übereinstimmung bringen.

Mit Hilfe dieser Erbformel können wir nun auch, wie G. und P. HERTWIG (1922) gezeigt haben, sehr einfach die Resultate deuten, die CORRENS (1907) bei seinen berühmten Vererbungsversuchen an ein- und zweihäusigen Pflanzen erzielte. Bei der Kreuzung *Bryonia alba* ♂ mit *Bryonia dioica* ♂ entsteht nämlich eine Nachkommenschaft, die zur Hälfte aus reinen Männchen, zur anderen Hälfte aus Weibchen besteht. Die reziproke Kreuzung *Bryonia dioica* ♀ × *Bryonia alba* ♂ liefert dagegen nur weibliche Pflanzen. Jedoch ist bei beiden Kreuzungen an den als weiblich bezeichneten Pflanzen „die Einhäusigkeit der *Bryonia alba* wenigstens angedeutet“, da sie stets einige, wenn auch nicht taugliche männliche Blütenstände hervorbringen, bevor sie dann weiterhin rein weiblich blühen.

*Bryonia dioica* hat wie wahrscheinlich alle getrenntgeschlechtlichen höheren Pflanzen die Erbformel ♀ = FF MM, ♂ = Ff MM. Bei der monözischen *Bryonia alba* halten sich dagegen die geschlechtsdifferenzierenden Erbfaktoren F und M das Gleichgewicht, ihr kommt also die Erbformel ♂ = FFMM zu. Die Kreuzungen ergeben folgendes:

1. *Bryonia alba* ♂ × *dioica* ♂ = FFMM × FfMM = FFMM + FfMM
2. *Bryonia dioica* ♀ × *alba* ♂ = FFMM × FFMM = FFMM.

Im ersten Versuch entstehen Bastardmännchen mit der Formel FfMM. Da das Verhältnis von Ff:MM verglichen mit dem von FfMM der reinen *Bryonia*-Männchen *dioica* bei den Bastardmännchen noch mehr zu Ungunsten der F-Faktoren verschoben ist, so sind sie natürlich rein männlich. Anders dagegen die in beiden Versuchen gebildeten Bastardpflanzen mit der Erbformel FFMM. Sie stehen genau in der Mitte zwischen FFMM = diözisch und FfMM = monözisch und erscheinen deshalb als Weibchen bei denen, wie CORRENS sagt, „die Einhäusigkeit der *Bryonia alba*

noch angedeutet ist“. Das quantitative Verhältnis der Erbfaktoren F und M zueinander entscheidet also über die definitive Ausgestaltung des Geschlechtes.

Sehr interessant und weitgehend die Richtigkeit dieser Anschauungen bestätigend, sind die Beobachtungen, die BRIDGES neuerdings bei *Drosophila* machen konnte. Wie bereits früher (Kap. XIII) erwähnt, hat BRIDGES triploide Exemplare züchten können. Einige von diesen Fliegen besaßen nun zwar die gewöhnlichen Autosomen je dreimal, aber anstatt drei waren nur zwei x-Chromosomen vorhanden, und diese Tiere waren deutliche Zwitter. Nach der vorhin entwickelten Theorie ist in dem x-Chromosom der F-Faktor, in einem der gewöhnlichen Autosome der M-Faktor lokalisiert. Ist die Formel für ein gewöhnliches Weibchen  $FFMM$ , für ein normales Männchen  $FfMM$ , so stehen bei diesem abnormen Tier  $2F3M$  gegenüber. Dadurch ist der Gleichgewichtszustand, der sich normalerweise zwischen den geschlechtsdifferenzierend wirkenden Erbfaktoren im weiblichen und männlichen Geschlecht ausgebildet hat und dasselbe charakterisiert, verschoben, und es entsteht so eine Fliege, die ungefähr die Mitte zwischen einem rein männlichen und einem rein weiblichen Exemplar hält, mit anderen Worten also ein Zwitter.

#### c) Das Zusammenwirken äußerer und innerer Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung.

Nachdem wir auf den vorausgegangenen Seiten haben feststellen können, daß bald mehr äußere, bald innere erbliche Faktoren bei der Bestimmung des Geschlechtes als ausschlaggebend in den Vordergrund treten, wollen wir uns jetzt noch mehr Klarheit über das Zusammenwirken beider zu verschaffen suchen. Wir beginnen wieder mit den monözischen Pflanzenformen. Mag es sich bei ihnen um Haplonten oder Diplonten handeln, so halten sich nach unserer Annahme die Erbfaktoren M und F, die geschlechtsbestimmend in weiblicher oder männlicher Richtung wirken, das Gleichgewicht. Äußere Umstände in dem früher definierten Sinne wirken dadurch geschlechtsdifferenzierend, daß sie bald dem weiblichen, bald dem männlichen Faktor das Übergewicht verleihen oder einem allein zur Wirksamkeit verhelfen. Anders liegen dagegen die Verhältnisse bei den zahlreichen diözischen Haplonten und Diplonten. Hier ist in der einen Hälfte der Individuen das Gen F, in der anderen Hälfte das Gen M an Potenz dem anderen überlegen; hier können daher die äußeren Faktoren oft keinen geschlechtsbestimmenden Einfluß mehr ausüben, namentlich wenn die Potenzunterschiede sehr groß sind, oder gar ein Faktor ganz fehlt. Doch sind einige Fälle auch bei den idiosplasmatisch verschiedenen diözischen Haplonten und Diplonten bekannt, wo äußere Faktoren trotzdem geschlechtlich umstimmend wirken, können, wahrscheinlich weil der Potenzunterschied zwischen M und F nur gering ist.

Die Prothallien der Schachtelhalme entwickeln sich gewöhnlich diözisch; werden sie aber extrem ernährt, so zeigt sich, daß eine sehr gute Ernährung die Ausbildung von weiblichen anstelle von männlichen, dagegen eine Unterernährung die Produktion von männlichen Sexualorganen an eigentlich weiblichen Vorkeimen zur Folge hat. Durch Entzug oder Darbietung von Phosphaten läßt sich diese geschlechtliche Umstimmung, wie NOLL (1907) gezeigt hat, sicher erzielen.

Wird die in der Regel getrenntgeschlechtliche Lichtmelke Melan-

drium von dem Brandpilz *Ustilago violacea* infiziert, so kommt es unter der stofflichen Einwirkung des Pilzes zu einer weitgehenden Ausbildung der sonst ganz rudimentären Staubgefäße bei den weiblichen Pflanzen, die dadurch Hermaphroditen werden.

Aber nicht nur bei den Pflanzen, sondern auch bei den höheren Tieren sind mehrere hierher gehörende Beispiele bekannt. Sehr bemerkenswert sind die Versuche von R. HERTWIG (XXVI 1907, 1912), der dadurch, daß er Froscheier durch Trennung der kopulierten Pärchen überreif werden ließ, und dann erst dieselben befruchtete, eine bedeutende Verschiebung des Sexualitätsverhältnisses  $1 \text{♀} : 1 \text{♂}$ , wie es für den Frosch als normal bezeichnet werden kann, nach der männlichen Seite erzielen konnte. In einigen Versuchen mit 90 Stunden überreifen Eiern erhielt R. HERTWIG ausschließlich Männchen, während dieselben Versuchspärchen aus Eiern, die in normaler Reife abgelegt worden waren, beiderlei Geschlechter in annähernd gleichem Zahlenverhältnis geliefert hatten. LEO ADLER (XXVI 1917), der diese Versuche mit dem gleichen Ergebnis wiederholte, entdeckte an den Fröschen aus der Überreifekultur gleichzeitig eine kropfartige Mißbildung der Schilddrüse und eine Wucherung der Thymusdrüse. Da nun diese Organe sich frühzeitiger als die Geschlechtsorgane differenzieren, so ist es, wie ADLER ausführt, möglich, daß die Veränderung an den genannten endokrinen Drüsen die primäre Folge der Eiüberreife darstellt, und daß die Hormone, die diese krankhaft veränderten Stoffwechsellorgane absondern, ihrerseits einen geschlechtsdifferenzierenden Einfluß in männlicher Richtung auf die sich später entwickelnden Keimorgane ausüben.

Es verdient noch erwähnt zu werden, daß, wie schon PFLÜGER beobachtet, R. HERTWIG und seine Schüler KUSCHAKEWITSCH (1911) und WITSCH (1914) genau beschrieben haben, die jungen Fröschen nach der Metamorphose noch häufig längere Zeit geschlechtlich indifferent oder sogar hermaphrodit sind, ein Zeichen, daß der Potenzunterschied der geschlechtsdifferenzierenden Erbfaktoren beim Frosch offenbar nicht sehr erheblich ist, und daher eine geschlechtliche Umstimmung bei ihnen leichter erfolgen kann, als bei der überwiegenden Mehrzahl der getrenntgeschlechtlichen Tiere, wo alle derartigen Versuche bisher ohne Erfolg geblieben sind (O. SCHULTZE 1903). Leider ist uns bisher nicht bekannt, welches Geschlecht beim Frosch das digamete in bezug auf die geschlechtsdifferenzierenden Gene ist.

Dagegen sind wir bei einem weiteren Fall, wo auch eine Art von Geschlechtsumstimmung vorliegt, mit den Chromosomenverhältnissen genau bekannt. Der zur Gruppe der Nematoden gehörende Wurm *Rhabditis nigrovirens* kommt in zwei miteinander alternierenden Formen vor, einer freilebenden, die aus weiblichen und männlichen Tieren besteht, und einer parasitisch in der Lunge des Frosches lebenden Generation, die hermaphrodit ist. BOVERI (1911) und SCHLEIP (1911) haben unabhängig voneinander nachgewiesen, daß in der freilebenden Generation die Weibchen zwei, die Männchen ein Heterochromosom in ihren Kernen führen, und daß die schmarotzenden hermaphroditen Tiere ebenfalls zwei Heterochromosomen, also den für das weibliche Geschlecht charakterisierenden Chromosomenbestand besitzen. Wenn diese, sonst durchaus weiblich gebauten Tiere in ihrem Ovar zeitweise Samenfäden anstatt Eier bilden, so muß ein Außenfaktor unbekannter Art, vielleicht die mit dem Parasitismus verknüpften besonderen Ernährungs-



verhältnisse, den Faktor  $F$  in seiner Potenz gegenüber dem Faktor  $M$  geschwächt haben. Tatsächlich haben BOVET und SCHLEIF nachgewiesen, daß ein Heterochromosom, nach unserer Annahme der Träger des Faktor  $F$ , bereits in den Spermioeyten ein abnormes Verhalten erkennen läßt und später sogar bei der Samenreife ganz aus den Kernen eliminiert wird.

Bemerkenswert ist ferner, daß bei einer größeren Anzahl von Nematoden, worauf MAUPAS (1901) zuerst aufmerksam gemacht hat, die Zahl der Männchen eine ganz verschwindend kleine ist. Auf 1000 Weibchen kommt kaum 1 Männchen. Die Weibchen sind dann stets netmaphrodit, d. h. sie entwickeln zeitweise in ihren Ovarien Samenfäden. Man nennt infolgedessen diese Drüsen auch Zwitterdrüsen.

Ebenfalls durch den Besitz von Zwitterdrüsen sind viele Schnecken ausgezeichnet. In allen Follikeln werden Eier und Samenfäden dicht nebeneinander ausgebildet (Fig. 485). Um eine Selbstbefruchtung zu verhindern, reifen dieselben jedoch zu verschiedenen Zeiten. Auf Grund vergleichend-anatomischer Tatsachen nimmt man jedoch auch für diese Zwitter, ebenso wie für die erwähnten Nematoden, an, daß hier der Hermaphroditismus nicht primär ist, sondern aus dem getrennt geschlechtlichen Zustand hervorgegangen ist, indem bei gleichzeitigem Schwund der Männchen weibliche Tiere männliche Sexualprodukte entwickeln, daß also auch hier eine Potenzschwächung von  $F$  gegenüber  $M$  eingetreten ist.

Schließlich sei in diesem Zusammenhang noch einmal darauf hingewiesen, daß bei den im männlichen Geschlecht digameten Insekten und Würmern die eine Hälfte der haploiden Spermiden nach ihrer Erbformel  $MF$  sich eigentlich in weiblicher Richtung differenzieren sollte. Wenn dies nicht geschieht, so läßt es sich in der Weise erklären, daß die Entwicklung in männlicher Richtung unter den vorangegangenen Einfluß des nicht reduzierten diploiden Kernes  $MMFf$  bereits so fest im Plasma fixiert ist, daß der Potenzunterschied zugunsten des  $F$ -Faktors, der durch die Reduktion herbeigeführt worden ist, sich nicht mehr in weiblicher Richtung geltend machen kann. So kommt es, daß das physiologische Verhalten dieser Zellen gerade das Entgegengesetzte von dem ist, was wir nach ihrer Erbformel erwarten sollten.

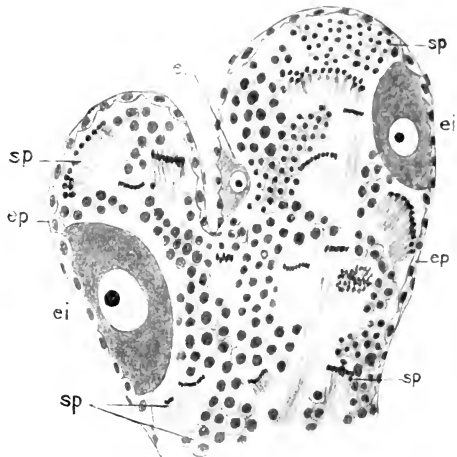


Fig. 485. Ein kleines Stück der Zwitterdrüse von *Helix* im Durchschnitt. Nach KORSCHKELT und HEIDER. *ei* Oocyten, *ep* Epithel der Wandung (Keimepithel), *sp* Spermatozoen, Spermatozyten und Spermatozoen.

### 3. Endergebnis der Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung.

Nach unserem Überblick über die geschlechtsbestimmenden Ursachen sei jetzt noch einmal auf die schon am Anfang des Kapitels aufgeworfene Frage eingegangen, ob eine einheitliche Erklärung des ganzen Problems der geschlechtlichen Differenzierung überhaupt möglich ist, ob wir für alle die verschiedenen Gebilde — Zellen, Organe, ganze Individuen — auf die sich die geschlechtliche Differenzierung nach unserer Darlegung erstreckt, überhaupt die gleichen geschlechtsdifferenzierenden Gene anzunehmen berechtigt sind, wie es auf den vorangegangenen Seiten geschehen ist, oder ob es deren viele verschiedene gibt und wir damit auf eine einheitliche Lösung des Problems verzichten müssen. Soweit die Frage bisher überhaupt klar formuliert worden ist, wurde sie meist zugunsten der zweiten Alternative beantwortet. So nahm GOLDSCHMIDT (1911, 1914), der die primären und die sekundären Geschlechtsorgane bei den Schmetterlingen betrachtete, einmal je einen Erbfaktor für weibliche und männliche primäre Geschlechtsorgane F und M, außerdem aber noch ein zweites Faktorenpaar für weibliche und männliche sekundäre Geschlechtsorgane G und A an. BAUR (1914) meinte, daß die „Geschlechtstrennung im Diplonten und im Haplonten ganz verschiedene Dinge seien“. Demgegenüber scheint uns eine einheitliche Lösung des Problems der Geschlechtsdifferenzierung doch möglich, ja geradezu geboten zu sein. Für sie scheint uns der Umstand zu sprechen, daß die Reduktionsteilung bei den verschiedensten Lebewesen genotypisch in gleicher Weise, mag es sich um Haplonten oder Diplonten handeln, geschlechtsdifferenzierend wirkt, und daß ebenso die Wirkung ähnlicher äußerer Faktoren sich in hohem Maße übereinstimmend bei der geschlechtlichen Differenzierung von einzelnen isolierten Zellen oder von ganzen vielzelligen Individuen äußert.

Ermöglicht wird aber eine solche einheitliche Lösung durch die einfache Abnahme zweier geschlechtsdifferenzierend wirkender, in jedem Zellkern vorkommender Gene M und F, welche je nach dem Stärkeverhältnis untereinander und je nach der realisierenden Einwirkung nicht-idioplasmatischer Faktoren bald nur einzelne Zellen, bald ganze Zellkomplexe, bald ganze vielzellige Individuen zu männlichen oder weiblichen stempeln.

Nach dieser Auffassung ist für die Bildung der Gameten, um ein Beispiel anzuführen, ein einheitlicher Anlagekomplex in allen Zellkernen vorhanden, der sowohl die Spezialeigenschaften der für die betreffende Spezies charakteristischen Eier wie der Samenfäden umfaßt. So mag er z. B. ein Gen für die Größe und Form der Eizellen, ferner Gene für die Länge des Schwanzes und die Beschaffenheit des Perforatoriums des Samenfadens in sich bergen. Wenn nun der Faktor M für Männlichkeit in einer Urgeschlechtszelle zur Dominanz über den F-Faktor gelangt, so werden durch den M-Faktor die Faktoren für die männlichen Geschlechtscharaktere, dagegen nicht die des weiblichen Geschlechts zur Entfaltung veranlaßt. Ja es ist noch nicht einmal nötig, für jede in den weiblichen und männlichen Geschlechtszellen zutage tretende Differenz verschiedene Gene anzunehmen, ist doch die Möglichkeit durch-

aus gegeben, daß ein und dasselbe Gen, je nachdem es von dem F- oder M-Faktor beeinflußt wird, verschiedene Außeneigenschaften hervorbringt.

Zu einer ähnlichen Vorstellung ist auch LIPSCHUTZ (1919) in seiner kürzlich veröffentlichten Schrift über die Wirkung der weiblichen und männlichen Hormone auf die sekundären Geschlechtscharaktere bei den Säugetieren und Vögeln gekommen, wenn er sagt, daß bei der Vererbung „sowohl die für die Rasse charakteristischen weiblichen und männlichen Geschlechtsmerkmale keine besonderen geschlechtsspezifischen oder sexuellen Erbfaktoren zu fordern brauchen“. Je nachdem auf die indifferente Anlage das weibliche oder männliche von der entsprechenden Keimdrüse produzierte Hormon einwirkt, entstehen die weiblichen oder die männlichen sekundären Geschlechtscharaktere, wie die Kastrations- und Transplantationsversuche von STEINACH, LIPSCHUTZ und BRANDES gezeigt haben. Bemerkenswert ist, daß die transplantierte heterologe Keimdrüse nur auf diejenigen Geschlechtsmerkmale von Einfluß ist, die noch nicht sexuell ausdifferenziert sind, so daß das Entwicklungsstadium, auf dem die Operation vorgenommen wird, für das Endergebnis von großer Bedeutung ist.

Ebenso wie nun bei den sekundären Geschlechtscharakteren der Säugetiere die von außen auf die Zellen einwirkenden Hormone geschlechtlich differenzierend einwirken, so können auch im Inneren der Zellen die vom Kern unter dem Einfluß der Geschlechtsfaktoren F bzw. M gebildeten Stoffe (Hormone) das indifferente Plasma in weiblicher oder männlicher Richtung differenzieren, so daß weibliche oder männliche Geschlechtszellen und bei den Insekten mit ihren konkordanten Geschlechtscharakteren schließlich wohl alle Somazellen in geschlechtlich differenzierter Form entstehen.

Den experimentellen Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung hat GOLDSCHMIDT durch seine bedeutungsvollen Untersuchungen über die Intersexualität bei *Lymantria dispar* erbracht. Da bei diesem Schmetterling sowohl die Geschlechtszellen, als auch die primären und die sekundären Geschlechtscharaktere des einen Geschlechts in prinzipiell gleicher Weise in die des anderen übergehen können, so ist damit gezeigt, daß „Geschlecht wie sekundäre Geschlechtscharaktere zusammen nur alternative Differenzierungsmöglichkeiten des gleichen Materials sind“, die von identischen geschlechtsdifferenzierenden Erbfaktoren beeinflußt werden.

Aber die Versuche von GOLDSCHMIDT gewähren uns noch weitere Einblicke in den Mechanismus und die Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Als Hauptergebnis seien hier zum Teil mit den Worten GOLDSCHMIDTS kurz folgende Tatsachen angeführt; wegen der Einzelheiten und der näheren Begründung muß auf die betreffenden ausführlichen Veröffentlichungen GOLDSCHMIDTS (1920 a u. b) verwiesen werden.

Auf Grund zahlreicher Kreuzungsversuche mit verschiedenen *Lymantria*-Rassen schließt GOLDSCHMIDT, daß die Wirkung der geschlechtsdifferenzierenden Faktoren M und F, die in jeder Zelle vorhanden sind, und die er sich nach Art von Enzymen wirksam denkt, einmal von der Quantität und zweitens von der Relation derselben zu einander abhängt. Die Quantität ist nun bei den verschiedenen *Lymantria*-Rassen — es gibt „starke und schwache“ — nicht gleich, so daß bei einer Kreuzung zweier verschieden starker Rassen die normale Relation, in der die Faktoren F und M zueinander stehen, gestört wird, und

„intersexuelle“ Schmetterlinge verschiedenen Grades entstehen können, wobei „das Maß der Intersexualität proportional der Höhe dieser quantitativen Unstimmigkeit ist“.

Das genauere Studium dieser Schmetterlinge hat ferner gezeigt, daß die intersexuelle Umwandlung nicht alle Organe eines Individuums gleichmäßig betrifft, sondern „daß eine ganz eigenartige Reihenfolge besteht, in der die einzelnen Organe mit zunehmender Intersexualität von dem einen nach dem anderen Geschlecht sich umwandeln“. „Die Reihenfolge in der die Organe intersexueller Individuen sich mit zunehmender Intersexualität in der Richtung auf das andere Geschlecht hin verändern, ist nämlich die Umkehr der Reihenfolge ihrer embryonalen bzw. larvalen Differenzierung. Das heißt, daß die Organe oder Teile von Organen, die in der Larve sich zuletzt ausbilden, die ersten sind, die die Zeichen der Intersexualität, Umbildung in der Richtung auf das andere Geschlecht erkennen lassen; und daß die Organe, die frühzeitig in der Larve sich differenzieren, die letzten sind, die (erst bei hohen Graden der Intersexualität) von der geschlechtlichen Umbildung betroffen werden.“

## SIEBENUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

### Die Kontinuität des Lebensprozesses und die Kern- idioplasmatheorie.

Motto: „Jede organische Form ist das Resultat einer Geschichte, welche so alt ist wie die organische Welt überhaupt.“  
J. SACHS.

Die Kontinuität des Lebensprozesses ist ein Erfahrungssatz, der schon früh einen kurzen wissenschaftlichen Ausdruck in dem bekannten Satze gefunden hat: „Omne vivum e vivo“, „omne vivum ex ovo“; denn die Beobachtung und alltägliche Erfahrung leirt, daß ein Organismus nur aus einem Organismus derselben Art wieder entstehen kann. Die Art und Weise jedoch, wie zwischen den einzelnen Gliedern einer Generationsreihe diese Kontinuität hergestellt wird, hat je nach dem Stande der Wissenschaft zu den verschiedenen Zeiten eine wechselnde Beantwortung gefunden.

Die alten Evolutionisten stellten sich die Kontinuität in der Weise vor, daß jedes organische Individuum zugleich auch der Träger ist aller nachfolgenden Glieder der Generationsreihe, welche gewissermaßen en miniature in ihm eingeschachtelt sind. Sie gleichen sich, weil sie alle gleichzeitig am Schöpfungstag als Repräsentanten einer Organismenart so geschaffen sind, daß sie durch den Entwicklungsprozeß im Laufe der Zeiten allmählich auseinander gewickelt werden können.

Eine Kontinuität nimmt auch in seiner Theorie der Epigenesis C. F. WOLFF, sowie sein Nachfolger BLUMENBACH an; nur stellen sie sich die Kontinuität in einer ganz anderen Weise als die Evolutionisten vor. Denn sie lassen die Verbindung von Organismus zu Organismus durch eine unorganisierte Substanz vermittelt werden, welche von dem ausgebildeten Organismus abgeschieden wird und mit einer formbildenden Kraft (*niscus formativus*) begabt ist, vermöge deren sie sich allmählich organisiert und die elterliche Form reproduziert.

Für diejenigen, der sich im vorigen Jahrhundert aus allgemeinen Gründen nicht auf den Standpunkt der Evolutionisten stellen konnte, scheint uns die Lehre WOLFFS der naturgemäße Ausdruck für das Wissen seiner Zeit zu sein. Denn in einem Jahrhundert, in welchem man von feineren Organisationsverhältnissen der Pflanzen und Tiere und von chemischer Konstitution eines Stoffes so gut wie keine Ahnung hatte, lag es wohl am nächsten, schon dem unorganisierten Stoff Eigenschaften zuzuschreiben, welche, wie wir jetzt wissen, nur dem bereits schon hochorganisierten Stoff zukommen. Um ein gerechtes Urteil zu fallen, dürfen wir nicht vergessen, daß unsere Vorstellung einer feineren Organisation

der den Körper bildenden Stoffe sehr jungen Datums ist. Nach WOLFFS Ansicht war eine Leber, eine Niere oder irgendein Pflanzenorgan nach Wegnahme der Gefäße weiter nichts als ein „Klumpen Materie, die zwar die Eigenschaften der tierischen und pflanzlichen Substanz haben kann, in der aber noch so wenig Organisation oder Struktur anzutreffen ist als in einem Klumpen Wachs“.

Grundverschieden hiervon ist wieder die Vorstellung, welche sich DARWIN in seiner Theorie der Pangenesis von der Art der Kontinuität zwischen den Gliedern der Generationsreihe zurechtgelegt hat. Er sucht den Zusammenhang dadurch zu wahren, daß von allen einzelnen Organen des ausgebildeten Organismus kleinste Teilchen, Keimchen oder Gemmulae, abgegeben werden, die sich an einzelnen Stellen, besonders aber in den Geschlechtsorganen, anhäufen und sich untereinander zu Anlagekomplexen, zu den Geschlechtsprodukten, verbinden. Der aus ihnen entstehende kindliche Organismus muß den Erzeugenden gleichen, weil er von allen ihren Teilen die Anlagen erhält.

Die Pangenesis von DARWIN ist ebenso wie die alte Präformationstheorie ein lehrreiches Beispiel einer künstlich konstruierten Hypothese. Formell lassen sich durch ihre Annahme alle Tatsachen der Vererbung erklären; aber die Erklärung ist nicht mehr als eine bloße Scheinerklärung, ebenso wie die Lehre von den eingewickelten Keimen. Denn die Annahme, auf welcher die Pangenesis beruht, wie die Abgabe und der Transport der Keimchen, stehen in Widerspruch mit Ergebnissen der allgemeinen Anatomie und Physiologie, besonders der beiden grundlegenden Disziplinen der Embryologie und Zellenlehre, deren Hauptentwicklung in DARWINs spätere Jahre fällt und denen er in seiner ganzen Arbeitsweise und Gedankenrichtung nicht recht nahe getreten ist.

Bei der Aufstellung einer Entwicklungs- und Vererbungstheorie hat aber schließlich die **allgemeine Biologie** das entscheidende Wort. Sie hat uns in dem reichen Schatz des in unserem Jahrhundert angesammelten tatsächlichen Wissens einige Grundsteine für den Ausbau einer Entwicklungs- und Vererbungstheorie durch die Lehre von der Zelle geboten.

Die Kontinuität in der Entwicklung wird weder durch eingeschachtelte Miniaturgeschöpfe, noch durch Absonderung eines unorganisierten, mit einem Nisus formativus begabten Bildungsstoffes, noch durch eine aus Keimchen zusammengesetzte, gewissermaßen einen Extrakt des Körpers darstellende Substanz bewirkt, sondern durch die Zelle, einen lebenden Elementarorganismus, durch dessen Vervielfältigung und Vereinigung alle pflanzlichen und tierischen Gestalten hervorgehen. Die Kontinuität der organischen Entwicklung und des organischen Lebens beruht also auf dem Grundsatz: *Omnis cellula e cellula*. Durch die Zelle werden die Eigenschaften der Eltern auf die Kinder übertragen, sie ist der Träger der Eigenschaften, durch welche sich eine Organismenart von der anderen unterscheidet.

Bei dieser durch zahllose Beobachtungen gesicherten Sachlage ist es höchst verwunderlich, daß JOHANNSEN, ein um die Vererbungslehre höchst verdienter Forscher, noch 1909 die Meinung ausspricht, daß „vorläufig nicht auf cytologischer Grundlage eine Erblichkeitslehre aufgebaut werden könne“, und ferner schreibt: „Die Auffassung der Gene als Organoide, als Körperchen mit selbständigem Leben ist nicht mehr von der Forschung zu berücksichtigen. Voraussetzungen, welche eine solche Auf-

fassung nötig machen würden, fehlen gänzlich.“ Daher will JOHANNSEN auch mit dem Namen Gen nicht den Begriff von etwas Körperlichem verbunden wissen. Dieser Meinung schließt sich auch BAYR an, wenn er bei der Definition der Vererbung schreibt: „das was eine Species charakterisiert und was vererbt wird, sei stets nur eine bestimmte spezifische Art und Weise der Reaktion auf Außenfaktoren“.

Bei dieser Formulierung ist, wie O. HERTWIG mit Recht hervorhebt, ein wesentlicher Bestandteil der zu erklärenden Verhältnisse ganz weggelassen. Denn wenn in der Natur eine spezifische Reaktion überhaupt vor sich gehen, überhaupt möglich sein soll, so muß doch vorher ein Substrat vorhanden sein, welches sich in dieser Weise betätigt. So erfordert nach unserer Ansicht der Begriff der spezifischen Reaktion als unentbehrliche notwendige Ergänzung den Begriff der spezifisch reagierenden Substanz, der wir in Anschluß an NÄGELI den Namen „Idioplasma“ geben.

Übrigens kann sich auch JOHANNSEN der Logik dieser Forderung nicht entziehen. Denn während er einerseits die Gene nicht als etwas Körperliches betrachtet wissen will, schreibt er doch: „bei jeder mehr als morphologisch-deskriptiven Betrachtungsweise der Lebewesen muß daran festgehalten werden, daß alle Lebensäußerungen, auch die Ausformung der sich entwickelnden Organe und Gewebe, in letzter Linie als Reaktionen der in den grundlegenden Gameten gegebenen inneren molekularen Konstitution auf die verschiedentlich wechselnden Faktoren des äußeren Milieu aufzufassen sind“. Also haben doch die Gene eine innere molekulare Konstitution, sind also etwas Materielles, und es besteht kein Grund, nicht in den materiellen Bildern, die wir mit unserem Auge direkt beobachten können, die morphologischen Grundlagen für die Gene zu suchen. Wenn aber in der Artzelle das Idioplasma, das stoffliche Substrat der Vererbung enthalten sein muß, so ist es weiter berechtigt, zu fragen, ob nun etwa die ganze Zelle mit allen ihren morphologisch unterscheidbaren Strukturen Träger dieses Idioplasmas ist, ob allen ihren Bestandteilen die gleiche Bedeutung für die Übertragung der Erbanlagen zukommt. Wir waren zu dem Schluß gekommen, daß dem im Kern lokalisierten „Chromatin“ (vgl. S. 35) eine höhere Wertigkeit hierbei beizumessen, daß also das Vererbungssubstrat oder das Idioplasma im Sinne von NÄGELI in Bestandteilen des Kerns zu suchen ist.

Es ist Aufgabe des Biologen, dieses Idioplasma genau zu analysieren. Bevor wir aber auf die Mittel und Wege eingehen, die ihm dabei zu Gebote stehen, und ihren Wert gegeneinander abzuschätzen versuchen, wollen wir uns einmal vergegenwärtigen, wie ein Forscher verfährt, der einen unbekanntem anorganischen Körper zur Untersuchung erhalten hat. Dieser wird zunächst eine genaue Beschreibung seiner physikalischen Reaktionen, seines spezifischen Gewichtes, seiner Löslichkeit in Wasser und etwaigen Kristallstruktur, seiner Farbe und seines Geruches usw. geben; aber er betrachtet seine Aufgabe erst dann als gelöst, wenn es ihm gelungen ist, die chemische Konstitution dieses organischen Körpers zu ergründen.

In derselben Lage befindet sich der Biologe. Auch seine Aufgabe ist eine zweifache, einmal die Reaktionen des Idioplasmas festzustellen und eine Beschreibung seiner verschiedenen Reaktionszustände zu geben, andererseits in seine materielle Konstitution einzudringen. Denn genau

so wie ein anorganischer Körper eine chemische Konstitution und je nach den äußeren Bedingungen einen wechselnden physikalischen Zustand aufweist, so kommt auch dem Idioplasma als biologischer Verbindung eine biochemische Konstitution, von JOHANNSEN als Genotypus bezeichnet, und ein je nach den Außenfaktoren wechselnder biophysikalischer Zustand (Phänotypus) zu.

Ein Vergleich soll diese wichtigen Verhältnisse noch klarer machen. Das Wasser besitzt die chemische Formel  $H_2O$  und erscheint bei der physikalischen Untersuchung je nach den äußeren Bedingungen als gasförmiger, flüssiger oder fester Körper. Ebenso tritt uns das Idioplasma mit seiner ganz bestimmten biochemischen Struktur bald in Form von Chromosomen, bald in der wohl durch Wasseraufnahme und Quellung zu erklärenden ganz anderen Form des ruhenden Kerns entgegen, und dieser Ruhekern kann wieder unter der Einwirkung der äußeren Milieuverhältnisse mannigfaltige Gestalten annehmen, bald als riesiges Keimbläschen, bald als winziger Spermakopf in kompakter Form zur Beobachtung gelangen. Genau so wie das Wasser bei gleicher chemischer Konstitution aus dem gasförmigen in den flüssigen oder festen Zustand übergeht, so kann auch das Idioplasma die verschiedensten Formen annehmen. Seine biochemische Beschaffenheit bleibt dabei dieselbe und nur die biophysikalische Erscheinungsform ist wechselnd.

Leider sind sich die Morphologen im allgemeinen über diese prinzipiell wichtigen Verhältnisse nicht immer genügend klar gewesen, und es hat sicher viel zu dem Mißkredit, den ihre Angaben bei den Vererbungsforschern wie JOHANNSEN und BAUR, gefunden haben, beigetragen, daß die Cytologen glaubten, bei ihrem Objekt, der Zelle, schon die biochemische Struktur erforscht zu haben, während sie doch nur die verschiedenen biophysikalischen Zustände einer in ihrer Konstitution noch unbekanntem Substanz beschrieben. Begünstigt wurde dieser Irrtum noch dadurch, daß der Morphologe meist am toten oder abgetöteten Objekt seine Untersuchungen anstellte und darüber nur allzu leicht das lebende vergaß. Wo im lebenden Zustand steter Wechsel war, da fand er beim toten Objekt dauerhafte Strukturen und glaubte in seiner falschen theoretischen Einstellung nun auch dort, wo die Beobachtung keine ergab, solche auffinden zu müssen. So sollten die Chromosomen als Träger der Vererbungssubstanz auch im ruhenden Kern als solche persistieren, und es ist viele vergebliche Arbeit aufgewandt worden, eine solche Persistenz auch wirklich cytologisch, so namentlich für die Zellen der Keimbahn und die heranwachsenden Eizellen nachzuweisen.

Vom Standpunkt des Biologen betrachtet, fallen alle diese Schwierigkeiten fort, da er in all den von den Morphologen festgestellten Strukturen nichts Dauerhaftes, sondern nur verschiedene Reaktionsformen eines in seiner biochemischen Konstitution noch unbekanntem materiellen Substrates erblickt, und er darf, wenn aus einer Eizelle durch wiederholte Teilungen eine Somazelle oder wieder eine Keimzelle wird und aus dem ruhenden Kern sich Chromosomen ausbilden und diese dann wieder einen bläschenförmigen Kern liefern, auf Identität des zugrunde liegenden Substrates trotz aller dieser wechselnden Erscheinungsformen schließen, wenn nur unter den gleichen Bedingungen derselbe biochemische Zustand wieder reproduzierbar ist. Er ist dazu genau so berechtigt wie der Chemiker, der trotz der Umwandlungsfähigkeit eines Körpers von dem einen in den andern physikalischen Zustand auf eine Identität



der chemischen Konstitution schließt, wenn unter den gleichen physikalischen Bedingungen dieser Zustand stets der gleiche ist.

Nach unseren soeben gemachten Darlegungen ist die Aufgabe des Biologen somit eine zweifache: er muß einmal die biochemische Konstitution des Idioplasmas erforschen und zweitens die von dem Einfluß des Milieus abhängigen Reaktionsformen der verschiedenen Idioplasmaarten untersuchen und durch Vergleich ihre mehr oder minder große Ähnlichkeit feststellen.

Im Kap. XV haben wir bereits die serologischen Methoden kennen gelernt, die es uns gestatten, das Idioplasma verschiedener Arten und ihre artspezifischen Protoplasmaproducte biochemisch voneinander zu unterscheiden. In der Produktion von Abwehrfermenten gegen artfremdes Eiweiß besitzt der tierische Organismus ein äußerst feines diagnostisches Unterscheidungs mittel gegen die biochemische Konstitution von Plasma, das verschiedenen Spezies angehört. In gleichem Sinne lassen sich ferner die Ergebnisse der Transplantation (S. 507—511) verwer ten. Je nachdem, ob es sich um Auto-, Homolo- oder Heteroplastiken handelt, fallen diese ja ganz verschieden aus und sprechen sogar für eine verschiedene biochemische Konstitution von Zellen, die zwei Individuen der gleichen Art angehören.

Anders geartet sind die Einblicke, die uns die moderne Genetik in die Konstitution des Idioplasmas tun läßt. Könnte man sich nach den serologischen und Transplantationsversuchen das Idioplasma als ein für jede Art spezifisches Rieseneiweißmolekül im Sinne von PFLÜGER vorstellen, so lehrt die Genetik, das das Idioplasma aus zahlreichen einzelnen, unter sich verschiedenen materiellen Teilchen, den Genen, aufgebaut ist (Kap. XIII, S. 556), und es hat sogar neuerdings gezeigt werden können, daß bei nahe verwandten Arten ein großer Teil dieser Gene identisch ist (STURTEVANT 1922). Zwei verschiedene Artidioplasmen können sich einmal durch die verschiedene Anzahl, und zweitens durch die verschiedene Qualität und Quantität ihrer einzelnen Gene unterscheiden, wozu außerdem noch Unterschiede in der Anordnung der einzelnen Gene und Genkomplexe kommen.

Daß das Bild von der biochemischen Konstitution des Idioplasmas noch ein recht unvollkommenes ist, daß im einzelnen noch fast alles zu erforschen ist, sei ausdrücklich hervorgehoben. Immerhin können wir auf das in den letzten Jahren Erreichte schon stolz sein; sehen wir jetzt doch Möglichkeiten und Wege der Forschung, wo wir vor kurzem nur scheinbar unüberwindliche Schwierigkeiten vor uns erblickten.

Ebenso wichtig ist natürlich die genaue Beschreibung der wechselvollen Erscheinungsformen des Idioplasmas und das Studium seiner Reaktionsfähigkeit, denn auch auf diesem Wege lassen sich Rückschlüsse auf die Konstitution des Idioplasmas ziehen. Zwei Beispiele mögen hier angeführt sein. Wenn bei Pferdespulwurmeiern einmal zwei, ein andermal vier Chromosomen aus dem ruhenden Eikern bei der ersten Furchungsteilung sich ausbilden, so schließen wir aus dieser Verschiedenheit mit Recht, daß diese Eier zwei verschiedenen Arten, der *Ascaris megalocephala univalens* bzw. *bivalens* angehören, zumal wenn dieses Vermögen, aus dem ruhenden Kern in dem einen Fall die doppelte Chromosomenzahl wie im anderen auszubilden, auch bei Bastardbeurteilung erhalten bleibt, also in dem gleichen Ei plasma, je nachdem ein univalens oder bivalens Spermatozoon die Besamung vollzogen hat, aus dem Spermakern ein

oder zwei Chromosomen sich bilden. Unter den gleichen äußeren Bedingungen reagieren also diese Spermakerne verschieden, und wir schließen daraus, daß auch das Idioplasma, die Vererbungssubstanz zumindest qualitativ voneinander verschieden ist.

Sehr wichtige Einblicke in die Konstitution des Idioplasmas gewährt uns ferner das Studium der Ontogenie. Denn wenn sich unter identischen äußeren Bedingungen aus zwei der gleichen Art angehörenden Eizellen ausgebildete vielzellige Individuen entwickeln, die sich durch ihr Geschlecht oder durch irgendein kleines charakteristisches Merkmal wie die Haarfarbe, die Wüchsigkeit usw. voneinander unterscheiden, so schließen wir nach dem ontogenetischen Kausalgesetz (S. 492) auf allerfeinste Unterschiede des Idioplasmas, auf eine biochemische Differenz des Vererbungssubstrates, eine Verschiedenheit des Genotypus, die durch den Entwicklungsprozeß erst für unser Unterscheidungsvermögen sichtbar gemacht wird.

Voraussetzung ist allerdings, wie schon gesagt, daß die äußeren Bedingungen, unter denen sich die Entwicklung der beiden Vergleichsobjekte abgespielt hat, auch wirklich identisch waren; denn wir haben bereits an zahlreichen Beispielen im Kap. XIX gesehen, wie durch die äußeren Umweltbedingungen die Erscheinungsform, der Phänotypus verändert werden kann. Die verschiedenen geographischen Modifikationen bei Pflanzen und Tieren, die wir auf S. 621 besprochen hatten, stellen nur verschiedene Reaktionsformen identischer Idioplasmen dar, die gegenüber bestimmten Milieueinflüssen aber stets charakteristisch sind. Ein weiteres Beispiel liefern das riesige Keimbläschen des unreifen Eies und der winzige kompakte Kern des Samenfadens, die trotz ihrer durch das verschiedene Plasmamilieu bedingten phänotypischen Unähnlichkeit doch genotypisch identisches Idioplasma besitzen, oder das verschiedene morphologische Verhalten des Spermakerns nach der Besamung; denn je nachdem er in das Plasma eines reifen oder unreifen Eies zu liegen kommt, quillt er, wie BRACHET kürzlich beim Seeigel festgestellt hat, entweder durch Flüssigkeitsaufnahme auf oder aber er bleibt ziemlich unverändert als kompakter Körper im unreifen Eioplasma liegen. „La forme et la structure du noyau sont régies par l'état du cytoplasme, dans lequel il se trouve, et le suivent dans ses variations“, so faßt BRACHET (1922) das Ergebnis seiner Untersuchungen zusammen.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, wie neben der biochemischen Konstitution des Substrates, dem Genotypus, repräsentiert durch das Idioplasma, das äußere Milieu das jeweilige Erscheinungsbild, den Phänotypus nach JOHANSEN, maßgebend bestimmt. Daneben spielt aber für den Endeffekt noch ein dritter Faktor eine sehr wichtige Rolle; das ist der jeweilige biophysikalische Zustand des lebenden Substrates selber, auf den die äußeren Faktoren ihren Einfluß geltend machen. Denn für die Reaktionsfähigkeit, d. h. die Art und Weise, wie die Reaktion abläuft, ist auch hier nicht nur die chemische Konstitution, sondern auch der physikalischer Zustand von größter Wichtigkeit (vgl. S. 13). Das gilt gleichermaßen für lebende und leblose Körper. So kann bei  $0^{\circ}$  das Wasser sowohl fest wie flüssig sein, je nachdem es vorher niedriger oder höherer Temperatur ausgesetzt war und sich infolgedessen in Eisform oder in flüssigem Zustand sich befand. Ja selbst bei  $-1^{\circ}$  oder  $-2^{\circ}$  kann das Wasser unter bestimmten Bedingungen noch flüssig bleiben, eine Erscheinung, die als Unterkühlung ja bekannt ist. Oder um ein anderes

Beispiel anzuführen: Der Sturm peitscht das flüssige Wasser zu hohen Wellen auf, während dasselbe chemische Substrat in Eisform gegen dieselbe Kräfteinwirkung kaum sichtbar reagiert.

Ebenso spielt nun bei dem lebenden Organismus sein jeweiliger „Zustand“ für das Endresultat eines Reizes eine bestimmende Rolle. Ein ermüdeter Muskel reagiert gegenüber demselben Nervenreiz anders als derselbe Muskel im ausgeruhten Zustand; niedere Tiere und Pflanzen sind im encystierten Zustand viel weniger empfindlich gegen extreme Umweltseinflüsse als vor ihrer Encystierung. Bei den Einzellern haben wir die sogenannte Lichtstimmung bereits besprochen (S. 176), die Erscheinung, daß belichtete Infusorien und Algen anders gegen bestimmte Lichtintensitäten reagieren, als vorher im Dunkeln gehaltene Exemplare. Bei der Schilderung der Wirkungen des Radiums hatten wir (S. 612) ferner gezeigt, daß embryonale jugendliche Zellen stets empfindlicher sind gegen die gleichen Strahlendosen, als alte, ausdifferenzierte Gewebe. Das gleiche gilt schließlich für die Kernsubstanzen, und damit auch für das Idioplasma, wo wir ja auch entsprechend dem wechselnden biophysikalischen Zustand „sensible Perioden“ nachweisen konnten (S. 152).

Alle diese bereits mehrfach in den vorhergehenden Kapiteln erwähnten Erscheinungen lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß die Reaktionsfähigkeit eines lebenden Gebildes gegen äußere Einflüsse, sei es nun eines vielzelligen Organismus oder einer Zelle oder eines Teiles einer Zelle, des Idioplasmas, nicht nur von seiner ihm eigentümlichen Dauerstruktur, sondern ebenso von seinem im allgemeinen einem steten Wechsel unterworfenen jeweiligen Zustand abhängt. Hieraus ergibt sich aber weiter, daß zu einem völligen Verständnis der Lebenserscheinungen eine Kenntnis aller früher vorausgegangenen Zustände der lebendigen Substanz nötig ist. „dem jede organische Form ist das Resultat einer Geschichte, welche so alt ist wie die organische Welt überhaupt“ (S. SACHS). Damit wird aber die Biologie mit Notwendigkeit zu einer historischen Wissenschaft, und die Paläontologie, soweit sie sich auf wirklich historische Dokumente stützt, ist ein notwendiger, wichtiger Zweig biologischer Forschung.

Nachdem wir nunmehr einen Überblick über die mannigfaltigen Mittel und Wege gewonnen haben, die dem Biologen bei kritischer Anwendung zur Erforschung des Idioplasmas zu Gebote stehen, und wir dabei schon an Hand einer größeren Anzahl von Beispielen gewisse grundlegende Vorstellungen über das Idioplasma, seine im allgemeinen konstante biochemische Struktur, seinen wechselnden biophysikalischen Zustand und seine von diesen beiden Faktoren abhängige Reaktionsfähigkeit gegenüber Einflüssen der Umwelt uns gebildet haben, wollen wir jetzt zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung in diesem Kapitel zurückkehren. Was können wir aus der Erfahrungstatsache, daß das Leben ein kontinuierlicher Prozeß ist, für Schlüsse ziehen über die Eigenschaften des Idioplasmas?

Wir stoßen hierbei auf einen grundlegenden Unterschied zwischen leblosen und belebten Körpern, und zwar das Idioplasma gehört ja zu den letzteren. Denn während ein totes Körpersystem seinen physikalischen Zustand nur dann ändert, wenn die äußeren Faktoren sich ändern, und zwar solange, bis es mit denselben wieder im Gleichgewichtszustand sich befindet, ist es das Charakteristikum eines jeden Lebewesens, daß „es ein System ist, welches bei der gegebenen Umgebung nicht im Gleich-

gewicht und so eingerichtet ist, daß die Energie und Energieformen der Umgebung in demselben in solche Energieformen umgewandelt werden, die bei der gegebenen Umgebung gegen den Eintritt des Gleichgewichtszustandes wirken“. (ERWIN BAUER 1920.) Auch bei gleichbleibendem äußeren Milieu ändert daher ein lebender Körper, gerade weil sich an ihm stetig energetische, das Leben bedingende und erhaltende Prozesse abspielen, dauernd selbstregulatorisch (ROUX) seinen biophysikalischen Zustand, und Hand in Hand damit geht eine Massenzunahme seines biochemischen Substrates, da jeder lebende Körper zugleich mit seiner Selbsterhaltung auch zur Wahrung der Kontinuität des Lebensprozesses wächst und sich fortpflanzt.

Mit diesem Wachstum ist aber ursächlich verknüpft, weil durch dasselbe bedingt, ein gesetzmäßiger rhythmischer Wechsel des physikalischen Zustandes der lebenden Substanz. Als Beispiele seien genannt der ruhende Kern, der in den Zustand der Mitose übergeht und nach beendeter Teilung wieder zur Ausgangsform zurückkehrt; ferner die rhythmisch wechselnden, mit dem Teilungsprozeß kausal verknüpften Strukturen des Protoplasmas, die Strahlenfiguren usw. Dieser rhythmische, durch den Lebensprozeß bedingte Wechsel des biophysikalischen Zustandes des Erscheinungsbildes läßt sich übrigens nicht nur an den wachsenden und sich teilenden Zellen beobachten, sondern auch bei den vielzelligen Organismen gibt es eine große Anzahl solcher rhythmischer Erscheinungen; so vor allem die regelmäßige Aufeinanderfolge der einzelnen Generationen bei den Tieren und Pflanzen, die wieder ihrerseits durch die rhythmische Ausbildung von Keimzellen in ganz bestimmten Altersperioden der einzelnen Individuen, durch die rhythmischen Altersveränderungen der Gewebszellen und der ganzen vielzelligen Organismen und ihren individuellen Tod berechtigt ist.

Charakteristisch ist, daß durch den Lebensprozeß als solchen in gewisser Unabhängigkeit von dem äußeren Milieu in rhythmischem Wechsel die stets sich wiederholenden Erscheinungsformen reproduziert werden. Das ist aber nur möglich, wenn das zugrunde liegende biochemische Substrat, das Idioplasma, in seiner ihm eigentümlichen Konstitution in den Zellen unverändert bleibt. Nun wissen wir ferner, daß das Idioplasma aus zahlreichen, unter sich verschiedenen ultramikroskopischen individuellen Teilchen, den Genen, aufgebaut ist, und aus diese Tatsachen im Zusammenhang mit der Unveränderlichkeit des Gesamtidioplasma lassen sich nun wichtige Schlüsse über den Mechanismus des Wachstums und der Vermehrung des Idioplasmas ziehen:

1. Seine einzelnen Gene stehen in einer gewissen Abhängigkeit zueinander und bilden für den Teilungsprozeß eine Einheit; sie sind also integrierte Teile eines höheren Ganzen, des Gesamtidioplasmas.

2. Entweder müssen alle, unter sich sehr verschiedenen Gene gleich rasch wachsen, oder aber die Teilung der gesamten Gene erfolgt erst dann, wenn alle Gene, auch die langsamst wachsenden, ihre maximale Größe, d. h. ihre doppelte Quantität erreicht haben.

3. Ein Wachstum über die doppelte Quantität ist bei keinem Gen ohne Teilung in zwei gleiche Tochtergene möglich.

Diese drei von uns formulierten Regeln über die Vermehrung des Idioplasmas setzen uns nun auch in den Stand, noch einmal die Lokalisationsfrage des Idioplasmas in der Zelle zu erörtern. Denn die in den Chromosomen enthaltene Substanz ist die einzige, die all diesen Anfor-

derungen gereicht wird. Durch Beobachtung können wir feststellen, daß stets aus dem ruhenden Kern bei der Mitose genau soviel Chromosomen hervorgehen, als vorher zu seinem Aufbau beigetragen haben (Gesetz von der Zahlenkonstanz der Chromosomen, S. 234); nur ist die Substanzmenge inzwischen genau verdoppelt worden. Selbst bei Keimen, die wie das Keimbläschen des reifenden Eies eine besonders lange Wachstumsperiode durchmachen und dabei an Größe ganz gewaltige Dimensionen annehmen, haben trotzdem die Chromosomen bei der ersten Reifeteilung nur die regelmäßige Verdoppelung ihrer Menge erfahren (vgl. S. 290 und S. 703), genau so wie es unsere dritte für das Wachstum des Idioplasmas formulierte Regel verlangt. Wird also, wie im wachsenden Ei, durch irgendeinen noch unbekanntem Faktor der Teilungsmechanismus der Mitose verhindert, so wächst zwar der Kern noch weiter, meißt aber das die Chromosomen aufbauende Idioplasma; denn dieses kann sich erst über die Verdoppelung hinaus weiter vermehren, wenn es die biophysikalische Erscheinungsform der Chromosomen angenommen und sich in diesem Zustand geteilt hat.

Daß die Chromosomen selber bei Zellen des gleichen Individuums, also bei gleichem Idioplasmagehalt, morphologisch verschieden aussehen können, entsprechend dem verschiedenen Plasmamilieu, darf und kann natürlich nicht, wie ausdrücklich betont sei, gegen die Richtigkeit unserer Lokalisationstheorie geltend gemacht werden. Wenn die Chromosomen bei den ersten Teilungen des Eies im allgemeinen größer und länger erscheinen, als im kleinzelligen Blastulastadium, worüber Ru. ERDMANN zuerst genauere Messungen angestellt hat, oder die Mitosen in einer Bindegewebszelle anders aussehen, als in einer Epithel- oder jugendlichen Muskelzelle (S. 558), so sind diese Bilder eben nur, wie wir schon (S. 740) dargelegt haben, der Ausdruck von verschiedenen biophysikalischen Zuständen des Idioplasmas, das selber dabei in seiner chemischen Konstitution ganz unverändert ist (vgl. auch die S. 704 erwähnte verschiedene Größe von Eikern und Kern des Richtungskörpers trotz gleichem Chromosomengehalt; verschiedener Phänotypus trotz gleichem Genotypus).

Die Kontinuität des Lebensprozesses beruht also darauf, daß das in den Chromosomen lokalisierte Idioplasma oder biochemische Vererbungssubstrat wächst, sich durch Teilung vermehrt und unter den wechselvollen biophysikalischen Erscheinungsformen in einem von äußeren Faktoren zeitlich beeinflussen inneren Rhythmus stets wieder zur Ausgangsform zurückkehrt. „So ist“, wie NÄGELI (1884) so anschaulich sagt, „der ganze Stammbaum im Grunde ein einziges aus Idioplasma bestehendes, kontinuierliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d. h. einen neuen individuellen Leib bildet.“ „Betrachtet man eine Reihe von Generationen in diesem Lichte, so hat die Vererbung nur noch eine figürliche Bedeutung. Die wissenschaftliche Darstellung kann zwar des Bildes nicht wohl entbehren, ohne die bisherige Anschauung wesentlich zu ändern, aber gleichwohl stellt das Bild im Grunde die Wirklichkeit auf den Kopf. Denn statt daß die Eltern einen Teil ihrer Eigenschaften auf die Kinder vererben, ist es vielmehr das nämliche Idioplasma, welches zuerst den seinem Wesen entsprechenden elterlichen Leib und eine Generation nachher den seinem Wesen entsprechenden und daher ganz ähnlichen kindlichen Leib bildet.“

Vererbung ist also, kurz gesagt, die Übertragung des gleichen biochemischen Substrates, des Idioplasmas, von einem Individuum auf das andere, die bei niederen vielzelligen Organismen durch jede beliebige Körperzelle, bei höheren Formen infolge der bei ihnen ausgebildeten Arbeitsteilung und Differenzierung in der Regel nur durch ganz bestimmte Zellen, die Fortpflanzungs- oder Keimzellen, erfolgt. Durch den Besitz des gleichen Idioplasmas gleichen sich daher Mutter- und Tochterindividuen genotypisch. Phänotypisch besteht nur dann ebenfalls Übereinstimmung, wenn sich beide unter den gleichen äußeren Bedingungen entwickelt haben und auf identischen Entwicklungsstufen, im allgemeinen also im gleichen Alter, miteinander verglichen werden. Die wichtige Frage, wie und wodurch das im allgemeinen konstante Idioplasma in seiner biochemischen Konstitution Veränderungen erfahren kann, ohne seine Lebensfähigkeit dabei einzubüßen, soll uns im nächsten Kapitel beschäftigen.

## Die Veränderungsfähigkeit des Idioplasma und die Vererbung neu erworbener Anlagen.

Im vorigen Kapitel waren wir von dem Axiom ausgegangen, daß das Idioplasma oder die Erbmasse als das die Kontinuität des Lebensprozesses verbürgende Substrat im allgemeinen unveränderlich ist. Daß diese Annahme berechtigt ist, haben Untersuchungen der neueren Zeit von JOHANNSEN und JENNINGS aufs klarste bewiesen. JOHANNSEN untersuchte die durch Selbstbefruchtung entstandenen Samen einer einzelnen isolierten Bohnenpflanze und fand, daß die Bohnengröße je nach der zufällig bald besseren, bald schlechteren Ernährung auf der Mutterpflanze um ein bestimmtes Mittelmaß schwankte, wobei die extrem kleinen und großen Exemplare am seltensten, die Bohnen mittlerer Größe am häufigsten waren. JOHANNSEN säte nun die einzelnen phänotypisch verschiedenen Bohnen aus, zog aus ihnen unter möglichst gleichen äußeren Bedingungen die Bohnenpflanzen und erntete von jeder getrennt die Samen. Er erhielt dann wieder Bohnen, die gleichgültig, ob sie von einer Bohnenpflanze abstammten, die aus einer kleinen oder großen Bohne gewachsen war, wiederum um denselben Mittelwert in ihrer Größe schwankten, wie die Bohnen der ersten Generation. In ihrer Nachkommenschaft erwiesen sich also die kleinen und großen Geschwisterbohnen völlig gleich, sie waren wohl phänotypisch in ihrer Größe verschieden, in ihrem Genotypus oder idioplasmatischem Erbgut völlig gleich. JOHANNSEN setzte diese Versuche in der besprochenen Art durch mehrere Generationen fort und konnte feststellen, daß der Genotypus bei den immer wieder durch Selbstbefruchtung gewonnenen Nachkommen einer einzelnen isolierten Bohnenpflanze als Stammutter, in einer „reinen Linie“ wie JOHANNSEN sagt, unverändert bleibt. Mit demselben Ergebnis untersuchte JENNINGS reine Linien von *Paramecium*; auch er fand bei diesem Infusor eine Konstanz des Genotypus durch zahlreiche Generationen hindurch.

Wäre diese Konstanz des Idioplasmas, wie es nach diesen Experimenten scheinen könnte, tatsächlich eine vollkommene, so wäre nun aber eine allmähliche Umwandlung der Arten undenkbar und damit der Deszendenztheorie die Grundlagen entzogen. Aus allgemeinen Gründen müssen wir aber eine allmähliche Fortentwicklung der Arten von einfachen zu immer komplizierteren Formen annehmen, es fragt sich also, gibt es Beobachtungen, die eine Veränderungsfähigkeit des Idioplasmas beweisen, zweitens, werden diese Veränderungen, wenn einmal entstanden, bei dem Vermehrungsprozeß des Idioplasmas als solche beibehalten, und damit also vererbt. Dem mit vollem Recht bemerkt

H. J. MÜLLER (1922): „it is not inheritance and variation which bring about evolution, but the inheritance of variation“. Drittens haben wir schließlich noch die Frage zu erörtern, welches sind die Ursachen für eine Veränderung des Idioplasmas, sind es innere, in der Organisation der Erbmasse selber gelegene Faktoren oder aber Einflüsse der Umwelt, und wie können dieselben die Konstitution des Idioplasmas abändern?

Wenn schon ein chemisches Molekül durch äußere physikalische Einflüsse in seiner Konstitution verändert werden kann, wie viel leichter muß es da sein, an dem Idioplasma, dem viel komplizierter und labiler gebauten biochemischen Vererbungssubstrat Veränderungen hervorzurufen. Meist sind diese aber nun so groß, daß damit auch die Lebens- und Vermehrungsfähigkeit des Idioplasmas erlischt, und es gelingt dem Experimentator nur schwer, die richtige Dosierung des abändernden Reizes ausfindig zu machen, bei denen das Idioplasma zwar in seiner Konstitution dauernde Veränderungen erleidet, dabei aber noch vermehrungsfähig bleibt. So sind nur sehr wenig einwandfreie Versuche bekannt, wo es gelungen ist, durch äußere Reize dauernde, nicht lethale Veränderungen des Idioplasmas zu erzielen. Wir halten uns für durchaus berechtigt, solche Veränderungen als „Mutationen“ nach der von DE VRIES eingeführten Terminologie zu bezeichnen; denn ob diese Veränderungen nur von Zellgeneration zu Zellgeneration oder auch noch von Individuum zu Individuum durch die Fortpflanzungszellen übertragen werden, ist schließlich nur ein gradueller Unterschied. Von Wichtigkeit ist nur die Feststellung, daß tatsächlich die Erbmasse selbst direkt durch äußere Reize verändert werden kann. Besonders eindeutig zeigen das vor allem die schon mehrfach erwähnten Radiumexperimente an tierischen Keimzellen, die von OSCAR und GÜNTHER HERTWIG ausgeführt wurden. Die Radiumstrahlen sind besonders deshalb geeignet, weil sie sich in ihrer Wirksamkeit äußerst leicht aufs feinste abstufen lassen. Bei stärkeren Intensitätsgraden wird das Idioplasma so schwer verändert, daß es vermehrungsunfähig wird (vgl. S. 361), verringert man nun aber sukzessive die Strahlenintensität, so kann man erreichen, daß die Kernsubstanz der bestrahlten Keimzellen in ihrer Konstitution zwar auch verändert ist, sich aber doch noch längere Zeit ungestört weiter vermehrt. Die Resultate dieser Versuche sind schon früher dargestellt worden (S. 361 und S. 412); hier sei nur besonders darauf hingewiesen, daß, wie GÜNTHER HERTWIG (1922) wahrscheinlich gemacht hat, die Versuchsergebnisse schwacher Radiumbestrahlungen sich am besten folgendermaßen deuten lassen: Die einzelnen Gene, aus denen sich das Idioplasma aufbaut, sind verschieden radiosensibel. Durch geeignete Dosierung der Strahlenintensität werden einige von ihnen verändert, aber nicht so geschädigt, daß sie vermehrungsunfähig würden, was eine „Verlustmutation“ zur Folge haben würde. Vielmehr vermehren sich die abgeänderten Gene eine Zeit lang noch weiter, bis sie in den Embryonalzellen in Funktion treten, wobei sich ihre abnorme Konstitution dann in Störungen dieser Funktion, in abnormen Wechselbeziehungen mit dem Zellplasma und schließlich in einer allgemeinen Erkrankung der betreffenden Zellen manifestiert (vgl. auch S. 450).

Daß die erblichen Veränderungen des Idioplasmas im allgemeinen sich nur auf einige, zumeist sogar in jedem Einzelfall von Mutation sich nur auf ein einziges Gen erstreckt, das zeigen nun zahlreiche Beobachtungen von Mutationen, die in den letzten Jahren durch sorgfältige



Züchtungsversuche an mehreren Tier- und Pflanzenarten, vor allem von MORGAN und seinen Schülern an der Obstfliege *Drosophila* und von BATTI am Löwenmaul ausgeführt worden sind, wenigstens in diesen Experimenten die Ursachen für die mutativen Abänderungen nicht klargestellt werden konnten, sondern dieselben scheinbar spontan entstanden waren. Durch die Rückkreuzung mit der unveränderten Stammform ließ sich leicht der Nachweis führen, daß die Mehrzahl erblicher Idioplasma-Veränderungen bei *Drosophila* und *Antirrhinum* auf Veränderungen je eines einzelnen Genes beruht, die sich bei Weiterzuchtung dauernd konstant erwiesen. Es hat sich ferner ergeben, daß wir von einigen Genen schon eine ganze Reihe von verschiedenen Mutationsformen kennen, die als multiple Allelomorphie bezeichnet werden.

Mit der Feststellung, daß es Mutationen gibt, haben wir unsere am Eingang des Kapitels gestellten beiden ersten Fragen beantwortet: Das Idioplasma ist veränderbar, und seine Konstitutionsveränderungen sind vererblich. Schwieriger dagegen ist unsere dritte dort aufgeworfene Frage zu beantworten, wenigstens die Radiumexperimente uns gezeigt haben, daß äußere Umweltfaktoren Mutationen des Idioplasmas auslösen können. Aber bei den Radiumversuchen liegen die Verhältnisse auch schon deshalb besonders günstig und einfach, weil ja die Radiumstrahlen speziell die Kernsubstanz, den Träger des Vererbungssubstrates, beeinflussen; die meisten Umweltfaktoren dagegen werden zunächst auf das Protoplasma einwirken und durch dessen Vermittlung erst mehr indirekt den im Inneren der Zelle möglichst geschützt liegenden Kern verändern können. Es kann unter Umständen recht schwer sein, Veränderungen des Protoplasmas von solchen des Kernes zu unterscheiden, wie sich aus den experimentellen Protistenstudien von JOLLOS (1921) ergibt. Bei dem von JOLLOS studierten Infusor *Paramecium* ist dadurch noch eine besondere Komplikation gegeben, daß neben dem Geschlechtskern, dem Mikronukleus, sich noch ein den vegetativen Funktionen dienender Makronukleus findet (S. 325), so daß Veränderungen des Milieus — als solcher bediente sich JOLLOS Temperatureinwirkungen und chemischer Agentien, wie arseniger Säure und Kalziumsalze — entweder das Protoplasma oder den Makronukleus oder aber alle zusammen verändernd beeinflussen können.

JOLLOS benutzte zu jedem seiner zahlreichen Versuche *Paramecien*, die von einem einzigen Stammexemplar durch sukzessive Teilungen hervorgegangen waren; einen Teil derselben züchtete er als Kontrolle unter normalen Bedingungen, einen anderen Teil brachte er in das abnorme Milieu, wobei er die Intensität der chemischen oder thermischen Reize oft allmählich steigerte, um so die *Paramecien* an dieselben zu gewöhnen, da sie bei plötzlichem Wechsel sonst sofort abgestorben waren. Nach kürzerer oder längerer Zeit versetzte JOLLOS die Versuchstiere wieder in das gleiche Milieu wie die Kontrollen und beobachtete dann, ob sich an ihnen Änderungen der Lebenstätigkeit, wie z. B. der Teilungsgeschwindigkeit zeigten; oder aber er brachte die Versuchstiere und die Kontrollen wieder, diesmal aber ohne allmählichen Übergang, in das abnorme Milieu und konnte dann häufig feststellen, daß die Kontrollen dort rasch abstarben, die Versuchstiere dagegen oft ungestört weiterlebten, ihre Reaktionsfähigkeit gegen äußere Einflüsse durch die vorausgegangene Vorbehandlung also geändert war. Zur Deutung der Versuchsergebnisse ist es ferner noch wichtig, zu wissen, daß die *Paramecien* sich

meist rein vegetativ vermehren, wobei sowohl Makro- wie Mikronukleus sowie auch der Plasmaleib sich äqual teilen. Daneben, wenn auch viel seltener, kommt eine Art parthenogenetischer Fortpflanzung vor, wobei der alte Makronukleus beseitigt und vom Mikronukleus ein neuer Großkern gebildet wird. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung, der Konjugation schließlich, wird ebenfalls vom Mikronukleus ein Makronukleus für den zugrunde gegangenen alten regeneriert, außerdem aber kommt es auch noch zu einer Reduktion des Mikronukleus und einer Neuentstehung desselben aus verschmelzenden Mikronukleushälften der beiden Konjuganten (vgl. S. 328). Sowohl Parthenogenese wie Konjugation sind von äußeren Faktoren abhängig und können vom Experimentator willkürlich ausgelöst werden.

Die Versuchsergebnisse von JOLLOS waren im einzelnen nun folgende. In einer großen Reihe von Fällen war eine veränderte Reaktionsfähigkeit der Versuchstiere sofort nach beendetem Versuch festzustellen, aber bald nach dem Verbringen in normale Bedingungen schwand dieselbe wieder völlig. Hier handelt es sich unzweifelhaft um vorübergehende Zustandsänderungen ausschließlich des Protoplasmas, die vergleichbar etwa der Lichtstimmung (S. 176 und S. 741) nach Aufhören des Reizes, namentlich mit dem Wachstum und der vegetativen Vermehrung rasch sich wieder ausgleicht. Durch den Reiz sind also nur phänotypische Abänderungen entstanden, die BAUR und JOLLOS auch zum Unterschied von den genotypisch oder idioplasmatisch bedingten erblichen Mutationen Modifikationen nennen.

In anderen Versuchen erwies sich die Abänderung der Reaktionsnorm viel anhaltender, sie blieb, so lange die Vermehrung der Paramaecien rein vegetativ erfolgte, unverändert erhalten, schwand aber plötzlich und meist völlig, sobald Parthenogenese oder Konjugation eintrat. JOLLOS deutet diese Versuchsergebnisse durch die Annahme, daß in diesen Fällen vor allem der Makronukleus ziemlich dauerhaft verändert worden ist. Geht nun mit der Parthenogenese oder der Konjugation der Makronukleus zugrunde, so regeneriert der unverändert gebliebene Mikronukleus einen normalen Makronukleus und damit schwindet auch ganz plötzlich die abnorme Reaktionsfähigkeit.

Schwieriger in der Deutung sind Experimente, wo die Änderungen der Reaktionsnormen selbst mehrere Parthenogenesen und Konjugationen überdauerten, aber schließlich doch allmählich abklängen. Trotzdem hält JOLLOS diese langandauernden Abänderungen nur für „Dauermodifikationen“, die bloß auf sehr dauerhaften Veränderungen des Protoplasmas beruhen sollen. Er glaubt sich zu dieser Annahme vor allem dadurch berechtigt, weil er in einigen, allerdings recht seltenen Fällen Abänderungen fand, die sich auch bei lange fortgesetzter Züchtung über viele geschlechtliche Generationen als völlig konstant erwiesen. Nur für diese nimmt JOLLOS eine dauerhafte Veränderung des Mikronukleus an und reserviert für sie den Namen der Mutation, also der erblichen, idioplasmatisch begründeten Änderung der Reaktionsnorm.

Diese echten Mutationen konnten nur während einer ganz bestimmten Entwicklungsperiode, nämlich während der letzten Zeit der Konjugationsvorgänge, unmittelbar nach dem Auseinandertreten der beiden Konjuganten, hervorgerufen werden. Zu dieser Zeit befindet sich der Mikronukleus in seiner sensiblen Periode, wo er gegen die Umwelts-

einflüsse besonders leicht durch innere Konstitutionsveränderungen reagiert (vgl. S. 454).

Ob man mit JOLLOS die von ihm durchgeführte scharfe Trennung zwischen Modifikation und Mutation praktisch stets durchführen kann, scheint uns allerdings sehr fraglich, wenngleich sie uns theoretisch wohl begründet zu sein scheint.

Auch bei vielzelligen Organismen ist es gelungen, das Idioplasma der Keimzellen durch äußere Milieueinwirkungen, denen das ganze Individuum ausgesetzt wurde, dauernd zu verändern und so Mutationen zu erzielen.

STANDFUSS hat im Jahre 1907 zehn Pärchen von stark aberrativen Exemplaren des kleinen Fuchses, welche durch Einwirkung abnormer Temperatur auf die Puppen gewonnen worden waren, zur Nachzucht benutzt. Davon lieferten sieben Paare Nachkommen, die durchweg wieder zur Normalform zurückgekehrt waren. Ein achttes Paar indessen, von welchem das Weibchen unter den Versuchstieren am meisten anomal gebildet war, lieferte unter 43 Nachkommen 4 Individuen, welche von der Normalform im Sinne des elterlichen Typus abwichen, und zwar eines vollkommen, die drei anderen weniger weit. STANDFUSS hält dieses Ergebnis, trotzdem es sich bei ihm um wenige Individuen handelt, für die Vererbung einer erworbenen Abänderung für beweisend, indem er bemerkt: „Indes dürften schon die gewonnenen Tatsachen für die Schätzung des Einflusses, welche die Faktoren der Außenwelt auf die Umgestaltung der lebenden Organismen ausüben, von großer Bedeutung sein, wenn man erwägt, daß dergleichen Individuen, wie die hier aus der Brut anomaler Eltern erhaltenen, selbst unter ungezählten Tausenden von Tieren aus normaler Abstammung, die unter ganz denselben Verhältnissen heranwachsen, niemals auftreten.“

Noch mehr aber als diese Erwägung spricht eine Untersuchungsreihe von F. FISCHER, welcher unabhängig von STANDFUSS und an einem anderen Objekt zu demselben Ergebnis gelangt ist, dafür, daß wir es in solchen Fällen mit einer Vererbung einer neu erworbenen Anlage zu tun haben. FISCHER benutzte zu seinen Experimenten den deutschen Bär, *Arctia caja*. Aus seinen Puppen wurden durch eine Kältewirkung von  $-8^{\circ}$  C stark aberrativ veränderte Schmetterlinge gezogen. Von diesem wurde das sehr stark abgeänderte und in Fig. 486 A abgebildete Männchen mit einem weniger abweichenden Weibchen zur Paarung gebracht. Aus den Eiern des Paares wurden unter normalen Verhältnissen Raupen und Puppen gezüchtet, deren Zahl sich auf 173 belief. Unter den ausschlüpfenden Faltern befanden sich 17 aberrative Exemplare, die in der Tat ganz im Sinne der Eltern verändert waren und von denen zwei sogar dem elterlichen Männchen sehr nahe kamen, wie Fig. 486 B lehrt.

Wohl mit Recht erblickt FISCHER durch sein Experiment den Beweis erbracht, daß die Spezies durch die Faktoren der Außenwelt Veränderungen erfährt, und daß diese Veränderungen sich auf die Nachkommen übertragen. Er bemerkt hierzu: „Wir können uns zwar keine nähere Vorstellung von einem solchen Prozeß bilden; wir begreifen nicht, wie die an dem großen Falterflügel zutage tretenden Neubildungen, die sich ohne weiteres ad oculos demonstrieren lassen, durch das kleine befruchtete Ei auf die Kinder übertragen wurden. Daß aber dieser unbegreifliche Vorgang trotz alledem doch stattfindet, das hat das Experiment direkt

bewiesen! Und damit ist unzweifelhaft eine sehr wichtige Aufklärung gegeben über die Umwandlung der Arten infolge Einwirkung äußerer Faktoren." Ähnlich fielen Vererbungsversuche aus, welche SCHRÖDER mit experimentell melanistisch gemachten Exemplaren von *Abraxa grossulariata* anstellte. Von den unter normalen Temperaturverhältnissen aufgezogenen Nachkommen zeigten manche eine melanistische Verfärbung, die aber nicht so weit ging, wie bei den aberrativen Eltern.

Eine wertvolle Bereicherung der Vererbungslehre bilden die ausgezeichneten, auf 10 Jahre sich erstreckenden Untersuchungen von TOWER am Koloradokäfer, *Leptinotarsa*. Über dieselben wurde schon berichtet, soweit sie sich auf die Beeinflussung der Färbung und der Zeichnung des Körpers durch extreme Temperatureize beziehen. Es wurde aber durch dieselben in viel zahlreicheren Fällen als in den Schmetterlingsexperimenten

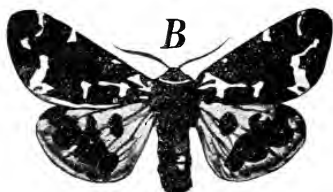


Fig. 486. *A* Kälteaberration von dem „deutschen Bär“ *Arcfia caja*. *B* Der am stärksten aberrierende unter den Nachkommen desselben. Nach E. FISCHER aus WEISMANN.

bewiesen, daß durch denselben Faktor, welcher das Hautkleid verändert, auch die Keimzellen in ihrem Idioplasma verändert werden. Auch wenn die Eier nach ihrer Befruchtung und Ablage sich unter normalen Bedingungen entwickeln, stellen die aus ihnen hervorgehenden Käfer entweder die melanotische oder die albinotische Variation dar, je nach der Intensität des angewandten Temperatureizes. Auch blieb die Nachkommenschaft dieser aberranten Formen während mehrerer Generationen unter normalen Existenzbedingungen abgeändert. Die Veränderung, die durch den Temperatureiz in den Keimzellen gesetzt war, ist also ohne Frage erblich fixiert worden.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die TOWERschen Experimente noch dadurch, daß durch sie der Nachweis geführt worden ist, daß

die Keimzellengenau so wie die Paramaecien in den Versuchen von JOLLOS, nicht zu allen Zeiten ihrer Entwicklung gegen äußere Einflüsse gleich empfindlich sind. Wenn extreme Temperaturen zu einer Zeit auf die Keimzellen einwirkten, in der sie noch auf den frühesten Stadien stehen und durch Teilung sich lebhaft vermehren, so werden sie nicht beeinflußt und die später aus ihnen entstehenden Käfer zeigen keine Veränderungen, auch wenn die Elternform melanotisch oder albinotisch geworden ist. Trifft der Reiz dagegen die Keimzellen während ihrer Wachstums- und Reifeperiode, so werden sie beeinflußt und liefern Wärme- bzw. Kälteaberrationen, die sich während mehrerer Generationen unverändert fortzüchten lassen. TOWER unterscheidet daher eine sensible und eine nicht sensible Periode in der Entwicklung der Keimzellen. Erstere fällt nun beim Koloradokäfer in die Zeit des Ausschlüpfens, in welcher die Hautfärbung schon ausgebildet und daher nicht mehr beeinflussbar ist, so daß

nur die Nachkommenschaft, nicht aber die Eltern in der Färbung ihres Körpers durch die extremen Temperaturen verändert worden sind. Umgekehrt werden die Eltern in der Färbung ihres Hautkleides beeinflußt, wenn sie während des Larven- und Puppenstadiums dem Temperaturversuch gedient hatten; dagegen befinden sich zu dieser Zeit die noch embryonalen Keimzellen in ihrer nicht sensiblen Periode und dienen daher zum Ausgangspunkt für eine unveränderte Nachkommenschaft, wenn der Versuch vor dem Auskriechen der Tiere und dem Eintritt der sensiblen Periode der Keimzellen abgebrochen worden war. Nur wenn der Versuch auch noch über diese Periode ausgedehnt wurde, zeigten sich sowohl die Elterntiere als auch ihre Nachkommenschaft in gleichem Sinne verändert.

Bei den soeben angeführten Experimenten hat ein äußerer Reiz sowohl Keimzellen wie Körperzellen getroffen und ihr Idioplasma verändert, eine Erscheinung, die von DERRO und L'ANÉ als Parallelinduktion bezeichnet wird. In der Mehrzahl der Fälle wird aber ein äußerer Reiz nicht direkt bis zu den im Körperinneren geschützt liegenden Keimorganen dringen können, ist doch das innere Milieu umso konstanter und unabhängiger von den äußeren Umweltfaktoren, je höher ein Organismus organisiert ist. So werden die Temperaturreize bei den Warmblütern nicht direkt die Keimzellen erreichen. Ebenso ist es bei allen größeren Tieren mit Lichteinwirkungen, von denen SECKEROW durch besonders darauf gerichtete Untersuchungen bei Salamandra, einem Tier, das viel im Schatten lebt, feststellen konnte, daß nur der  $\frac{1}{173}$  Teil der die Körperoberfläche treffenden Lichtmenge bis zu den Keimdrüsen eindringt. Bei der oft starkem Sonnenlicht sich aussetzenden Eidechse ist dieser Wert noch viel geringer und von SECKEROW auf höchstens  $\frac{1}{6000}$  berechnet worden. Die Umwelt der Keimzellen (PRIZIBRAM) wird also durch äußere, den ganzen Organismus treffende Reize direkt im allgemeinen nicht oder nur wenig beeinflußt.

Umso wichtiger sind im vielzelligen Organismus aber die korrelativen Reize, die von den einzelnen Teilen des Organismus aufeinander ausgeübt werden. In besonderen Abschnitten (S. 529 u. 633) haben wir früher die Mittel und Wege besprochen, auf denen Einwirkungen aller Teile des Körpers aufeinander erfolgen können: die Säfte, in welche alle Zellen ihre Stoffe abgeben und aus welchen sie Stoffe aufnehmen, die Protoplasmabrücken, die Zelle mit Zelle verbinden, und die zahllosen Nervenbahnen. Wir haben in anderen Abschnitten gesehen, wie durch solche Mittel und Wege die Organe in allseitiger Föhdung (Korrelation) untereinander stehen und sich auch Einwirkungen der Außenwelt mitteilen.

Als integrierter Bestandteil eines Organismus müssen alle Zellen, also auch die Keimzellen, an seinem Lebensprozeß in irgendwelcher Art teilnehmen (O. HERTWIG), und können durch äußere Reize verändert werden. Gerade neuere Untersuchungen von STREVE (1918, 1921) haben gezeigt, daß die Keimorgane und die Fortpflanzungszellen besonders empfindlich gegen Zustandsänderungen des gesamten Körpers reagieren. Bei Hühnern und Tritonen konnte STREVE feststellen, daß geringfügige, das sonstige Wohlbefinden der Tiere nicht beeinflussende Änderungen der Lebensbedingungen die Keimzellen auf einer ganz bestimmten Entwicklungsstufe, also während einer sensiblen Periode, so schwer schädigen, daß ihr Idioplasma zugrunde geht. Es kann wohl kaum in Zweifel unterliegen, daß es durch feinere Abstufungen der korrelativen Reize gelingen

muß, das Idioplasma weniger stark zu verändern und so erbliche Mutationen zu erzielen.

Somit können wir unsere dritte, auf Seite 746 aufgeworfene Frage dahin beantworten, daß Veränderungen des Idioplasmas die direkte Folge von äußeren Reizen sind, die dasselbe entweder unmittelbar oder durch Vermittlung des Körpers treffen und umgestalten. Auch die scheinbar „spontanen“ Mutationen, für die wir solche außerhalb der Keimzellen gelegene umändernde Faktoren noch nicht kennen, werden sich höchstwahrscheinlich auf solche zurückführen lassen, und wir brauchen nicht zu inneren, unserer Analyse sich ganz entziehenden Mutationsursachen unsere Zuflucht nehmen, so wie es WEISMANN in seiner Keimplasmatheorie tut.

Nach WEISMANN besteht kein Kausalzusammenhang zwischen Reiz und Mutation, die deshalb ganz dem Zufall anheimgegeben ist und in ihrer Art nicht von ihm bestimmt wird, also ganz „richtungslos“ ist. Über Wert und Unwert dieser „zufällig“ entstandenen Mutation entscheidet dann die „Lebensprobe“, wie WEIDENREICH (1921) sich ausdrückt, indem nach dem DARWINschen Prinzip vom „Kampf ums Dasein“ die unzweckmäßigen Mutationen ausgemerzt und nur die zweckmäßigen erhalten bleiben. Nach unserer Ansicht — und damit stellen wir uns auf den Boden des Lamarckismus — besteht zwischen Mutation und Reiz ein direkter Kausalzusammenhang, die Mutation ist eine Folge des Reizes und daher nicht „zufällig“ und „richtungslos“, sondern in ihrem Ergebnis von dem Reiz abhängig, ihm adäquat.

Aus diesem Gegensatz unserer und WEISMANNs Anschauungen erklärt sich auch die verschiedene Stellung gegenüber dem Problem der „Vererbbarkeit vom Soma erworbener Eigenschaften“. Auf Grund seiner falschen Theorie von der völligen Unabhängigkeit von Soma und Keimplasma erklärt WEISMANN dieselbe für unmöglich. Wer aber auf Grund der Theorie der Biogenesis in jedem Organismus „nicht nur ein Konglomerat von verschieden geformten Zellen und Zellprodukten erblickt“ (vgl. auch S. 502), für den werden Milieueinwirkungen und Reaktion nicht nur an örtlich begrenzten Teilgebilden sich abspielen, sie werden vielmehr „zu einem Ereignis für das ganze Individuum, und die Fortpflanzungszellen werden daran ebenso teilnehmen, wie die anderen Körperzellen“ (WEIDENREICH 1921).

Es sei ausdrücklich betont, daß wir durchaus nicht glauben, daß jede vom Organismus während des individuellen Lebens erworbene Eigenschaft etwa vererbt würde; und es ist ein großes Verdienst von WEISMANN, hier durch seine Kritik viele falsche Vorstellungen beseitigt zu haben. Es ist ja auch ganz klar, daß Eigenschaften, die nur eine Änderung des Phänotypus darstellen, als solche nicht vererbbar sind. Ist aber eine lokale Veränderung an einem vielzelligen Organismus nicht nur dadurch zustande gekommen, daß sie das Endresultat eines unveränderten Idioplasmas auf einen abnormen Reiz darstellt, sondern ist durch den Reiz das Idioplasma der betreffenden Zellen selber primär verändert worden und hat diese idioplasmatische Veränderung erst sekundär das definitive lokale Endresultat bestimmt, so halten wir im Prinzip die Möglichkeit gegeben, daß auch das nicht direkt von dem Reiz getroffene Idioplasma der Keimzellen auf korrelativem Wege in gleichem Sinne verändert wird. Wenn es dann später bei der nächsten Ontogenie seine Anlagen entfaltet, so reproduziert es infolge seiner abgeänderten Konstitution auch ohne Ein-

wirkung des Originalreizes dieselbe Eigenschaft wie das Mutterindividuum (vergleiche auch DÜRKEN XXVIII. 1920).

Wir schließen uns damit ganz den Vorstellungen an, die NAGEL folgendermaßen ausspricht: „Jede Veränderung, die das Idioplasma an irgendeiner Stelle erfährt, wird überall wahrgenommen und in entsprechender Weise verwertet. Wir müssen sogar annehmen, daß schon der Reiz, der lokal einwirkt, sofort überallhin telegraphiert werde und überall die gleiche Wirkung habe; denn es findet eine stete Ausgleichung der idioplasmatischen Spannungs- und Bewegungszustände statt. Diese fortwährende und allseitige Fühlung, welche das Idioplasma unterhält, erklärt den sonst auffallenden Umstand, daß dasselbe trotz der so ungleichartigen Ernährungs- und Reizeinflüsse, denen es in den verschiedenen Teilen eines Organismus ausgesetzt ist, doch sich überall voll kommen gleich entwickelt und gleich verändert, wie wir namentlich aus dem Umstande erschen, daß die Zellen der Wurzel, des Stammes und des Blattes ganz dieselben Individuen hervorbringen“ (l. c. S. 59). „Das Idioplasma in einem beliebigen Teil des Organismus erhält Kunde von dem, was in den übrigen Teilen vorgeht. Dies ist dann möglich, wenn seine Veränderungen und Stimmungen auf materiellem oder dynamischem Wege überallhin mitgeteilt werden.“

Und an anderer Stelle heißt es: „Die von außen kommenden Reize treffen den Organismus gewöhnlich an einer bestimmten Stelle; sie bewirken aber nicht bloß eine lokale Umänderung des Idioplasma, sondern pflanzen sich auf dynamischem Wege auf das gesamte Idioplasma, welches durch das ganze Individuum sich in ununterbrochener Verbindung befindet, fort und verändern es überall in der nämlichen Weise, so daß die irgendwo sich ablösenden Keime jene lokalen Reizwirkungen empfunden haben und vererben.“

Wir schreiben damit der Zelle das Vermögen zu, Zustände des übergeordneten Organismus, dessen anatomische Elementarinheit sie ist, durch materielle Veränderungen ihres Idioplasmas festzuhalten, also in ihr materielles System gewissermaßen Eindrücke des aus anderen Bestandteilen, Zellen und Zellprodukten, aufgebauten materiellen Systems des Körpers aufzunehmen und dieses beim Entwicklungsprozeß dann wieder aus inneren Ursachen zu reproduzieren.

Ein derartiges Vermögen bietet in mancher Hinsicht eine Analogie zu dem Vermögen der Hirnsubstanz, Zustände der Außenwelt, die ihr durch die Sinnesorgane in Bildern, Klängen und anderen Empfindungen, zuge tragen werden, in das ihr eigene materielle System aufzunehmen und durch Zeichen in ihm festzuhalten, durch welche sie unter der Schwelle des Bewußtseins kürzere oder längere Zeit in uns bestehen, bis sie gelegentlich entweder durch äußeren Anstoß oder aus inneren Ursachen wieder reproduziert werden, als Erinnerungsbilder auftauchen und komplizierten psychologischen Prozessen mit als Material dienen.

Damit betreten wir ein Gebiet, auf welchem wir uns an den äußersten Grenzen der Naturwissenschaft bewegen, zugleich aber auch ein Gebiet, auf dem wir den verwandten Anschauungen so ausgezeichnete Physiologen wie FECHNER und HERING begegnen. Beide Forscher haben die Analogie, die sich zwischen dem Vermögen des Gedächtnisses und der Vererbung erkennen läßt, bereits in so trefflicher Weise auseinander-

gesetzt, daß wir im folgenden nichts Besseres tun können, als uns mehr oder minder ihrer eigenen Worte zu bedienen.

FECHNER läßt nach dem von ihm aufgestellten Funktionsprinzip die psychologischen Prozesse mit materiellen Veränderungen der Hirnsubstanz einhergehen. In den näheren Erläuterungen hierzu bemerkt er:

„Was bei der Ansicht, daß die Erinnerungsbilder so gut psychophysisch fundiert sind als die Anschauungsbilder, am schwierigsten erscheinen kann, ist die Möglichkeit, so zahllose Dinge im Gedächtnis zu behalten und in der Erinnerung zu reproduzieren. Aber sie ist nicht wunderbarer als die doch tatsächlich bestehende, physisch begründete Möglichkeit, die Fertigkeit zu den verschiedenen Hantierungen in derselben Hand zu vereinigen und wechselnd in Ausübung zu bringen. Auch darf man nicht vergessen, daß das Erinnerungsvermögen, so unbeschränkt es in gewissem Sinne ist, so beschränkt von anderer Seite ist. Es unterliegt Gesetzen der Assoziation, welche die Verbindung und Folge der Erinnerungen regeln, und ebenso wie verwandte Fertigkeiten der Hand sich unterstützen und disparate stören können, ist es mit den Erinnerungen der Fall.“

„Sich den psychologischen Mechanismus oder die organische Einrichtung anzumalen, mittels deren die Leistungen, welche das Erinnerungsvermögen fordert, wirklich vollziehbar sind, wäre natürlich sehr voreilig, solange wir noch kaum eine Ahnung über das Prinzip der Nervenwirkung überhaupt und mithin über die Weise, wie es dabei zu verrechnen wäre, haben. So viel läßt sich nur ganz im allgemeinen sagen, daß der Mechanismus ein, wenn nicht im Prinzip, aber in den angewandten Mitteln ungeheuer komplizierter und nicht fester, sondern veränderlicher, entwicklungsfähiger sein müsse. Diesen Bedingungen sehen wir entsprochen, und viel mehr ist für jetzt nicht zu verlangen. Doch läßt sich noch einiges erläuternd zufügen.“

„Die Nachklänge unserer Anschauungen in den Nachbildern haben an sich einen gesetzmäßigen, periodischen Ablauf; die Erscheinungen des Sinnesgedächtnisses führen periodisch, wenn auch in unregelmäßigen Perioden, selbst nach längerer Zeit noch Gestalten und Bewegungen ganz unwillkürlich in die Erscheinung zurück, und würden es unstreitig viel mehr tun, wenn nicht teils neue Eindrücke, teils die Zusammensetzungen mit den alten den deutlichen Hervortritt einzelner periodischer Erscheinungen in diesem wogenden Meere bloß auf die Folgen sehr intensiver, oft wiederholter Eindrücke beschränkte. Es besteht aber doch hiernach faktisch in uns das Prinzip einer freiwilligen, periodischen inneren Wiederholung nicht nur einzelner Bewegungen, sondern selbst Bewegungsfolgen, welche durch sinnliche Einwirkungen in uns erregt wurden, gleichviel worauf es beruhe, will man anders nicht schon die sinnlichen Phänomene von der physischen Unterlage lösen; und so ist kein Hindernis, zu glauben, daß dies Prinzip auch als eine der psychophysischen Grundlagen unseres Erinnerungsvermögens eine große Rolle spiele. Außerdem läßt sich voraussetzen, daß das Prinzip der ungestörten Existenz und Superposition kleiner Schwingungen und die damit zusammenhängenden Prinzipien der Interferenz und ungestörten Durchkreuzung von Wellen bei den sich kreuzenden, sich miteinander zusammensetzenden, sich zeitweise ins Unbewußtsein herabdrückenden und wieder daraus hervortretenden Erinnerungen nicht außer Spiel sein werden.“



„Wenn wir sehen, wie alle physikalischen Hilfsmittel aufgeboten sind, das Auge und Ohr für die Aufnahme gesonderter Sinnesindrücke zu befähigen, so kann man es zwar bequemer finden, die Aufbewahrung und Wiederholung derselben als ein der Seele ohne alle äußeren Hilfsmittel zukommendes Vermögen anzusehen, aber es auch hiergegen mit Konsequenz finden, wenn man dieselbe an eine noch tiefer gehende Verwendung der physikalischen Prinzipien und Hilfsmittel geknüpft glaubt, womit man nicht sowohl das Geistige herabsetzt, als die Natur heraufhebt“ usw.

„Wenn die Erinnerungsbilder, Phantasiebilder und die das Denken begleitenden Schemata alle noch psychophysisch umhüllt sind, so ist es auch das Denken selbst, indem jeder andere Stoff und Gang des Denkens ein anderes Material und eine andere Verknüpfungsweise der Schemata voraussetzt, ohne die überhaupt kein Denken stattfinden kann, wie eine andere Melodie und Harmonie nicht ohne andere Töne und eine andere Verbindungsweise der Töne sein kann. Nun gewährt ein Klavier in seiner verhältnismäßig geringen Zahl vorliegender Tasten doch die Möglichkeit, die allerschiedensten Melodien und Harmonien auszuführen, und so vielerlei und so hohe Gedanken der Mensch zu fassen mag, 25 Buchstaben reichen hin, sie auszudrücken; es kommt beide Male nur auf die Verbindung und die Folge an, in der die Buchstaben oder Tasten durchlaufen werden. Das Gehirn in seinen zahllosen, in verschiedener Weise tätigen Fibern aber enthält in dieser Hinsicht unvergleichlich reichere Mittel; also kann auch kein Hindernis sein, ihm mindestens ebenso große Leistungen innerlich zuzutrauen, als wir äußerlich mittels derselben ausführen.“

Verwandte Gedanken spricht HERING in einem Vortrag: „Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie“ aus. Wie FECHNER betrachtet HERING „die Phänomene des Bewußtseins als Funktionen der materiellen Veränderungen der organischen Substanz und umgekehrt“. Wenn wir daher an uns beobachten, wie eine Vorstellung die andere auslöst, wie an die Empfindung die Vorstellung, an diese der Wille anknüpft, wie Gefühle und Gedanken sich ineinander weben, so wird der Physiologe entsprechende Reihen materieller Prozesse anzunehmen haben, welche einander auslösen, sich miteinander verknüpfen und in ihrer materiellen Weise das ganze Getriebe des bewußten Lebens nach dem Gesetze des funktionellen Zusammenhanges zwischen Materie und Bewußtsein begleiten. HERING bezeichnet daher „als ein Grundvermögen der organisierten Materie ihr Gedächtnis oder ihr Reproduktionsvermögen“.

„Ganz andere Gruppen von Eindrücken, welche unser Gehirn durch die Sinnesorgane empfangen hat, können in ihm lange Zeit gleichsam ruhend und unter der Schwelle des Bewußtseins aufbewahrt werden, um bei Gelegenheit nach Raum und Zeit richtig geordnet, mit solcher Lebendigkeit reproduziert zu werden, daß sie uns die Wirklichkeit dessen vortauschen können, was schon längst nicht mehr gegenwärtig ist.“

„Dies zeigt uns in schlagender Weise, daß, wenn auch die bewußte Empfindung und Wahrnehmung bereits längst erloschen ist, doch in unserem Nervensystem eine materielle Spur zurückbleibt, eine Veränderung des molekularen oder anatomischen Gefüges, durch welche die Nervensubstanz befähigt wird, jene psychischen Prozesse zu reproduzieren, mit denen zugleich der entsprechende physische Prozeß, d. h. die Empfindung und Wahrnehmung, gesetzt ist.“ „Es dauert fort eine besondere Stimmung der Nervensubstanz, vermöge deren sie

den Klang, den sie gestern gab, auch heute wieder ertönen läßt, wenn sie nur richtig angeschlagen wird.“ „So reihen sich fortwährend zahllose Reproduktionen organischer Prozesse unserer Hirnsubstanz gesetzmäßig aneinander, indem der eine als Reiz den anderen auslöst.“ — Die Nervensubstanz bewahrt treu die Erinnerung der oft geübten Verrichtungen; alle zur Herstellung der richtigen Wahrnehmung nötigen Prozesse, die einst langsam und schwierig unter fortwährender Teilnahme des Bewußtseins erfolgten, reproduziert sie jetzt, aber flüchtig, in abgekürzter Weise und ohne solche Dauer und Intensität, daß jedes einzelne Glied über die Schwelle des Bewußtseins gerückt würde.“

Ein ähnliches Vermögen des Gedächtnisses und der Reproduktion wie der Nervensubstanz ist HERING geneigt, auch der organischen Substanz zuzuerkennen, welche die Grundlage für die Entwicklung eines Organismus bildet; ja er findet sogar, daß uns die Macht des Gedächtnisses der organisierten Materie auf diesem Gebiete am gewaltigsten entgegentritt. Er entwickelt seinen Gedanken in folgender Weise:

Wir sind auf Grund zahlreicher Tatsachen zu der Annahme berechtigt, daß auch solche Eigenschaften eines Organismus sich auf seine Nachkommen übertragen können, welche er selbst nicht ererbt, sondern erst unter den besonderen Verhältnissen, unter denen er lebte, sich angeeignet hat, und daß infolgedessen jedes organische Wesen dem Keime, der sich von ihm trennt, ein kleines Erbe mitgibt, welches im individuellen Leben des mütterlichen Organismus erworben und hinzugelegt wurde zum großen Erbgute des ganzen Geschlechts.“ „Wenn man bedenkt, daß es sich hierbei um Forterbung von erworbenen Eigenschaften handelt, die an den verschiedensten Organen des Mutterwesens zur Entwicklung kamen, so muß zunächst im hohen Grade rätselhaft erscheinen, wie diese Organe auf den Keim, der an entfernter Stelle sich entwickelt, irgendwelchen Einfluß nehmen konnten; und deshalb haben gerade in die Erörterung dieser Frage allerlei mystische Ansichten sich eingedrängt.“

Um den Vorgang dem physiologischen Verständnis näher zu rücken, weist HERING darauf hin, daß vermittelt des Zusammenhanges durch das Nervensystem sich alle Organe untereinander in einer mehr oder weniger großen gegenseitigen Abhängigkeit befinden, und daß es dadurch möglich sei, „daß die Schicksale des einen widerhallen in den andern und von der irgendwo stattfindenden Erregung eine wenn auch noch so dumpfe Kunde bis zu den entferntesten Teilen dringt. Zu dem durch das Nervensystem vermittelten, leicht beschwingten Verkehr aller Teile untereinander geselle sich dann noch der schwerfälligere, welcher durch den Kreislauf der Säfte hergestellt werde“.

HERING findet so deutlich genug den Weg angedeutet, auf dem die materielle Vermittelung zwischen den erworbenen Eigenschaften eines Organismus und derjenigen Besonderheit des Keimes liegt, vermöge deren er jene mütterlichen Eigenschaften auch seinerseits wieder zur Entwicklung zu bringen vermag.

„Wie eine unendlich kleine Verschiebung eines Punktes oder Punkt-komplexes eines Kurvenbruchstückes hinreiche, um das Gesetz ihres ganzen Laufes zu ändern, so genüge auch eine unendlich kleine Einwirkung seitens des mütterlichen Organismus auf das molekulare Gefüge des Keimes, um bestimmend für seine ganze künftige Entwicklung zu werden.“ „Was aber ist“, fügt HERING hinzu, dieses Wiedererscheinen von Eigenschaften des Mutterorganismus an dem sich entfaltenden Tochterorganismus anderes als eine Reproduktion solcher Prozesse seitens

der organisierten Materie, an welchen dieselbe schon einmal, wenn auch nur als Keim im Keimstocke, teilnahm, und deren sie jetzt, wo Zeit und Gelegenheit kommen, gleichsam gedenkt, indem sie auf gleiche oder ähnliche Reize in ähnlicher Weise reagiert, wie früher jener Organismus, dessen Teil sie einst war und dessen Geschicke damals auch sie bewegten."

„Wenn dem Mutterorganismus durch lange Gewöhnung oder tausendfache Übung etwas so zur anderen Natur geworden ist, daß auch die in ihm ruhende Keimzelle davon in einer, wenn auch noch so abgeschwächten Weise durchdrungen wird — und letztere beginnt ein neues Dasein, dehnt sich aus und erweitert sich zu einem neuen Wesen, dessen einzelne Teile doch immer nur sie selbst sind und Fleisch von ihrem Fleische, und sie reproduziert dann das, was sie schon einmal als Teil eines großen Ganzen miterlebte — so ist das zwar ebenso wunderbar, als wenn den Greis plötzlich die Erinnerung an die früheste Kindheit überkommt, aber ist nicht wunderbarer als dieses. Und ob es noch dieselbe organische Substanz ist, die ein einst Erlebtes reproduziert, oder ob es nur ein Abkömmling, ein Teil ihrer selbst ist, der unterdes wuchs und groß ward, dies ist offenbar nur ein Unterschied des Grades und nicht des Wesens.“

Am Schluß dieses Abschnittes wollen wir noch einmal zur Verhütung von Mißverständnissen, die sich auf diesen schwierigen Gebieten leicht einstellen, ausdrücklich hervorheben, daß wir, dem von HERING angeführten Gedankengang folgend, hervorheben wollten, wie zwischen den wunderbaren Eigenschaften des Idioplasmas und den nicht minder wunderbaren Eigenschaften der Hirnsubstanz eine Analogie, eine gewisse Übereinstimmung, besteht.

Daß diese Analogie keine Identität ist, braucht für den Einsichtigen kaum bemerkt zu werden; denn wie die materiellen Grundlagen der Hirnsubstanz und des Idioplasmas verschiedene sind, so wohl auch die in beiden ablaufenden Prozesse. Daher können wir im allgemeinen auch nicht empfehlen, das für die Hirnphänomene gebrauchte Wort „Gedächtnis“ mit „Erinnerung“ auf das Vermögen der Erbmasse, Reihen von Zuständen festzuhalten und wieder zu reproduzieren, einfach zu übertragen. Dagegen halten wir den Vergleich für außerordentlich lehrreich, weil er uns auf Eigenschaften der organisierten Substanz hinweist, von denen uns die anatomisch-physiologische Untersuchung nichts lehren kann, von denen uns aber das Studium unserer eigenen Bewußtseinsvorgänge oder die Psychologie Kunde gibt.

In beiden Fällen läßt sich der Prozeß auf seine allgemeinste Formel zurückführen, wenn wir sagen: Äußere Ursachen üben auf ein zusammengesetztes organisches System Wirkungen aus, die in ihm aufbewahrt und zu inneren Ursachen werden, die sich in der Folge wieder in abgeleiteten Wirkungen innerhalb des Systems manifestieren und zu ihrer Erklärung herangezogen werden müssen. Wenn ein Erinnerungsbild an Ereignisse, die längst abgelaufen sind und daher nicht mehr unmittelbar auf uns wirken können, trotzdem aus inneren Ursachen von der Hirnsubstanz reproduziert wird, so offenbart sich uns dann die Macht des Gedächtnisses oder des Erinnerungsvermögens der organisierten Substanz. Wenn embryonale Prozesse, abgelöst vom unmittelbaren Eingreifen äußerer Ursachen, als Folge innerer Ursachen, die auf der eigentümlichen, im Laufe der Stammesgeschichte langsam erworbenen

Organisation der Erbmasse beruhen, in zweckmäßiger Weise Organe schaffen, die, wie Auge und Ohr, für äußere, erst später eintretende Einwirkungen im voraus berechnet sind, so offenbart sich uns darin das Wesen der Vererbung, jener Fähigkeit der organischen Substanz, Einwirkungen der Außenwelt, die sie einmal erfuhr, als einen Bestandteil in ihr System mit aufzunehmen und in eine Anlage umzuwandeln, bereit, sich bei Gelegenheit zu entfalten, gleichwie das im Gedächtnis der Hirnsubstanz aufbewahrte Erinnerungsbild wieder lebendig werden kann.

Wir haben jetzt eine allgemeine Formel gewonnen, mit welcher sich das wichtige Problem beantworten läßt, wie es zu erklären sei, daß in der Entwicklung eines Organismus die Organe in ihrer späteren Form meist angelegt werden, lange Zeit ehe sie in Funktion treten, Speicheldrüsen, ehe Speichel abgesondert wird, mechanische Strukturteile, wie Knochen und Gelenke, noch bevor sie Zug und Druck auszuhalten haben, Augen und Ohren, noch bevor die Bedingungen, zu sehen und zu hören, für sie vorhanden sind usw.

Es liegt hier offen auf der Hand, daß die Entwicklung der genannten Teile sich weder mit dem Satze vom Gebrauch und Nichtgebrauch der Teile, noch in irgendeiner anderen Weise durch unmittelbare Bewirkung durch äußere Ursachen erklären läßt, sondern es müssen hier zur Erklärung innere Ursachen herangezogen werden, in welchen sich die Macht der Vererbung oder die Entfaltung von Anlagen der Erbmasse offenbart; das heißt, wir müssen sagen: während der Entwicklung nehmen die embryonalen Teile diese und jene für besondere Gebrauchsweisen berechneten Formen an, weil diese im Laufe der Stammesgeschichte von den vorausgegangenen Generationsreihen allmählich erworben und durch bleibende Eindrücke in dem materiellen System der Erbmasse (Engramme SEMONS) festgehalten worden sind.

Zurzeit sind wohl alle Versuche als aussichtslos zu betrachten, einen Mechanismus oder eine Struktur der organisierten Substanz sich auszuklügeln, vermöge deren die Erscheinungen des Gedächtnisses und die Erscheinungen der Vererbung erworbener Charaktere durch die Zelle sich mechanisch erklären lassen.

Weniger schwierig ist es vielleicht zu verstehen, daß die in der Erbmasse vorhandenen Anlagen sich zeitlich in einer gewissen Reihenfolge entfalten müssen. Denn hier bietet uns der Entwicklungsprozeß selbst einen Anhalt dar, indem er lehrt, daß sich die Anlagen in demselben Maße entfalten, als die Anlagesubstanz durch Vermehrung der Zellen wächst. Durch fortschreitende Vermehrung der Zellen werden durch ihr Zusammenwirken allein schon immer neue embryonale Zustände geschaffen, in derselben Reihenfolge, wie sie in der Stammesgeschichte entstanden sind. Die einzelnen Zellen werden zueinander und zu ihrer äußeren Umgebung in neue Bedingungen gebracht, durch welche die in ihnen latenten Anlagen geweckt werden. Die jeweilig von einer Zelle zu verrichtende Funktion wird in erster Linie, wie VÖCHTING sich ausdrückt, durch den morphologischen Ort bestimmt, den sie an der Lebenseinheit einnimmt. Ihre ungleiche Differenzierung ist, um einen Ausdruck von DRIESCH zu gebrauchen, „eine Funktion des Ortes“. In den Kapiteln, welche von den inneren Faktoren des Entwicklungsprozesses handeln (Kapitel XXII—XXIV), wurde auf diesen Umstand schon ausdrücklich hingewiesen. In demselben Sinne bemerkt NÄGELI: „Mit dem wichtigen

Umstände, daß die idioplasmatischen Anlagen in derselben Folge zur Verwirklichung kommen, in der sie entstanden sind, steht der andere, vielleicht nicht minder bemerkenswerte Umstand in Verbindung, daß das Idioplasma bei der ontogenetischen Entwicklung sich sukzessive in anderer morphologischer, teilweise auch in anderer physiologischer Umgebung befindet, und zwar jeweilen in derjenigen Umgebung, welche mit jener analog ist, in der die Anlage, die sich zunächst entfalten soll, entstanden ist. Es ist aber selbstverständlich, daß die Beschaffenheit der umgebenden Substanz nicht ohne Einfluß auf die Entfaltung der idioplasmatischen Anlagen sein kann."

## NEUNUNDZWANZIGSTES KAPITEL.

### **Ergänzende Betrachtungen.**

#### **I. Die Biogenesistheorie und das biogenetische Grundgesetz.**

In allen unseren Betrachtungen haben wir gleichsam als eine Maßeinheit für die Untersuchung der Organismenwelt die Zelle hingestellt. Sie steht im Mittelpunkt der Theorie der Biogenese. Auf ihrer Eigenschaft, sich durch Teilung zu vermehren, beruht allein die Kontinuität der Entwicklung. Eingeschoben als Fortpflanzungszelle zwischen die aufeinanderfolgenden Generationen sich entwickelnder, funktionierender und wieder absterbender, vielzelliger Individuen, erhält sie allein den Lebensprozeß der „naturhistorischen Art“ mit ihren spezifischen Eigenschaften.

Durch dergleichen Erwägungen wurden wir zu dem Begriff der Artzelle geführt, d. h. einer Zelle, in deren feinerer (micellarer) Organisation die wesentlichen Eigenschaften der Art als Bestimmungsstücke, übersetzt in das System von Zelleneigenschaften, enthalten sind. Aus so vielen Spezies sich das Pflanzen- und das Tierreich zusammensetzt, ebensoviele Artzellen sind in ihm zu unterscheiden. Sie sind die Repräsentanten der Spezies, deren wesentliche Charaktere in ihnen auf die einfachste Formel gebracht sind.

Aus philosophischen Gründen, die hier nicht weiter erörtert sind, nehmen wir die Hypothese an, daß die jetzt lebenden Pflanzen- und Tierspezies die bald mehr, bald minder komplizierten Endprodukte eines unendlich langen historischen Entwicklungsprozesses sind, in welchem die organische Lebenssubstanz — wir wollen uns hier eines sehr allgemeinen Ausdruckes bedienen — beginnend mit Zuständen sehr einfacher Organisation, sich allmählich von Stufe zu Stufe erhoben hat.

Da nun die komplizierteren, vielzelligen Vertreter der Art, die Individuen höherer Ordnung (das Soma WEISMANNS) ihrer Anlage nach schon durch die Organisation der Artzellen bestimmt werden, so müssen die letzteren in der Erdgeschichte ebenfalls eine korrespondierende Entwicklung von einfacheren zu immer komplizierteren Zuständen ihrer feineren Organisation durchlaufen haben. Wie sich ein kleines, gut angelegtes Kapitel durch Zinsen vermehren und ins Ungemessene vergrößern kann, so wächst auch die in der Artzelle eingeschlossene Erbmasse, mit kleinen Anfängen beginnend, indem von Generation zu Generation Anlagen, welche im Lebensprozeß der Art neu erworben werden, zum überlieferten Stammgut hinzugeschlagen werden.

In diesem Sinne spricht auch NÄGELI „von einer Geschichte des idioplasmatischen Systems, welches in dem Laufe der Zeiten immer reicher

gegliedert wird und daher mit der Generationenfolge immer reicher gegliederte Individuen erzeugt“. „Den ganzen Stammbaum“ bezeichnet er „im Grunde als ein einziges, aus Idioplasma bestehendes, kontinuierliches Individuum, welches wächst, sich vermehrt und dabei verändert, und welches mit jeder Generation ein neues Kleid anzieht, d. h. einen neuen individuellen Leib bildet. Es gestaltet sich dieses Kleid, entsprechend seiner eigenen Veränderung, periodisch etwas anders und stets mannigfaltiger und gibt jedesmal mit dem Wechsel desselben auch den größten Teil seiner eigenen Substanz preis.“

Unsere Lehre, daß die Artzelle ebenso wie der aus ihr sich entwickelnde, vielzellige Repräsentant der Art im allgemeinen eine fortschreitende, und zwar korrespondierende Entwicklung im Laufe der Erdgeschichte durchgemacht haben, steht in einem gewissen Widerspruch zu dem „biogenetischen Grundgesetz“. Nach der von HAECKEL aufgestellten Formel „ist die Keimesgeschichte ein Auszug der Stammesgeschichte; oder: die Ontogenie ist eine Rekapitulation der Phylogenie; oder etwas ausführlicher: die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze, gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die tierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.“

HAECKEL läßt den Parallelismus zwischen beiden Entwicklungsreihen allerdings „dadurch etwas verwischt sein, daß meistens in der ontogenetischen Entwicklungsstufe vieles fehlt und verloren gegangen ist, was in der phylogenetischen Entwicklungskette früher existiert und wirklich gelebt hat“.

„Wenn der Parallelismus beider Reihen“, bemerkt er, „vollständig wäre, und wenn dieses große Grundgesetz von dem Kausalnexus der Ontogenese und Phylogenie im eigentlichen Sinne des Wortes volle und unbedingte Geltung hätte, so würden wir bloß mit Hilfe des Mikroskopes und des anatomischen Messers die Formenreihe festzustellen haben, welche das befruchtete Ei des Menschen bis zu seiner vollkommenen Ausbildung durchläuft; wir würden dadurch sofort uns ein vollständiges Bild von der merkwürdigen Formenreihe verschaffen, welche die tierischen Vorfahren des Menschengeschlechtes von Anbeginn der organischen Schöpfung an bis zum ersten Auftreten des Menschen durchlaufen haben. Jene Wiederholung der Stammesgeschichte durch die Keimesgeschichte ist eben nur in seltenen Fällen ganz vollständig und entspricht nur selten der ganzen Buchstabenreihe des Alphabets. In den allermeisten Fällen ist vielmehr dieser Auszug sehr unvollständig, vielfach durch Ursachen, die wir später kennen lernen werden, verändert, gestört oder gefälscht. Wir sind daher meistens nicht in stande, alle verschiedenen Formzustände, welche die Vorfahren jedes Organismus durchlaufen haben, unmittelbar durch die Ontogenie im einzelnen festzustellen; vielmehr stoßen wir gewöhnlich auf mannigfache Lücken.“

Die Theorie der Biogenesis macht an der von HAECKEL gegebenen Fassung des biogenetischen Grundgesetzes wichtige Abänderungen und erläuternde Zusätze aus einem doppelten Grund notwendig. Einmal lassen sich die ontogenetischen Stadien ihrem ganzen Wesen nach nicht als Wiederholungen der Formen, die sich in der langen Vorfahrenreihe

einander gefolgt sind, wissenschaftlich charakterisieren. Zweitens läßt sich eine gemeinsame Abstammung allein auf eine gewisse Ähnlichkeit embryonaler Formen, wie es so vielfach geschieht, nicht begründen.

Nehmen wir, um unseren Gedankengang an einem Beispiel zu erklären, die Eizelle. Indem jetzt die Entwicklung eines jeden Organismus mit ihr beginnt, wird keineswegs der Urzustand rekapituliert aus der Zeit, wo vielleicht nur einzellige Amöben oder dergleichen auf unserem Planeten existierten. Denn nach unserer Theorie ist die Eizelle eines jetzt lebenden Säugetieres kein einfaches und indifferentes, bestimmungsloses Gebilde, als welches sie nach dem biogenetischen Grundgesetz betrachtet werden müßte: vielmehr erblicken wir in ihr das außerordentlich komplizierte Endprodukt eines sehr langen historischen Entwicklungsprozesses, den die organisierte Substanz seit jener hypothetischen Epoche der Einzelligen durchgemacht hat. In dem Säugetierei sind ja alle Bedingungen vereinigt, daß aus ihm nach Ablauf einer kurzen Zeit eine ganz bestimmte Säugetierart mit ihren zahllosen, spezifischen Merkmalen, mit ihren komplizierten Organ- und Gewebeformen hervorgehen muß. Es ist, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, die Anlage der bestimmten Säugetierart oder die Eizelle in dem Eistadium.

In gleicher Weise trägt die Eizelle eines jeden Lebewesens die Anlage für das Naturgesetz, nach welchem sie sich zu dieser oder jener Organismenart entwickelt, fertig in sich. Die Eigenschaften, die in einer für unser Erkenntnisvermögen verborgenen Weise im Ei enthalten sind, werden durch den Entwicklungsprozeß nur allmählich für uns offenbar gemacht. Insofern können wir die Ontogenese als eine biologische Analyse der Eizelle, nämlich ihres Inhalts an Anlagen, bezeichnen und der chemischen Analyse vergleichen, durch die uns der Chemiker, allerdings in einer viel einfacheren und anderen Weise, das Wesen einer bestimmten chemischen Verbindung durch Zerlegung in ihre Elemente erklärt.

Von diesem Gesichtspunkt aus sind die befruchteten Eizellen der einzelnen Pflanzen- und Tierarten ihrem Wesen nach ebensowohl voneinander verschieden und sind ebensogut Träger spezifischer Artunterschiede als die am Ende der Ontogenese fertig gebildeten Individuen, auf deren Merkmal wir unser Tiersystem aufbauen.

Wenn also schon die Eier eines Säugetieres mit denen eines Reptils und eines Amphibiums nicht zu vergleichen sind, weil sie ihrer ganzen Organisation nach nur die Anlagen für ein Säugetier, wie diese für ein Reptil oder ein Amphibium, repräsentieren, um wie viel mehr müssen sie von jenen hypothetischen einzelligen Amöben verschieden sein, deren Idioplasma keine andere Anlage aufzuweisen hatte, als nur wieder Amöben ihrer Art zu erzeugen!

Wie aus solchen Erwägungen auf das klarste hervorgeht, beginnt der Entwicklungsprozeß eines der Gegenwart angehörenden vielzelligen Organismus nicht da, wo er nach der Annahme der Rekapitulationshypothese vor Urzeiten einmal begonnen hat, sondern er ist die unmittelbare Fortsetzung des höchsten Punktes, bis zu welchem überhaupt die organische Entwicklung bis jetzt geführt hat.

Mit der Zelle nimmt die Ontogenese für gewöhnlich nur deswegen wieder ihren Anfang, weil sie die elementare Grundform ist, an welche das organische Leben beim Zeugungsprozeß gebunden ist und weil sie für sich schon die Eigenschaften ihrer Art „der Anlage nach“ repräsentiert und losgelöst von der



höheren Individualitätsstufe, die aus der Vereinigung von Zellen hervorgegangen ist, wieder instande ist, das Ganze zu reproduzieren.

Die Eizelle von jetzt und ihre hypothetischen Vorfahren in der Stammesgeschichte, die Amöben, sind nur, insofern sie unter den gemeinsamen Begriff der Zelle fallen, miteinander vergleichbar, im übrigen aber in ihrem eigentlichen Wesen außerordentlich verschieden voneinander. Denn das Idioplasma jener Amöben — so müssen wir schließen — muß noch von einer relativ sehr einfachen zellulären Organisation sein, da es nur wieder Amöben hervorzubringen die Anlage hat; die Eizelle eines Säugetieres dagegen ist eine hochkomplizierte Anlagesubstanz, wie früher zu begründen versucht wurde.

Das Verhältnis der Eizelle zu dem aus ihr entstehenden Zellverband läßt sich auch durch ein Gleichnis noch besser veranschaulichen.

Die Artzelle nimmt im Verhältnis zu dem entwickelten Organismus eine ähnliche Stellung ein wie der einzelne Mensch zum staatlichen Organismus. Wie die Zelle, so kann auch ein einzelnes, von einem bestehenden Staat losgetrenntes und auf eine unbewohnte Insel isoliertes Menschenpaar der Ausgang eines neuen Staatengebildes werden. Dieses wird bei Gleichheit der äußeren Faktoren doch sehr verschieden ausfallen, je nach den Eigenschaften des isolierten Menschenpaares, je nachdem es der schwarzen, der roten oder weißen Rasse angehört. Es wird aber auch verschieden ausfallen, wenn die Isolierung an Gliedern ein- und derselben Rasse, aber zu weit entfernten Zeiten menschlicher Staatenbildung vorgenommen wurde. Ein Vorfahre aus einer zweitausendjährigen Vergangenheit, z. B. am Beginn der deutschen Geschichte, wird sich auf der unbewohnten Insel in anderer Weise einzurichten beginnen als ein jetzt lebender Vertreter derselben Rasse, der einen großen Teil der Kulturerrungenschaften vieler Jahrhunderte in seinem Gedächtnis bewahrt und sie zum Teil wieder seiner Deszendenz überliefert. In beiden Fällen werden gleichfalls wieder die entstehenden Staatengebilde etwas verschieden ausfallen müssen, weil ihre Ausgangspunkte verschieden waren, weil die isolierten Menschenpaare die Träger der Kultur verschieden weit entwickelter Gemeinschaften waren, von welchen sie abgelöst wurden.

Ähnliche einschränkende und erläuternde Zusätze, wie für das einzellige, sind auch für jedes folgende Stadium in der Ontogenie zu machen. Wenn wir sehen, daß embryonale Zustände höherer Tiergruppen mit den ausgebildeten Formen verwandter, aber im System tiefer stehender Tiergruppen mancherlei Vergleichspunkte darbieten, so liegt dies, wie schon C. E. v. BAER richtig hervorgehoben hat, daran, „daß die am wenigsten ausgebildeten Tierformen sich vom Embryonalzustand wenig entfernen und daher einige Ähnlichkeit mit den Embryonen höherer Tierformen behalten“. „Im Grunde ist aber nie der Embryo einer höheren Tierform, einer anderen Tierform gleich“ (BAER 1828, S. 224).

Wenn ein Systematiker einen einfachen Hydroidpolypen und die nur in geringfügigen äußeren Merkmalen unterschiedenen Gastrulaformen eines Seesterns, eines Brachiopoden, einer Sagitta, eines Amphioxus auf Grund ihrer Ähnlichkeit im Tier-system zu einer Gruppe der Gastraciden vereinigen wollte, so würde er handeln wie ein Chemiker, der verschiedene chemische Körper nach äußeren Merkmalen der Farbe, der Kristallbildung und dergleichen zu einer Gruppe im chemischen System vereinigte, auch wenn sie alle mit ganz verschiedenen, vom Laien allerdings nicht erkennbaren und durch ihn nicht nachzuweisenden Molekular-

strukturen versehen sind. Wie in der chemischen Systematik nicht ein grob in die Augen springendes Merkmal als Einteilungsprinzip zu verwenden ist, so auch bei der Einordnung der äußerlich einander ähnlichen Gastrulaformen. Denn die Gastrulae eines Echinodermen, eines Cölenteraten, eines Brachiopoden, eines Amphioxus tragen trotz aller äußeren Ähnlichkeit stets der Anlage nach und als solche für uns nicht erkennbar die Merkmale ihres Typus und ihrer Klasse an sich, nur noch im unentwickelten Zustand. Alle Gastrulastadien sind also in Wahrheit ebenso weit voneinander unterschieden, wie die nach allen ihren Merkmalen ausgebildeten, ausgewachsenen Repräsentanten der betreffenden Art.

Daß gewisse Formzustände in der Entwicklung der verschiedenen Tierarten mit so großer Konstanz und in prinzipiell übereinstimmender Weise wiederkehren, liegt hauptsächlich daran, daß sie unter allen Verhältnissen die notwendigen Vorbedingungen liefern, unter denen sich allein die folgende höhere Stufe der Ontogenese hervor-bilden kann.

Der einzellige Organismus kann sich seiner ganzen Natur nach in einen vielzelligen Organismus nur auf dem Wege der Zellteilung umwandeln. Daher muß bei allen Lebewesen die Ontogenese mit einem Furchungsprozeß beginnen. — Aus einem Zellenhaufen kann sich ein Organismus mit bestimmt angeordneten Zellenlagen und Zellengruppen nur gestalten, wenn sich die Zellen bei ihrer Vermehrung in feste Verbände zu ordnen beginnen und dabei nach gewissen Regeln, mit einfacheren Formen beginnend, zu komplizierteren fortschreiten. So setzt die Gastrula als Vorbedingung das einfachere Keimblasenstadium voraus. So müssen sich die Embryonalzellen erst in Keimblätter anordnen, welche für weitere in ihrem Bereich wieder stattfindende Sonderungsprozesse die notwendige Grundlage sind. Die Anlage zu einem Auge kann sich bei den Wirbeltieren erst bilden, nachdem sich ein Nervenrohr vom äußeren Keimblatt abgeschnürt hat, da in ihm das Bildungsmaterial für die Augenblasen mitgehalten ist.

So führt uns die Vergleichung der ontogenetischen Stadien der verschiedenen Tiere teils untereinander, teils mit den ausgebildeten Formen niederer Tiergruppen zur Erkenntnis allgemeiner Gesetze, von welchen der Entwicklungsprozeß der organischen Materie beherrscht wird. Bestimmte Formen werden trotz aller beständig einwirkenden, umändernden Faktoren im Entwicklungsprozeß mit Zähigkeit festgehalten, weil nur durch ihre Vermittelung das komplizierte Endstadium auf dem einfachsten Wege und in artgemäßer Weise erreicht werden kann.

Endlich muß zur richtigen Beurteilung ontogenetischer Gestaltungen stets auch beachtet werden, daß äußere und innere Faktoren auf jede Stufe der Ontogenese wohl noch in höherem Grade umgestaltend einwirken als auf den ausgebildeten Organismus. Jede kleinste Veränderung, welche auf diese Weise am Beginn der Ontogenese neu bewirkt worden ist, kann der Anstoß für immer augenfälligere Formwandlungen auf späteren Stufen werden.

So sehen wir, wie die Masse des Deutoplasma und seine Verteilung in der Eizelle allein schon genügt, um dem Furchungsprozeß, der Bildung der Keimblätter, der Keimblase, der Gastrula, ein sehr verschiedenartiges Gepräge aufzudrücken; wir sehen sogar, daß das hervorgehobene Moment

die Bildung der Körperformen, die Anlage des Darmes (seine Abschleimung vom Dottersack), die Anlage des Herzens aus zwei Halften bei den meroblastischen Eiern usw. usw., bis in weit vorgereifte Stadien der Ontogenese auf das nachhaltigste beherrscht. Ferner kann der Embryo durch Anpassung an besondere Bedingungen des embryonalen Lebens, welche vorübergehender Natur sind, Organe von ebenfalls vergänglicher Natur gewinnen. Beim Säugetierei z. B. entwickeln sich die verschiedenen Embryonalhüllen, Amnion, Chorion und Placenta, durch Anpassung an die Bedingungen, welche der längere Aufenthalt in der Gebärmutter mit sich bringt. In dieser und anderer Weise können in die Ontogenese ganz neue Gestaltungen gewissermaßen eingeschoben werden (Caenogenese von HAECKEL). Gestaltungen, welche in der Vorfahrenkette als ausgebildete Zustände nicht existiert haben und ihrer Natur nach nicht haben existieren können.

Überhaupt ist bei der Vergleichung ontogenetischer Stadien mit vorausgegangenen ausgebildeten Formen der Vorfahrenkette, die selbst uns unbekannt sind und bleiben werden, immer im Auge zu behalten, daß infolge der mannigfachsten Einwirkungen äußerer und innerer Faktoren das ontogenetische System in beständiger Veränderung begriffen ist, und zwar sich im allgemeinen in fortschreitender Richtung verändert, daß daher in Wirklichkeit ein späterer Zustand niemals mehr einem vorausgegangenen entsprechen kann. In einem Bild hat NÄGELI das Verhältnis ganz passend ausgedrückt, indem er sagt: Die Anlagesubstanz, aus welcher sich ein neues Individuum entwickelt, „zieht mit jeder Generation ein neues Kleid an, d. h. sie bildet sich einen neuen, individuellen Leib. Sie gestaltet dieses Kleid, entsprechend ihrer eigenen Veränderung, periodisch etwas anders und stets mannigfaltiger aus“.

Ontogenetische Stadien geben uns daher nur stark abgeänderte Bilder von Stadien, wie sie in der Vorzeit einmal als ausgebildete Lebewesen existiert haben können, entsprechen ihnen aber nicht ihrem eigentlichen Inhalte nach, da ja inzwischen die Anlagesubstanz eine Fortentwicklung erfahren hat.

Daher kann man, streng genommen, in den Entwicklungsstadien eines Organismus weder von einer Caenogenese noch von einer Palinogenese sprechen. Denn das Wesen der Entwicklung besteht ja gerade darin, daß alle Teile eines Organismus auf allen Stadien der Entwicklung anpassungsfähig sind sowohl in ihren Beziehungen zueinander als zu äußeren Faktoren und Veränderungen eingehen, durch die sie sich von dem entsprechenden Zustand ihres Vorfahren unterscheiden.

Wenn wir die bis jetzt im 29. Kapitel entwickelten Ideengänge zusammenfassen, so führt uns die Theorie der Biogenese zu folgenden drei allgemeinen Thesen.

Erste These. Man muß in der Artentwicklung zwei verschiedene Reihen von Vorgängen auseinanderhalten:

1. Die Entwicklung der Artzelle, welche sich in einer stetig fortschreitenden Richtung von einer einfachen zu einer komplizierteren Organisation ihres Idioplasma fortbewegt;

2. die sich periodisch wiederholende Entwicklung des vielzelligen Individuums aus dem einzelligen Repräsentanten der Art oder die einzelne Ontogenese, die im all-

gemeinen nach denselben Regeln wie in den vorausgegangenen Ontogenien erfolgt, aber jedesmal ein wenig modifiziert, entsprechend dem Betrag, um welchen sich die Artzelle selbst in der Erdgeschichte verändert hat.

Zweite These. Beide Entwicklungsreihen müssen in einem kausalen Abhängigkeitsverhältnis stehen und einen Parallelismus zueinander zeigen. Denn einmal muß jede Veränderung in der Anlage der Eizelle notwendigerweise einen entsprechend abgeänderten Verlauf der Ontogenese zur Folge haben. Und umgekehrt kann eine Veränderung, welche in späteren Stadien und im Endprodukt der Ontogenese durch äußere Faktoren bewirkt worden ist, nur dann zu einem bleibenden Erwerb der Art werden und sich nur dann in der Folge immer wieder geltend machen, wenn sie das Idioplasma der Eizelle für die nächste Generation in entsprechender Weise abändert hat. Ich habe dieses Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Eizustand einerseits und dem Endresultat der Ontogenese andererseits als das **ontogenetische Kausalgesetz** und als den Parallelismus zwischen Anlage und Anlageprodukt bezeichnet.

Dritte These. Aus dem ontogenetischen Kausalgesetz folgt mit logischer Notwendigkeit, daß die Eizelle einer heute lebenden Organismenart ihrer ganzen Anlage oder ihrem eigentlichen wahren Wesen nach nicht dem Anfangsstadium der Phylogenese verglichen oder als Rekapitulation desselben bezeichnet werden kann. Wie das ausgebildete Tier, ist auch die Eizelle, aus der es entsteht, eine Endform des phylogenetischen Entwicklungsprozesses und muß sich, sofern wir eine Entwicklung aus einfachsten Anfangsformen des Lebens annehmen, zu der komplizierten Anlage, die es heute repräsentiert, ebensogut erst in unendlichen Zeiträumen entwickelt haben wie die ihr entsprechende Endform. Was aber hier für die Eizelle bewiesen ist, das gilt in gleicher Weise, wie sich ja von selbst versteht, für jedes andere aus dem Ei hervorgehende Entwicklungsstadium.

Abgesehen von den schon angestellten Erwägungen, will es uns auch noch aus einem anderen Grund nicht zutreffend erscheinen, die einzelnen Stadien des ontogenetischen Prozesses als eine Wiederholung der Formenreihe ausgestorbener Vorfahren zu bezeichnen. Diese sind ja abgeschlossene Endformen, selbständige Individuen, welche das Vermögen, sich direkt ineinander umzuwandeln, gar nicht besitzen und sich daher auch nicht als Glieder einer Entwicklungskette aneinanderreihen lassen. Bezeichnen wir Urgroßeltern, Großeltern, Eltern und Kind mit den Buchstaben A, B, C, D, so kann sich nicht A in B, B in C und C in D unmittelbar umwandeln, sondern die vier Generationen treten nur dadurch in einen genetischen Zusammenhang, daß sie sich durch Keimzellen fortpflanzen, welche erst auf Grund ontogenetischer Prozesse die Endformen B, C, D liefern. Wenn hierbei auch D diese und jene spezielle Eigenschaft von A, B und C, wie man sich ausdrückt, erbt, so kann man doch nicht sagen, daß D in seiner Entwicklung die Ahnenreihe A, B und C durchläuft, vielmehr geht D aus seiner Anlage direkt hervor, ohne erst A, B und C zu werden.

In einem ganz anderen Verhältnis als die Reihe der Vorfahren stehen die Entwicklungsstadien einer Ontogenese zueinander; sie laufen

an ein und demselben Individuum ab. Denn mögen wir eine befruchtete Eizelle, eine Keimblase, eine vielblättrige Keimscheibe, einen Embryo mit Kiemenpalten während einer Ontogenese einer Tierart vor uns haben, so ist es doch immer ein und dasselbe Individuum, nur in verschiedenen Stufen seiner Ausbildung, die sich unmerklich, ohne sich überhaupt streng gegeneinander abgrenzen zu lassen, ineinander umwandeln. Wie die Eizelle die Anlage für den ganzen Entwicklungsprozeß, so trägt jedes einzelne weitere Stadium die Anlage für das nächstfolgende und so weiter in sich.

Daher sind die einzelnen, sich ineinander umwandelnden Stadien einer Ontogenese ihrem innersten Wesen nach von den Formen einer Ahnenreihe, die sich gar nicht ineinander umwandeln können, verschieden. In physiologischer Hinsicht spricht sich dies auch schon in dem Umstand aus, daß embryonale Organe und Gewebe während der Ontogenese sich meist längere Zeit in einem funktionslosen Zustand befinden oder auch für ganz andere Zwecke von vornherein bestimmt sind als die Organe niederer Tierformen, zu welchen sie morphologische Beziehungen (Homologien) darbieten, wie die Schlundbögen von Säugetierembryonen zu den Kiefer- und Kiemenbögen der Fische und Amphibien.

Wenn die Vorstellungen, daß die Keimformenkette eine Wiederholung der Stammformenkette ist, sich in dieser Form nicht aufrecht erhalten läßt, was sollen wir dann an ihre Stelle setzen? Eine richtige Vorstellung der ursächlichen Beziehungen, die zwischen Ontogenese und Phylogenese bestehen, gewinnen wir, wenn wir den ganzen Formenkreis, der von der befruchteten Eizelle zum ausgebildeten Organismus führt, zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung wählen und zu einer ontogenetischen Einheit zusammenfassen. Dann läßt sich die Stammesgeschichte des Individuums einer Art mit einer Kette vergleichen, die sich aus einzelnen Gliedern — das sind die aneinander anschließenden zahllosen Entwicklungskreise oder Ontogenien — zusammensetzt.

Der Vorzug unserer Betrachtungsweise ist ein doppelter. Denn einmal sind die Glieder der genealogischen Kette Größen, die sich wirklich untereinander vergleichen lassen, und zweitens stehen die einzelnen Glieder auch wirklich in einem genetischen und ursächlichen Zusammenhang untereinander, da die Endform einer Ontogenie wieder die Eizelle liefert, welche der Ausgangspunkt der nächstanschließenden Ontogenie wird. Wer der Lehre von der natürlichen Schöpfungsgeschichte der Organismen anhängt, wird annehmen, daß die einzelnen Glieder der genealogischen Kette in geringem Grade veränderliche Größen sind, trotzdem in den unmittelbar aneinanderschließenden Entwicklungskreisen der Ablauf ein sehr gleichartiger ist. Er wird ferner annehmen, daß die einzelnen Glieder, je weiter wir sie nach rückwärts verfolgen, in sehr langen Zwischenräumen immer einfacher werden, daß sowohl die Endformen in ihrer Organisation als auch gleichzeitig die Eizellen in ihrer Anlage sich vereinfachen und daß Hand in Hand hiermit der Ablauf der Ontogenese mit seinen Zwischenformen und Übergangsstadien ein weniger komplizierter und auch ein kürzerer wird.

Nach unserer Fassung schließt das Entwicklungsproblem zwei Aufgaben in sich: Erstens ist zu untersuchen, wie und durch welche Mittel sich die in der Eizelle gegebene Anlage mittels der Ontogenese in die ausgebildete Endform entfaltet, oder mit anderen Worten, wie das im Ei verborgene innere Entwicklungsgesetz verwirklicht wird; und zweitens

muß erforscht werden, wie im phylogenetischen Prozeß die Eigenschaften und Anlagen der Eizelle entstanden sind, durch welche sie wieder der Ausgangspunkt bestimmt gerichteter, komplizierter, ontogenetischer Prozesse wird. Hier liegen die schwierigsten und höchsten Probleme, welche der biologischen Forschung in Gegenwart und Zukunft gestellt sind, die Frage nach der Veränderlichkeit der Organismenwelt unter dem Einfluß äußerer Faktoren, die Frage der Vererbung, die Frage, was man sich unter Anlage in der Eizelle vorzustellen hat, wie Anlagen entstehen und schwinden, und in welcher Weise sie überhaupt den gesetzmäßigen Ablauf der Entwicklung bestimmen. (Kap. XXVII u. XXVIII.)

Die Erörterungen über das biogenetische Grundgesetz legen es uns nahe, auch auf eine strittige Frage der Deszendenztheorie noch in einigen Sätzen einzugehen. Bekanntlich stehen sich zwei Hypothesen gegenüber, die man als monophyletische und polyphyletische bezeichnet hat.

Aus der Tatsache, daß die Ontogenese der Pflanzen- und Tierarten gewöhnlich mit einem einfachen Zellenstadium, dem befruchteten Ei, beginnt, hat man auf die Abstammung aller Organismen von einem gemeinsamen, einzelligen, indifferenten Vorfahren geschlossen; man hat die Hypothese vom monophyletischen Stammbaum aufgestellt. Wie unwahrscheinlich muß uns eine solche erscheinen, wenn wir von dem schon oben erörterten Gesichtspunkt ausgehen, daß nach dem ontogenetischen Kausalgesetz die befruchteten Eizellen der verschiedenen Tierarten ihrem Wesen nach ebenso sehr voneinander verschieden und ebensogut Träger spezifischer Artunterschiede sind, wie am Ende ihrer Ontogenese die ausgebildeten Individuen, auf deren Merkmale wir unser Tier system aufbauen!

Da die Anzahl der bis jetzt beschriebenen Tierarten schon auf mehr als eine halbe Million geschätzt werden kann — gibt es doch allein schon über 100000 verschiedene Käferarten — da ferner die verschiedenen Pflanzenspezies sich auch auf mehrere Hunderttausende belaufen, kommen wir zu dem unabweisbaren Schluß, daß fast eine Million von Artzellen, die nach Organisation und Anlage verschieden sind, unsere Erde bevölkert. Und diese ungeheure Zahl muß doch noch als eine kleine bezeichnet werden, wenn wir uns auf den Boden der Entwicklungstheorie stellen und annehmen, daß jede einzelne der heute lebenden Artzellen mit ihrer höheren Organisation allmählich aus einfacher organisierten Ahnenzellen in einer unendlich langen genealogischen Kette hervorgegangen ist, und daß überhaupt in den Perioden der Erdentwicklung, wie uns die Paläontologie lehrt, zahllose Arten von Lebewesen, die sich von den gegenwärtigen sehr wesentlich unterschieden haben, vollständig ausgestorben sind. Auch zeigt uns ferner die Kunst der Gärtner und Tierzüchter, daß jede Artzelle aus bekannten und unbekanntem Ursachen oft in weiten Grenzen variieren kann, und daß sich auf Grund dieser Variabilität viele Varietäten und Rassen von Artzellen züchten lassen. Es sei nur kurz an die vielen Varietäten der Rose, der Birne, der Stachelbeere oder der Taube und des Hundes erinnert.

Wenn somit schon die „einfache Zelle“ eine Form des Lebens ist, die eine unser Denkvermögen übersteigende Fülle von Verschiedenheiten höheren und niederen Grades zuläßt, was könnte uns zu der so unwahrscheinlichen Annahme nötigen, daß unsere Erde auf einer früheren Periode der Entwicklung nur von einer einzigen Art von Zellen bevölkert gewesen sei, oder daß die schöpferische Natur bei der Urzeugung von Zellen (oder von noch einfacheren Lebensformen, aus denen erst die

Zellen hervorgegangen sind) nur eine Art derselben nach einem einzigen Schema hervorzubringen vermocht habe?

Der Schluß, daß alle Organismen von einer gemeinsamen, einzelligen Almenform abstammen müssen, weil sie in ihrer Entwicklung zuerst das Stadium einer Zelle durchlaufen, hat keine Beweiskraft in sich; denn er läßt die Tatsache, daß Zellen sehr verschieden sein können, unberücksichtigt. A priori hat vor der monophyletischen Hypothese die polyphyletische eine viel größere Wahrscheinlichkeit für sich. Somit würden die genealogischen Ketten der heute lebenden Organismen, wenn wir sie in die Vorzeit zurückverfolgen, von einer zwar nicht näher zu bestimmenden, wahrscheinlich aber großen Zahl von verschiedenen organisierten Urzellen ausgehen, die in irgendeiner Weise während einer Erdperiode oder auch zu ganz verschiedenen Erdperioden zu wiederholten Malen auf natürlichem Wege entstanden sind.

Nicht viel anders steht es mit den Schlüssen, die man aus manchen Ähnlichkeiten in der Organisation zwischen den Embryonen höherer Tiere und den ausgebildeten Endformen systematisch tiefer stehender Gruppen gezogen hat. Wenn man die Schlundspalten der Säugetierembryonen den Kiemenspalten der perembryonalen Amphibien und der Fische vergleicht und daraufhin ein Amphibien- und ein Fischstadium in der Säugetierentwicklung unterscheidet, so läßt sich dagegen nichts sagen, solange man die obigen Ausdrücke gewissermaßen nur metaphorisch gebrauchen und durch sie auf einen gewissen Grad von Formenübereinstimmung aufmerksam machen will. Verbindet man dagegen mit dieser Ausdrucksweise die Deszendenzhypothese, daß die Säugetiere von Amphibien und Fischen abstammen, und daß der Besitz von Kiemenspalten hierfür der Beweis sei, so lassen sich gegen diese Auffassung und diese Art der Beweisführung ähnliche Bedenken erheben, wie sie schon oben betreffs der Deduktionen aus der Gemeinsamkeit des Zellens Stadiums geäußert wurden.

## II. Das Prinzip der Progression in der Entwicklung.

Von mehreren Naturforschern, vor allen Dingen auch von NÄGELI, ist das Prinzip aufgestellt worden, daß die Veränderung der Pflanzen- und Tiere keine beliebige oder richtungslose sei. „Sowie die Entwicklungsbewegung einmal im Gange ist“, bemerkt NÄGELI, „so kann sie nicht stille stehen, und sie muß in ihrer Richtung beharren. Ich habe dies früher das Vervollkommnungsprinzip genannt, unter dem Vollkommenen die zusammengesetztere Organisation verstehend. Minder Weitsichtige haben darin Mystik finden wollen. Es ist aber mechanischer Natur und stellt das Beharrungsgesetz im Gebiet der organischen Entwicklung dar. Vervollkommnung in meinem Sinne ist also nichts anderes als der Fortschritt zum komplizierteren Bau und zu größerer Teilung der Arbeit, und würde, da man im allgemeinen geneigt ist, dem Worte mehr Bedeutung zu gewähren als dem ihm zugrunde liegenden Begriff, vielleicht besser durch das unverfängliche Wort ‚Progression‘ ersetzt“.

Von darwinistischer Seite ist NÄGELIS „Vervollkommnungsprinzip“ oder das „Prinzip der Progression“, welches C. E. v. BÄYER mit einem weniger geeigneten Namen auch „Zielstrebigkeit“ genannt hat, vielfach aufgegriffen und als eine teleologische und nicht naturwissenschaftliche Auffassungsweise getadelt worden. Wir können dem Tadel nicht bei-

pflichten, möchten aber, indem wir das „Prinzip der Progression“ annehmen, ihm eine etwas andere Fassung geben, als es durch NÄGELI erhalten hat.

Wie O. HERTWIG bei seiner Darstellung hervorgehoben hat, muß bei der kausalen Erklärung des Entwicklungsprozesses der volle Grund für jede Erscheinung stets in dem Zusammenwirken innerer und äußerer Faktoren gefunden werden. In diesem Sinne bemerkt er: „Der Entwicklungsprozeß, um verstanden zu werden, muß erfaßt werden als ein kleines Stück des Naturverlaufs, das will heißen: Das Ei entwickelt sich in unmittelbarstem Zusammenhang, in steter Fühlung mit dem Naturganzen, unter Benutzung der es umgebenden Außenwelt. Stoff und Kraft treten beständig in dasselbe aus und ein.“ Daher ist es richtiger, das Prinzip der Progression auf den Verlauf des Naturprozesses, dessen organisiertes Substrat eine bestimmte Organismenart ist, anzuwenden. Bei dieser Fassung hängt die bestimmte Richtung des Verlaufes von dem Zusammenwirken innerer und äußerer Ursachen ab; doch wird auch hierbei, was NÄGELI besonders im Auge hat, die Eigenart des Prozesses in überwiegender Maße von der organisierten Substanz selbst, als dem Komplizierteren, mithin von inneren Ursachen bestimmt. — Das Verhältnis ist in dieser Beziehung ein ähnliches, wie bei einer irgendwie komplizierter gebauten Maschine, bei welcher zwar die Triebkräfte von außen geliefert werden, die Eigenart ihrer Leistung aber von inneren Ursachen, nämlich von ihrer Konstruktion, abhängt.

Das wunderbarste Beispiel eines mit Progression einhergehenden Entwicklungsprozesses ist jede Ontogenese aus dem Ei. Denn jedes Stadium ist für das nächstfolgende die Aulage, welche unaufhaltsam zu ihrer Verwirklichung drängt, sowie auch die äußeren Bedingungen, Luft, Wärme, Nahrung, gewissermaßen die Betriebsmittel des Prozesses, gegeben sind. Selbst kleine Störungen können den Prozeß in seiner Progression nicht aufhalten, da sie durch vielerlei Mittel überwunden und ausgeglichen werden, so daß der Gang der Entwicklung doch immer wieder in die durch die Aulage vorgezeichnete Bahn zurückgeführt wird und seinem gesetzmäßigen Endziel entgegendrängt. Jeder organische Entwicklungsprozeß zeigt uns, wenn wir in sein Wesen tiefer einzudringen versuchen, ein außerordentlich großes „Beharrungsvermögen“.

Sollte nicht in derselben Weise, wie der vielzellige Organismus durch Epigenese aus dem Ei, auch die naturhistorische Art, wenn wir uns auf den Boden der Deszendenzlehre stellen, sich nach dem Prinzip einer steten, gesetzmäßigen Progression entwickeln, nicht als ein Spiel von Zufälligkeiten, sondern mit derselben inneren Notwendigkeit, wie bei der Ontogenese aus der Blastula die Gastrula hervorgehen muß? Während in der Ontogenese die fortschreitenden Veränderungen sich sehr rasch vollziehen, ist die Progression in der Phylogenese an sehr lange Zeiträume gebunden und erfolgt daher für unser Wahrnehmungsvermögen unmerklich. — Befunde der Paläontologie sprechen, wie von OSBORN besonders hervorgehoben wird, zugunsten der NÄGELISCHEN Theorie.

Sehr lehrreiche Beispiele für Entwicklungsprozesse mit Progression bieten uns endlich mannigfache Erscheinungen in der menschlichen Gesellschaft. Die Entdeckung der Dampfmaschine ist, wie ähnliche Erfindungen, eine Ursache geworden, welche allmählich durch ihre stetige Wirkung unsere Produktionsformen von Grund aus umgeändert und an Stelle der mittelalterlichen Zünfte und Stände völlig veränderte, der



maschinemäßigen Fabrikation angepaßte Organisationen geschaffen hat. In der Kette der Veränderungen, die sich hier in hundert Jahren vollzogen haben, ist jede vorausgehende Veränderung die naturgemäße Ursache der folgenden. Ebenso ruft jede neue wichtige Erfindung auf dem Gebiet des Verkehrswesens und der Technik neue Differenzierungen, neue kompliziertere Gestaltungen in der menschlichen Gesellschaft hervor, Prozesse, welche sich langsam, aber stetig, nach einem Endziel gerichtet, mit Naturnotwendigkeit vollziehen.

Die menschliche Gesellschaft birgt daher in ihrer jetzigen Struktur und in ihren Beziehungen zur Natur unzählige neue Anlagen, Triebkräfte für künftige Gestaltungen in sich. Wie der feudale Staat aus seinem Schooß in steter Progression den modernen Staat erzeugt hat, so trägt dieser wieder die Bedingungen in sich, aus denen sich im allmählichen Wandel, nicht als ein Produkt von Zufälligkeiten, sondern nach Gesetzen sozialer Entwicklung, die nächste Stufe staatlicher Organisation gestalten wird. (Vergleiche die 1922 erschienene Schrift von O. HERTWIG: „Der Staat als Organismus“.)

---

## DREISSIGSTES KAPITEL.

### **Erklärung der Unterschiede pflanzlicher und tierischer Form durch die Theorie der Biogenesis.**

Bei der Erklärung der Form, welche der einzelne Organismus während der Entwicklung allmählich annimmt, kommen drei Gruppen von Faktoren in Betracht:

1. die mit zahlreichen spezifischen Eigenschaften ausgestattete organische Substanz der Keimzelle;
2. die nicht minder zahlreichen Faktoren der Außenwelt, unter deren Einwirkung die Entwicklung der so außerordentlich reizempfindlichen Substanz vor sich geht;
3. die Korrelationen, welche sich zwischen den einzelnen Teilen des wachsenden Zellenstaates auf jeder Stufe der Entwicklung in immer größerer Zahl und Mannigfaltigkeit notwendigerweise ausbilden

Bei konsequenter Prüfung der drei Gruppen von Faktoren wird uns selbst der große Gegensatz einigermaßen begreiflich, der zwischen pflanzlicher und tierischer Form besteht. Er läßt sich zu einem großen Teil wenigstens auf einige wenige Grundursachen, welche die ganze Gestaltung bis in ihr Innerstes bei der Entwicklung beeinflussen, zurückführen, nämlich auf die Verschiedenheit des pflanzlichen und tierischen Stoffwechsels und der pflanzlichen und tierischen Nahrungsaufnahme.

#### **I. Die Formbildung bei den Pflanzen.**

Die Pflanzenzelle erzeugt vermittelt des ihr eigentümlichen Chlorophyllapparates organische Substanz aus Kohlensäure, die sie aus der Luft bezieht, sowie aus Wasser und leicht diffundierenden Salzlösungen, die sie dem Meere oder dem Boden entnimmt; sie gebraucht zu ihrer chemischen Arbeit die lebendige Energie des Sonnenlichtes. Hiermit sind die Hauptbedingungen gegeben, durch welche Beschaffenheit und Anordnung der Elementarteile in einer vielzelligen Pflanze bestimmt werden.

Die Pflanzenzellen können sich in folgedessen zum Schutze des weichen Protoplasmakörpers mit einer dicken und festen Membran umhüllen, weil sie für den Durchtritt von Gasen und leicht diffundierenden Salzen kein Hindernis bietet; sie gewinnen dadurch eine größere Selbständigkeit und Abgeschlossenheit gegeneinander und werden für eine große Anzahl von Differenzierungen ungeeignet, wie für Bildung von Muskel- und Nervenfasern. Dagegen können tierische Zellen solche er-

zeugen, weil sie wegen ihrer mehr oder minder nackten Oberfläche teils reizempfindlicher sind, teils auch sich untereinander inniger verbinden und zuweilen auch vollkommen verschmelzen können.

Der Natur ihres Stoffwechsels entsprechend müssen sich ferner die Pflanzenzellen bei ihrer Vermehrung zu umfangreicheren Verbänden so anordnen, daß sie mit den umgebenden Medien, aus denen sie Stoff und Kraft beziehen, mit Erde und Wasser, mit Luft und Licht, in möglichst ausgedehnte Beziehung treten. Sie müssen nach außen eine große Oberfläche entwickeln. Dies geschieht, indem sie sich zu Fäden, die sich vielfach verzweigen, oder in der Fläche zu blattartigen Organen anordnen.

Um aus dem Boden Wasser und Salze aufzusaugen, verbinden sich die Zellen zu einem vielverzweigten Wurzelwerk, welches nach allen Richtungen hin die Erde mit feinen Fäden durchsetzt.

Um Kohlensäure der Luft zu entziehen und die Einwirkung der Sonnenstrahlen zu erfahren, breitet sich in entsprechender Weise der oberirdische Pflanzenteil in einem reichen Zweigwerk dem Lichte entgegen aus und entfaltet sich zu blattartigen Organen, die ihrer Struktur gemäß mit dem Assimilationsprozeß betraut sind. Es wird daher die ganze Formbildung der Pflanzen auf Grund der oben hervorgehobenen wirksamen Faktoren eine nach außen gerichtete und äußerlich sichtbare.

Einen entsprechenden Gedankengang finden wir schon von JULIUS SACHS in seinen Vorlesungen über Pflanzenphysiologie in etwas anderer Weise durchgeführt, wie sich besonders aus folgenden Sätzen erschen läßt.

„Zwischen den Eigenschaften des Chlorophylls und der gesamten äußeren und inneren Organisation der Pflanzen bestehen Beziehungen in der Art, daß man ohne Übertreibung behaupten kann, die gesamten Gestaltungsverhältnisse im Pflanzenreich, besonders das ganz andere Aussehen der Pflanzen im Vergleich zu dem der Tiere, beruhe auf den Eigenschaften und den Wirkungen des Chlorophylls.“

„Die Erfahrung lehrt, daß schon eine sehr dünne Schicht von chlorophyllhaltigem Gewebe alle diejenigen Lichtstrahlen vollständig ausnutzt, welche die Assimilation bewirken. Eine dicke Schicht chlorophyllhaltigen Gewebes hat daher gar keinen Zweck, ja sie wäre eine Stoffverschwendung in der Pflanze. Dementsprechend finden wir nun, daß überall im Pflanzenreich nur sehr dünne Schichten von grünem Assimilationsgewebe zur Verwendung kommen, Schichten von ein oder einigen zehnteln Millimeter Dicke. Dagegen ist es für eine kräftige, ausgiebige Assimilation oder Erzeugung wachstumsfähiger Substanz von größtem Gewicht, daß die dünnen, grünen Gewebsschichten möglichst ausgedehnte Flächen darstellen, wenn es überhaupt zur Bildung einer kräftig wachsenden Pflanze kommen soll.“

„In diesen Erwägungen“, fährt SACHS fort, „liegt der Grund, daß es bei fortschreitender Vervollkommnung der Pflanzenorganisation aus ihren ersten Anfängen vor allem darauf ankommen mußte, Organe herzustellen, welche bei sehr geringer Dicke eine möglichst große Fläche chlorophyllhaltigen Gewebes besitzen. Bei niederen Algen wird dies dadurch erreicht, daß sie die Form haardünner, langer Fäden oder aber sehr dünner, flacher Lamellen annehmen, so daß in beiden Fällen das Körpervolumen im Verhältnis zu seiner Fläche ein sehr geringes bleibt.“

„Allein viel vollkommener wird der genannte Zweck erreicht, wenn sich die Sprosse in Blätter und Achsenäste differenzieren, was schon

häufig genug bei Algen, ganz allgemein bei den Laubmoosen und Gefäßpflanzen einzutreten pflegt. Dadurch wird es dem Sproßsystem möglich, eine große Zahl chlorophyllhaltiger, dünner Lamellen in zweckmäßiger Entfernung von einander dem Licht, als dem Ernährungsprozeß, darzubieten, und nur bei einer derartigen Differenzierung in einen Träger (Sproßachse) und aus ihm hervortretende, chlorophyllhaltige Lamellen (Blättern) schwingt sich die Vegetation überhaupt erst zu ihren höheren Organisationsstufen und ganz besonders auch zu mächtigen, das trockene Land bewohnenden Formen empor, wie sie uns in den großen Farnen, Palmen, Koniferen, Laubhölzern und dikotylen Stauden bekannt sind. Wie sonst könnte das Problem gelöst werden, eine kaum 0,2—0,3 mm dicke Schicht von Assimilationsgewebe von oft vielen Quadratmetern Fläche so auszubilden und zu tragen, daß dadurch das mächtige Assimilationsorgan entsteht, wie wir es in der tausendblättrigen Baumkrone einer Buche oder Eiche, in den wenigen, aber großen Blättern einer Banane oder Palme vorfinden.“

„Die Pflanzenwelt, soweit sie durch grünes Gewebe sich selbständig ernährt, wird ganz und gar in ihrer Gesamtform von dem Prinzip beherrscht, an relativ dünnen Trägern oder Sproßachsen möglichst zahlreiche, möglichst dünne und große, grüne Flächenorgane (Blätter) zu entwickeln. Der daraus entspringende, im allgemeinen so überaus graziöse Wuchs der chlorophyllhaltigen Pflanzen wird also eben durch ihren Chlorophyllgehalt hervorgerufen, weil die Tätigkeit des Assimilationsparenchyms nur in diesem Fall zu voller Geltung kommt. Den Gegensatz bieten uns sofort die nicht-chlorophyllhaltigen Pflanzen, die Fruchtkörper der Pilze und die phanerogamen Seimarotzer und Humusbewohner. Gerade der Mangel des Chlorophylls ist es, der hier die Flächenausbreitung in Form von großen Blättern überhaupt überflüssig macht; die vorwiegend als Sproßachsen entwickelten Pflanzenkörper erscheinen daher nackt, feist, plump und ungraziös.“

Während die ganze Formbildung der chlorophyllführenden Pflanzen infolge ihres eigenartigen Stoffwechsels eine nach außen gerichtete und äußerlich sichtbare wird, fehlt ihnen im Gegensatz zur tierischen Organisation eine nach innen gerichtete Differenzierung in Organe und Gewebe entweder ganz oder bleibt eine relativ beschränkte. Wo sie aber auftritt, läßt sie ganz deutlich wieder den direkten Einfluß äußerer Faktoren und die Bedeutung der Wachstumskorrelationen für die Erklärung der Pflanzenformen erkennen.

Wegen der Verschiedenheit des umgebenden Mediums erhalten die meer- und die landbewohnenden Pflanzen, einerseits die Algen, andererseits die Phanerogamen, sehr deutlich ausgeprägte Gegensätze in ihrer inneren Organisation, und zwar besonders in der Ausbildung zweier Gewebe, eines mechanischen und eines die Zirkulation vermittelnden.

Bei den Algen, deren Körper nahezu das gleiche Gewicht wie das Wasser hat, kommt es nicht zur Ausbildung besonderer mechanischer Gewebe, da die Sprosse und Blätter sich flottierend und schwebend im Wasser erhalten und ihnen die Zellulosemembranen der einzelnen Zellen eine genügende Festigkeit unter ihren Lebensbedingungen geben. Bei den Phanerogamen dagegen muß sich in demselben Maße, als sie eine beträchtlichere Größe erreichen und sich über die Erde erheben, indem sie ihre assimilierenden Chlorophyllflächen dem Lichte und der

Luft entgegnetragen, ein stützendes Gewebe entwickeln, mächtiger in den Hauptästen, schwächer in den Blättern, doch immerhin so, daß die dünne Chlorophyllplatte durch ihre Nervatur wie durch feine Speichen flach ausgebreitet erhalten wird.

Derselbe Gegensatz zeigt sich in der Ausbildung eines der Zirkulation dienenden Gewebes.

Bei den Phanerogamen treten ober- und unterirdische Teile in eine innige Korrelation, in einen zu ihrer Erhaltung durchaus notwendigen Wechselverkehr. Das in der Erde sich ausbreitende Wurzelwerk muß Bodenfeuchtigkeit und in ihr gelöste Salze aufnehmen und der Blattkrone zuführen, wo Wasser in der trockenen Luft verdunstet wird und die Salze beim Stoffwechsel der Zellen gebraucht werden. Umgekehrt müssen die von den Blättern assimilierten Stoffe aus den früher erörterten Gründen zum Teil wieder zur Ernährung an das Wurzelwerk abgegeben werden, so daß beständig eine Stoffwanderung in entgegengesetzter Richtung im Pflanzenkörper vor sich geht. Um den Saftstrom zu vermitteln, entstehen bei den Phanerogamen Leitungsröhren oder Gefäße, die meist mit den mechanischen Geweben zu Strängen vereinigt sind (Fig. 418—420).

Bei den meerbewohnenden Algen dagegen unterbleibt eine derartige Differenzierung, da es an der Vorbedingung hierzu, an einem ausgesprochenen erheblichen Stoffaustausch zwischen ober- und unterirdischen Teilen fehlt. Denn umspült von Wasser, in welchem schon reichlich Salze gelöst sind, können die Blätter die zum Wachstum erforderlichen Stoffe gleich direkt aufnehmen. Und da auch die Wasserabgabe durch Verdunstung wegfällt, ferner ein kräftiger Befestigungsapparat in der Erde ebenfalls nicht erforderlich ist, da stärkerer Zug an den im Wasser flottierenden Gewächsen nicht ausgeübt wird, bleibt die Wurzelbildung überhaupt auf ein sehr geringes Maß beschränkt und dient nur zum Anheften an die Unterlage. Danach läßt sich auch bei den Pflanzen die innere Differenzierung in mechanische und saftleitende Gewebe, wo sie auftritt, auf ein von äußeren Faktoren beeinflusstes korrelatives Wachstum zurückführen.

## II. Die Formbildung bei den Tieren.

Den absoluten Gegensatz zur pflanzlichen bildet die tierische Organisation, wie auch in der Art der Ernährung ein großer Gegensatz besteht. Denn die tierische Zelle nimmt bereits fertige organische Substanz auf; sie bleibt daher entweder nackt, so daß feste Körper direkt in ihr Protoplasma eintreten können, oder umgibt sich nur mit dünnen, von Öffnungen durchsetzten Membranen, durch welche die schwer diffundierenden Kolloidsubstanzen in gelöstem Zustande hindurchgehen können.

Infolge des Mangels einer starren Umhüllung wird auch die mechanische Zusammenordnung der Zellen eine von der pflanzlichen verschiedene. Die weichen Zellenleiber legen sich in der Fläche dichter zusammen, treten in engere Fühlung untereinander und bilden zusammen eine Zellenlage, die auf den Embryonalstadien als Keimblatt, später als Epithellamelle bezeichnet wird und allen tierischen Gestaltungsprozessen als Ausgangspunkt und Grundlage dient.

In unmittelbarem Zusammenhang mit der Art der Ernährung wird beim vielzelligen, tierischen Organis-

mus die Formbildung eine nach innen gerichtete. Gleichwie die einzellebende, tierische Zelle organische Partikel direkt in ihren Protoplasmakörper einführt und in vorübergehend gebildeten Hohlräumen Verdauungsvakuolen, chemisch verarbeitet, so schafft sich auch der vielzellige tierische Organismus, nachdem seine Zellen am Anfang der Entwicklung zu einem Keimblatt zusammengetreten sind und gewöhnlich die Oberfläche einer Hohlkugel begrenzen, in seinem Körper einen Hohlraum, in welchem er feste organische Substanzen aufnimmt, verdaut und von ihm aus in gelöstem Zustand an die einzelnen Zellen verteilt. Die Keimblase (Fig. 487) stülpt sich an einer Stelle ihrer Oberfläche nach innen ein und wandelt sich in einen Becher um (Fig. 488), dessen nach außen kommunizierender Binnenraum, der sogenannte Urdarm, zur Nahrungsaufnahme und zur Verdauung dient.

Der tierische Körper wird dadurch vom umgebenden Medium mehr unabhängig; die Ernährung, welche für den Bestand des Organismus die Grundbedingung ist, erfolgt in absolutem Gegensatz zur Pflanze durch einen Darmraum von innen heraus. Die

Fig. 487.

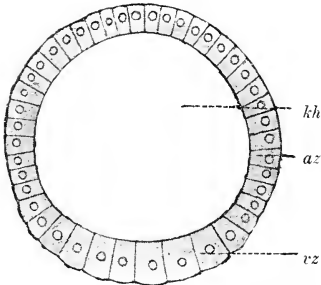


Fig. 487. Keimblase des *Amphioxus lanceolatus*. Nach HATSCHKE. *kh* Keimblasenhöhle; *az* animale, *vz* vegetative Zellen.

Fig. 488.

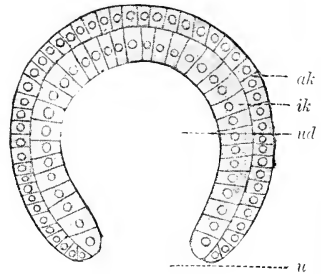


Fig. 488. Gastrula des *Amphioxus lanceolatus*. Nach HATSCHKE. *ak* Äußeres, *ik* inneres Keimblatt; *u* Urmund; *ud* Urdarm.

Gastrula ist die allen Tierstämmen gemeinsame, charakteristische Grundform.

Nach demselben Prinzip schreitet die weitere, höhere Ausbildung der tierischen Form von den einfachen Anfängen aus in der Weise weiter fort, daß das innere Hohlräumssystem durch Bildung besonderer Flächen, die zur Ausscheidung von Sekreten dienen, ferner durch Abtrennung von Leibeshöhlen, die sich weiter zerlegen können usw., ein immer komplizierteres wird. Während bei der Pflanze eine Oberflächenentwicklung nach außen, findet eine solche beim Tiere, gemäß den gegebenen Bedingungen, im Innern des Körpers statt. Die Differenzierung der Pflanze zeigt sich in äußerlich hervortretenden Organen, in Blättern, Zweigen, Blüten, Ranken. Die Differenzierung beim Tier erfolgt im Innern des Körpers verborgen, indem die inneren Flächen der Ausgangspunkt für die verschiedenen Organbildungen, für zahlreiche Drüsen, mehrere seröse Höhlen und für Gewebsdifferenzierungen, besonders der quergestreiften Muskelmassen, werden.

Durch komplizierte Aus- und Einstülpungen der primären Keimblätter beim Wachstum des Embryos wird auf einem kleinen Raum eine außerordentlich große Oberfläche geschaffen, welche komplizierte enge Hohlräume, Röhren und Spalten begrenzt, die an Mund und After schließlich nach außen führen und so den Verkehr mit der Außenwelt unterhalten.

Mit der Bildung innerer Oberflächen wird gewissermaßen ein Teil der Außenwelt in den tierischen Körper selbst mit aufgenommen. Nahrung in den Darmkanal, Luft in die Lungen oder Tracheen, Wasser in Kiemen bei den wasserbewohnenden Tieren.

Obwohl die Tiere nach ihrem Bau in den einzelnen Stämmen erhebliche Unterschiede aufweisen, so sind die Mittel, mit denen dies erreicht wird, doch sehr einfacher Art. Immer wieder stoßen wir beim Studium der Entwicklungsgeschichte dieser oder jener Tierarten nur auf geringfügige Variationen einiger weniger allgemeiner Formbildungsgesetze. Da eine Bekanntschaft mit ihnen für ein tieferes Verständnis der Histologie und namentlich aller histogenetischen Fragen unerlässlich ist, scheint es geboten, noch etwas genauer einzugehen auf:

### die Gesetze der tierischen Formbildung.

Wie oben hervorgehoben, läßt sich nach der grundlegenden Gasträtheorie von KOWALEWSKY, HAECKEL und LANKESTER als die gemeinsame Grundform aller Tiere die Gastrula bezeichnen (Fig. 488). Ihr durch Einstülpung entstandener Hohlraum oder der Urdarm wird von zwei Epithellamellen begrenzt, dem eingestülpften und dem nicht eingestülpften Teil der Keimblase. Dieselben haben sich entweder unmittelbar aneinandergelegt oder werden noch durch einen mehr oder minder großen Zwischenraum, einen Rest von der Keimblasenhöhle oder dem Blastocöl getrennt. Die beiden Epithellager der Darmlarve heißen in der Entwicklungsgeschichte die primären Keimblätter und werden ihrer Lage nach als äußeres (*ak*) und inneres (*ik*) unterschieden (Ekto- blast oder Hautsinnesblatt, Entoblast oder Darmdrüsenblatt). Sie sind außerordentlich bedeutungsvolle Gebilde, gewissermaßen die beiden embryonalen Primitivorgane des tierischen Körpers. Denn eine der Hauptaufgaben der Embryologie besteht darin, nachzuweisen, von welchem der beiden Blätter und in welcher Weise die einzelnen Organe und Gewebe aus ihnen ihren Ursprung nehmen.

Veränderungen an den beiden primären Keimblättern können durch drei in ihrem Wesen verschiedene Prozesse hervorgerufen werden: 1. durch Vermehrung der Elementarteile, also durch Wachstumsvorgänge innerhalb der Epithelmembran; 2. durch Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband, und 3. durch verschiedenartige Differenzierung der einzelnen Zellen infolge von Arbeitsteilung.

#### 1. Ungleiches Wachstum einer Epithelmembran.

Fassen wir zunächst den Prozeß des Wachstums einer Epithelmembran näher in das Auge. Wenn ihre einzelnen Elementarteile sich gleichmäßig durch Teilung vermehren, so wird entweder eine Verdickung der Membran oder eine Größenzunahme in der Fläche oder beides die Folge davon sein. Das erste tritt ein, wenn die Teilungsebenen der

Zellen der Oberfläche der Membran gleich gerichtet sind, das zweite, wenn sie vertikal zu ihr stehen, das dritte, wenn die Teilungen in immer abwechselnder Richtung erfolgen. Bei der Größenzunahme in der Fläche werden die ursprünglich vorhandenen Zellen durch das Einziehen neuer Tochterzellen gleichmäßig auseinandergedrängt, da sie ja weich und dehnbar und nur durch eine weiche Kittsubstanz verbunden sind. Nehmen wir nun an, daß ein solches Wachstum bei der Keimblase während ihrer weiteren Entwicklung allein stattfände, so könnte nichts anderes entstehen, als eine nur immer größer und dicker werdende Hohlkugel von Zellen oder eine sich vergrößernde Blastula.

Neue Formen können nur durch ungleichartiges Wachstum in das Leben gerufen werden. Wenn in der Mitte einer Epithelmembran eine Zellengruppe allein sich zu wiederholten Malen in kurzer Zeit durch vertikale Ebenen teilt, so wird sie plötzlich eine viel größere Oberfläche für sich in Anspruch nehmen müssen und wird infolgedessen einen energischen Wachstumsdruck auf die Zellen der Umgebung ausüben und sie auseinander zu drängen versuchen. In diesem Fall aber wird ein Auseinanderweichen der benachbarten Zellen wie beim langsamen und gleichmäßig verteilten interstitiellen Wachstum nicht möglich sein; denn es wird die sich passiv verhaltende Umgebung gleichsam einen festen Rahmen, wie sich His ausgedrückt hat, um den sich dehnenen Teil bilden, der infolge beschleunigten Wachstums eine größere Oberfläche für sich beansprucht.

Die in Wucherung begriffene Strecke der Epithelmembran muß sich mithin in anderer Weise Platz schaffen und ihre Oberfläche dadurch vergrößern, daß sie aus dem Niveau des passiven Teils nach der einen oder der anderen Richtung heraustritt und einen Fortsatz oder eine Falte hervorruft. Beide werden sich noch weiter vergrößern und über das ursprüngliche Niveau erheben, wenn die lebhafteren Zellteilungen in ihnen andauern. Auf solche Weise ist aus der ursprünglich gleichartigen Epithelmembran durch ungleiches Wachstum ein neuer, für sich unterscheidbarer Teil oder ein besonderes Organ entstanden.

An den Epithelmembranen, die zur Begrenzung eines Körpers dienen, wie bei der Keimblase und bei der Gastrula, kann man zwei verschiedene Flächen unterscheiden, eine an die umgebenden Medien angrenzende oder freie Fläche und eine von ihnen abgewandte oder basale. Bei der Keimblase ist die basale Fläche nach der Keimblasenhöhle (Blastocöl), bei der Gastrula entweder nach dem Zwischenraum gerichtet, der die beiden Keimblätter noch trennt, oder, wenn ein solcher ganz geschwunden ist, nach der basalen Fläche des angrenzenden Blattes.

Es liegt nun auf der Hand, daß die Falten und Fortsätze sich in einer doppelten Weise bilden können. Entweder erheben sie sich über die freie Fläche der Membran und entwickeln sich in die den Körper begrenzenden Medien hinein, oder sie treten an der Basalfläche hervor in die zwischen der Epithelbegrenzung des Körpers gelegenen Zwischenräume. Im ersten Fall spricht man von einer Ausstülpung, im zweiten Fall von einer Einstülpung oder Einfaltung (Invagination) der Membran. Durch Einstülpung nimmt z. B. die Becherlarve aus der Keimblase ihren Ursprung.

Ausstülpungen und Einstülpungen, welche an der Epithelmembran der Keimblase in mannigfacher Weise variiert nacheinander auftreten, sind die einfachen Mittel, mit welchen die Natur die verschiedenen Tier-



typen mit ihren zahlreichen Organen in das Leben gerufen hat. Am deutlichsten läßt sich dies beim Studium der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Tiere erkennen. Doch zeigt auch die anatomische Zergliederung vieler ausgebildeter Tiere, namentlich der Coelenteraten und Würmer, daß ihr Körper schließlich nichts anderes ist als ein System ineinander geschachtelter Epithellamellen, die in ihren einzelnen Abschnitten eine ungleiche histologische Differenzierung erfahren haben.

Um von diesen wichtigen Vorgängen eine klarere Vorstellung zu gewinnen, sollen einige Beispiele das theoretisch Entwickelte weiter veranschaulichen und zugleich eine Grundlage für spätere histogenetische Betrachtungen schaffen.

Der Körper der Coelenteraten läßt sich im allgemeinen auf zwei Epithellamellen, Ektoderm und Endoderm, die aus den primären Keimblättern hervorgegangen sind, und auf die Grundform eines Bechers zurückführen. Hiervon läßt sich leicht einerseits die typische Form der Hydroidpolypen und andererseits der Korallenpolypen ableiten. Beim Hydroidpolypen entstehen in einiger Entfernung und im Umkreis der Mundöffnung zahlreiche schlauchförmige Ausstülpungen, die Tentakeln, Organe zum Einfangen der Nahrung. Für Aktinien und Anthozoen (Fig. 489) ist charakteristisch, daß das Darmdrüsenblatt zahlreiche Falten bildet, die Septen, durch welche der Urdarm in einen zentralen Hohlraum und viele mit ihm seitlich zusammenhängende Taschen oder Kammern gegliedert wird, deren Zahl sich zuweilen auf mehr als 1000 belaufen kann.

Eine große Anzahl von Tierklassen, einzelne Abteilungen der Würmer, ferner die Brachiopoden, die Echinodermen, die Wirbeltiere und wohl noch andere, lassen sich auf eine Grundform zurückführen, die man als Cölomlarve bezeichnen kann (Fig. 490 I, B, Fig. 491 und 492). Sie ist aus der Becherlarve in der Weise entstanden, daß durch Faltungen des Darmdrüsenblattes der Urdarm in drei Räume zerlegt worden ist, in einen mittleren Raum, den sekundären Darmkanal, und in die beiden ihm seitlich umgebenden Leibessäcke (Fig. 490 I, B<sub>h</sub> und Fig. 491, 492 *h*). Bei allen Tieren, bei denen dies geschieht, wird gleich in den Anfangsstadien der Entwicklung die Zahl der beiden primitiven Epithelblätter um ein drittes vermehrt, das von ihnen als mittleres Keimblatt (Mesoderm) zu unterscheiden ist und sich zwischen sie trennend hinein-



Fig. 489. Querschnitt einer Aktinie (*Adamsia diaphana*) unterhalb des Schlundrohrs. Nach HERTWIG. *AB* Richtungsfächer, zugleich Enden der Sagittalachse, welche die eine Symmetrieebene des Körpers bezeichnet, während die zweite dazu senkrecht steht. I–IV Cyklen der Septenpaare I, IV, Ordnung; *A* Binnentach I, Ordnung; *Z* Zwischenfach I, Ordnung, in welchem neu angelegt sind Septenpaare und Binnentächer II., III., IV. Ordnung (*g*, *g'*, *g''*).

schiebt. Auf Grund dessen kann man die Tiere in zwei- und dreiblättrige Formen einteilen, von denen die einen im allgemeinen einfacher, die anderen komplizierter gebaut sind.

Die drei Keimblätter dienen zur Begrenzung von drei verschiedenen Oberflächen. Das äußere Keimblatt begrenzt die Hautoberfläche des Körpers, das sekundäre innere Keimblatt den durch Einstülpung entstandenen Hohlraum, verdauenden Hohlraum und das mittlere Keimblatt die durch weitere Einfaltungen vom Urdarm nachträglich abgesonderten Leibeshöhle.

Wie die Grundformen der tierischen Organisation (Becher- und Cölomlarve) durch Aus- und Einstülpungen einer primären Epithelmembran entstanden sind, so lassen sich weiter auch fast alle einzelnen Organe durch den

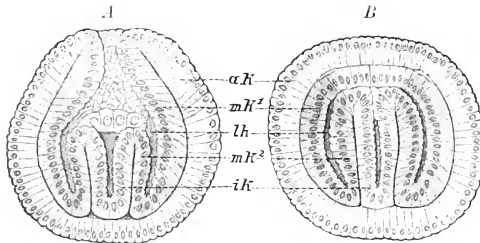


Fig. 490 *A* und *B*. Bildung des mittleren Keimblattes und des Cöloms von *Sagitta*. Nach HERTWIG. *A* vom Grunde der Gastrula erheben sich zwei Falten, welche den Urdarm in den bleibenden Darm und die Cölomdivertikel abteilen. *B* Die Sonderung durch Vordringen der Falten fast beendet. *aK* Äußeres, *mK* mittleres, *iK* inneres Keimblatt; *mK*<sup>1</sup> Hautfaserblatt; *mK*<sup>2</sup> Darmfaserblatt; *lh* Leibeshöhle.

gleichen Prozeß von den grundlegenden zwei bzw. drei Keimblättern abteilen: die zahlreichen Drüsen, viele Sinnesorgane, das Zentralnervensystem usw.

Bei der Entstehung von Drüsen (Fig. 493) wuchert ein kleiner, umschriebener Bezirk der Epithelmembran des äußeren, inneren oder mittleren Keimblattes und stülpt sich als ein Hohlzylinder in das unterliegende Gewebe hinein. Hierbei geht er entweder in die tubulöse

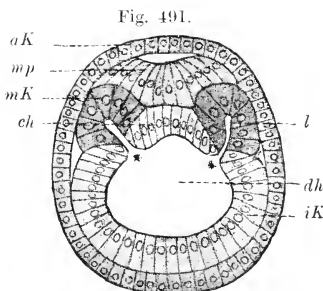


Fig. 491. Querschnitt durch einen Amphioxusembryo, an welchem die Epithel lamelle des Urdarms sich sondert in das Epithel des bleibenden Darms und das Epithel des mittleren Keimblattes (Cölomsack). Nach HATSCHKE.

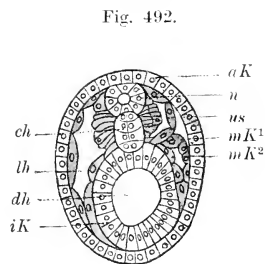


Fig. 492. Querschnitt durch einen älteren Amphioxusembryo, an dem sich bleibender Darm und mittleres Keimblatt ganz voneinander getrennt haben. Nach HATSCHKE. *aK* Äußeres, *iK* inneres, *mK* mittleres Keimblatt; *mp* Medullarplatte; *ch* Chorda; *dh* Darmhöhle; *lh* Leibeshöhle; *n* Nervenrohr; *us* Ursegment.

oder in die alveoläre Drüsenform über. Besitzt der Drüsen-  
schlauch vom Ursprung bis zum blinden Ende nahezu gleichmäßige  
Dimensionen (Fig. 493, 1), so erhalten wir die einfache tubulöse oder  
röhrenförmige Drüse (die Schweißdrüsen der Haut, LIEBERKÜHNsche  
Drüsen des Darm). Von ihr unterscheidet sich die alveoläre Drüsenform  
dadurch, daß der einge-  
stülpte Schlauch nicht gleich-  
mäßig weiter wächst, son-  
dern sich an seinem Ende  
etwas ausbreitet (Fig. 493, 5),  
während der Anfangsteil eng  
und röhrenförmig bleibt und  
als Ausführungsgang dient.

Aus dem einfachen Drüsen-  
schlauch bilden sich zu-  
sammengesetztere For-  
men, wenn an ihm sich der-  
selbe Prozeß, welchem er seine  
Entstehung verdankt, wieder-  
holt, wenn an einer kleinen  
Stelle abermals ein lebhaftes  
Wachstum stattfindet und  
eine Partie sich wieder als  
Seitenschlauch vom Haupt-  
schlauch abzusetzen beginnt.

Durch vielfache Wiederholung solener Ausstülpungen kann die ur-  
sprüngliche einfache Drüsenröhre die Gestalt eines vielverzweigten  
Baumes (Fig. 493, 2 und 6) gewinnen, an welchem wir den zuerst ge-  
bildeten Teil als Stamm und die durch Sprossung an ihm hervor

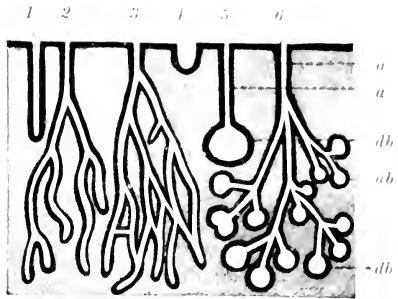


Fig. 493. Schema der Drüsenbildung. Nach  
HERTWIG. 1 Einfache tubulöse Drüse; 2 ver-  
zweigte tubulöse Drüse; 3 verzweigte tubulöse  
Drüse mit netzförmiger Verbindung; 4 und 5 ein-  
fache alveoläre Drüse; a Ausführungsgang; ab Drüsen-  
bläschen; 6 verzweigte alveoläre Drüse.

Fig. 494.

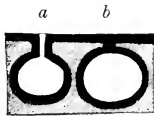


Fig. 494. Schema der Bildung des Hörbläschens.  
a Hörgrübchen; b Hörbläschen das durch Abschmürung  
entstanden ist und mit dem äußeren Keimblatt noch  
durch einen soliden Epithelstil zusammenhängt.

Fig. 495.

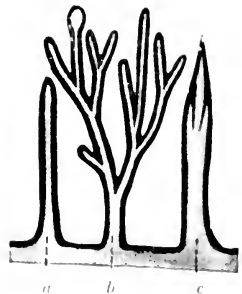


Fig. 495. Schema der Papillen- und Zottenbildung.  
a Einfache Papille; b verästelte Papille oder Zotten-  
büschel; c einfache Papille, deren Bindegewebsgrund-  
stock in drei Spitzen ausläuft.

gewachsenen Teile je nach ihrem Alter und der dem Alter entsprechen-  
den Stärke als Haupt- und Nebenzweige erster, zweiter und dritter  
Ordnung unterscheiden.

Wieder andere Formen nimmt der sich einstülpende Teil einer  
ursprünglich glatt ausgebreiteten Epithelmembran bei der Bildung von  
Sinnesorganen und vom Zentralnervensystem an. Beim Gehörorgan

z. B. (Fig. 494) entwickelt sich der die Nervenendigung tragende Teil oder das häutige Labyrinth aus einer kleinen Strecke der Körperoberfläche, die sich zu einem Hörgrübchen (*a*) einsenkt. Indem seine Ränder hierauf einander entgegenwachsen, bildet sich das Grübchen mehr und mehr in ein Säckchen (*b*) um; und dieses liefert schließlich durch ungleiches Wachstum einzelner Abschnitte, durch Einschnürungen und verschiedenen geförmt Ausstülpungen ein so außerordentlich kompliziertes Organ, daß es den Namen des häutigen „Labyrinths“ mit Fug und Recht erhalten hat. — Gehirn und Rückenmark entwickeln sich aus einem verdickten Streifen des äußeren Keimblatts, aus der Medullarplatte. Die Medullarplatte faltet sich zu einer Rinne ein und schließt sich darauf zum Nervenrohr, indem die zur Begrenzung der Rinne dienenden Falten sich mit ihren Rändern zusammenlegen und verwachsen.

Neben der Einstülpung spielt bei der Formgebung des tierischen Körpers die zweite Art der Faltenbildung, die auf einem Ausstülpungsprozeß beruht, eine nicht minder wichtige Rolle und bedingt nach außen hervortretende Fortsätze der Körperoberfläche, welche ebenfalls verschiedene Formen annehmen können (Fig. 495).

Durch Wucherung eines kleinen, kreisförmigen Bezirks einer Zellmembran entstehen zapfenförmige Erhebungen, wie auf der Zungenschleimhaut die Papillen (*c*) oder im Dünndarm die feinen Zotten (*a*), welche, sehr dicht aneinander gelagert, eine sammtartige Beschaffenheit der Oberfläche der Darmschleimhaut verleihen. Wie die tubulösen Drüenschläuche sich reichlich verästeln können, so entwickelt sich hier und da auch aus den einfachen Zotten Zottenbüschel (*b*), indem lokale Wucherungen das Hervorsprossen von Seitenästen zweiter, dritter und vierter Ordnung veranlassen. Beispiele liefern die äußeren Kiemenbüschel verschiedener Fisch- und Amphibienlarven, welche in der Halsgegend frei in das Wasser hineinragen, oder die durch noch reichere Verzweigung ausgezeichneten Chorionzotten der Säugetiere.

Wenn die Wucherung in der Epithelmembran längs einer Linie erfolgt, bilden sich mit dem freien Rand nach außen gerichtete Kämme oder Falten, wie am Dünndarm die KERKRINGSchen Falten oder an den Kiemenbögen der Fische die Kiemenblättchen.

## 2. Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband.

Ein zweiter wichtiger Prozeß, welcher in hohem Grade dazu beiträgt, die tierische Organisation immer komplizierter zu gestalten, ist das Ausscheiden von Zellen und Zellaggregaten aus dem epithelialen Verband. Die ausgeschiedenen Teile kommen in die Zwischenräume zu liegen, welche bei den Faltungsprozessen zwischen den basalen Flächen der drei Keimblätter übrig bleiben und Reste der ursprünglichen Keimblasenhöhle (des Blastocöls) sind.

Durch Ausscheiden einzelner Zellen wird eine Gewebsform gebildet, welche zum Epithel in einem scharf ausgesprochenen, histologischen Gegensatz steht und als Mesenchymgewebe von OSCAR und RICHARD HERTWIG bezeichnet worden ist. Bei niederen Tieren wird von den Keimblättern in den zwischen ihnen gelegenen Raum zuerst eine gallertartige Grundsubstanz ausgeschieden (Fig. 496 A, sc). In sie

wandern dann aus dem Epithel einzelne Zellen ein, indem sie amoiboide Fortsätze ausstrecken (Fig. 496 *B, ms*).

Je nach den einzelnen Tierklassen scheinen die Mesenchymkerne entweder von äußeren oder vom inneren oder vom mittleren Keimblatt abzustammen. Bei den Wirbeltieren ist das letztere der Fall. Die Gallerte wächst durch Vermehrung der in sie eingewanderten Elemente von einer bestimmten Zeit an ganz unabhängig vom Epithel für sich weiter, dringt in alle Lücken hinein, welche bei den Ein- und Ausstülpungen der Keimblätter hervorgerufen werden, und gibt so ein verbindendes und stützendes Gerüst ab, welchem die Epithelschichten aufgelagert sind. Dabei wird das Mesenchymgewebe in der Tierreihe der Sitz mannigfacher höherer Differenzierungsprozesse. Denn es kann sich das ursprüngliche Gallertgewebe in faseriges Bindegewebe, in Knorpel- und Knochengewebe usw. umwandeln.

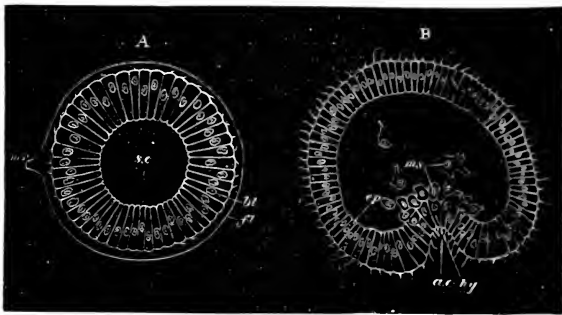


Fig. 496. Zwei Entwicklungsstadien von *Holothuria tubulosa* im optischen Querschnitt. Nach SELENKA. *A* Keimblase am Ende der Furchung. *B* Gastrulastadium. *mr* Mikropyle; *H* Chorion; *s.c* Furchungshöhle, in welche frühzeitig Gallerte als Gallertkern abgeschieden wird; *bl* Keimblatt (*B* Blastoderm); *op* äußeres, *hy* inneres Keimblatt; *ms* vom inneren Keimblatt abstammende, amoiboide Zellen; *ac* Urdarm.

Aber auch größere Zellkomplexe können während der Entwicklung aus ihrem epithelialen Mutterboden ausscheiden und ringsum von Mesenchymgewebe eingeschlossen werden. Es ist dies bei allen denjenigen Organen der Fall, welche sich zwar durch Einstülpung aus dem Epithel entwickeln, in ihrer Funktion aber nicht auf einen bleibenden Zusammenhang mit der freien Epitheloberfläche angewiesen sind, wie es z. B. bei den absondernden Drüsen notwendig ist. So löst sich meist das Hörbläschen von seinem Mutterboden ab und nimmt, ringsum von Mesenchymgewebe umschlossen, eine geschütztere Lage in der Tiefe des Körpers ein, da Schallwellen auch durch das zwischenliegende Gewebe zu den akustischen Endapparaten fortgepflanzt werden. In derselben Weise trennt sich das Nervenrohr vom äußeren Keimblatt, lösen sich Nerven, quergestreiftes Muskelgewebe, folliculäre Drüsen und manche andere Organe von ihren Ursprungsbezirken in den grundlegenden Epithelmembranen ab und umgeben sich allseitig mit Mesenchymgewebe.

Bei den höheren Tieren füllen sich daher die Zwischenräume zwischen den Epithellamellen, welche einerseits

die Oberfläche des Körpers begrenzen, andererseits die großen Hohlräume in seinem Inneren, die Darm- und die Leibeshöhle, auskleiden, mit den verschiedenartigsten Differenzierungsprodukten an, mit Geweben und Organen, die von dieser oder jener Epithelschicht (von dem äußeren, inneren oder mittleren Keimblatt) entweder durch Auswanderung von Zellen oder durch Abschnürung eingefalteter Epithelbezirke entstanden sind.

### 3. Verschiedenartige Differenzierung der Zellen infolge von Arbeitsteilung.

Im Laufe der embryonalen Entwicklung sondern sich aus dem Zellenmaterial, welches der Teilungsprozeß geliefert hat, auf den oben angegebenen Wegen größere und kleinere Formkomplexe, die primären Organanlagen. Anfangs fehlt ihnen gewöhnlich noch ein ausgesprochener histologischer Charakter. Er tritt erst allmählich auf späteren Stadien des Entwicklungsprozesses hervor und gewöhnlich um so später, je komplizierter die Organisation der Tierarten ist und je längere Zeit sie zu ihrer Herstellung in Anspruch nimmt. Besonders spät macht sich daher die histologische Differenzierung in der Entwicklung der Wirbeltiere bemerkbar.

Erst durch die histologische Sonderung, von deren allgemeinen Erscheinungen schon im 17. Kapitel gehandelt wurde, erhalten die embryonalen Organanlagen die Struktur, an welcher sich ihre Bestimmung für eine besondere Funktion erkennen läßt. Sie werden also nicht als schon funktionierende und mit der Funktion sich vervollkommende Werkzeuge des Organismus angelegt, sondern als Teile, die nur im voraus für eine später einsetzende Funktion berechnet sind. Mit Recht bezeichnet man solche als Organanlagen. Um zu Organen von bestimmter Funktion zu werden, muß sich zur morphologischen noch die histologische Sonderung hinzugesellen, die einem vorgerückten Stadium der Ontogenese in der Regel angehört.

Das Problem, welches darin liegt, daß Organe ohne Funktion und ohne funktionelle Struktur embryonal angelegt werden, wurde schon im 28. Kapitel berührt und mit dem Problem der Vererbung, auf welches hiermit verwiesen wird, in Zusammenhang gebracht.

## Kurze Zusammenfassung der wesentlichen Grundsätze der Biogenesistheorie.

Auf den vorausgegangenen Seiten der allgemeinen Biologie wurden viele Fragen berührt und bald kürzer, bald eingehender behandelt, um deren Beantwortung sich der Scharfsinn vieler Forscher schon seit langen Zeiten bemüht hat. Die Schwierigkeit ihrer Beantwortung läßt sich auf das deutlichste besonders daran erkennen, daß bis zur Gegenwart die Ansichten der bewährtesten Forscher oft sehr weit auseinandergehen. Noch machen sich unversöhnbare Gegensätze zwischen vielen der von ihnen aufgestellten Hypothesen und Theorien bemerkbar, die bestimmt sind, die Erscheinungen und Prozesse der Entwicklung unserem Verständnis näher zu bringen.

So interessant nun auch am Ende des zurückgelegten Weges eine historisch-kritische Behandlung der wichtigsten Fragen noch sein würde, so verzichten wir doch auf die Stellung der Biogenesistheorie zu anderen Entwicklungstheorien der Vergangenheit und Gegenwart noch einmal im Zusammenhang einzugehen. Den Leser, welcher sich hierfür interessiert, verweisen wir auf die kurze geschichtliche Darstellung, welche in der vierten Auflage dieses Buches (S. 734—755) gegeben worden ist. In den neuen Auflagen haben wir diesen Abschnitt weggelassen, um die wichtigsten neueren Errungenschaften auf einzelnen Gebieten der Biologie berücksichtigen zu können, ohne den Umfang des Lehrbuches dadurch weiter zu steigern.

Noch genauere Auskunft von der historischen Entwicklung einzelner Fragen und Entdeckungen geben die Dokumente zur Geschichte der Zeugungslehre von OSCAR HERTWIG, besonders aber sein 1916 herausgegebenes und heute bereits in dritter Auflage (1922) erschienenes Werk: „Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung.“

In diesem Buche hat sich O. HERTWIG bei verschiedenen Gelegenheiten mit der Geschichte der Biologie und ihren wichtigsten Theorien beschäftigt, so im I. und II. Kapitel mit der Geschichte der alten Zeugungstheorien der Präformation, der Panspermie und der Epigenesis, sowie mit der Stellung der Biologie zur vitalistischen und mechanistischen Lehre vom Leben; endlich im XII. bis XV. Kapitel hat er historisch und kritisch die berühmtesten Vererbungstheorien, die Hypothese der Pangenesis von DARWIN und des Keimplasmas von WEISMANN, ferner den Lamarckismus und Darwinismus, die Intraselektion oder den Kampf der Teile im Organismus ausführlich besprochen.

Dagegen wollen wir zum Schluß noch kurz sowohl auf die hauptsächlichsten Grundlagen der Theorie der Biogenesis eingehen, als auch eine knappe Zusammenfassung ihrer Hauptgesichtspunkte geben.

### I. Die Grundlagen der Biogenese.

Die Biogenesistheorie geht vom Boden des allgemeinen Kausalgesetzes aus. Sie nimmt daher auch, abgesehen von den zahlreichen Tatsachen, die sich zu einem empirischen Beweismaterial zusammenstellen lassen, den Grundsatz an, daß, ebenso wie die unorganischen Körper durch äußere Faktoren fortwährend verändert werden, auch die Organismen sich dem umgestaltenden Einfluß der Außenwelt nicht entziehen können.

Die erste Grundlage der Biogenesistheorie ist daher der Lamarckismus, oder wie sich NÄGELI ausdrückt, die „Theorie der bestimmten und direkten Bewirkung“.

Nach dem Kausalgesetz müssen ferner auch die Teile innerhalb eines Organismus sich gegenseitig bestimmen und einen umändernden Einfluß aufeinander ausüben, was sich außer philosophischen Gründen ebenfalls wieder durch ein reichliches Beobachtungsmaterial erhärten läßt. Es ist daher konsequent, anzunehmen, daß Veränderungen, die der Organismus als Ganzes unter dem Einfluß der Außenwelt erfährt, auch indirekt Veränderungen in den das Ganze aufbauenden Teilen, zu denen selbstverständlicherweise auch die Zellen und unter ihnen die Keimzellen gehören, nach dem Kausalgesetz hervorrufen.

Eine zweite Grundlage der Biogenesistheorie ist mithin die Lehre von der Vererbung oder der Übertragbarkeit erworbener Anlagen durch die Keimzellen auf die Nachkommen.

Die Entwicklung der Organismenwelt besteht daher aus kontinuierlichen, bestimmt gerichteten Prozessen, welche sich aus den Einwirkungen der Außenwelt (äußeren Ursachen) auf kompliziert beschaffene, organische Substrate (innere Ursachen, Anlagen) ergeben. Folglich nimmt die Biogenesistheorie die Lehre von der Kontinuität des Entwicklungsprozesses und das Prinzip der Progression, d. h.: einer in bestimmter Richtung und mit einer gewissen Stetigkeit fortschreitenden Entwicklung, an. Hierbei kann die fortschreitende Entwicklung sich sowohl in Vervollkommnung, was im allgemeinen die Regel ist, als auch in einer Rückbildung von Organen und Organismen, was mehr die Ausnahme darstellt, in dem einzelnen Falle äußern.

Auf diesen drei Grundlagen, in Verbindung mit den Vorstellungen, zu welchen uns die allgemeine Anatomie und Physiologie der Zelle in neuerer Zeit geführt hat, ist die Theorie der Biogenese entstanden, teils an die Lehren anderer Forscher anknüpfend, teils vielfach auch mit solchen in Widerspruch tretend und eigene Bahnen einschlagend.

### II. Zusammenfassung der Hauptgesichtspunkte der Theorie der Biogenese.

Die Zelle mit ihren Eigenschaften ist das elementare Lebewesen, sie ist als Träger des Idioplasmas die von SPENCER gesuchte „physiologische Einheit“; sie bringt durch ihre Vergesellschaftung die verschiedenen Arten der Pflanzen und Tiere hervor.

Da alle Organismen während ihrer Entwicklung einmal den einzelligen Zustand durchlaufen, so sind in diesem alle konstanten oder wesentlichen Merkmale, durch welche sich Art von Art unterscheidet, in ihrer einfachsten Form enthalten oder gewissermaßen auf ihren einfachsten Ausdruck gebracht. Es gibt daher überhaupt so viele voneinander grundverschiedene Arten von Zellen, als es verschiedene Arten von Pflanzen und Tieren gibt.



Worin die wesentlichen Merkmale bestehen, durch welche sich die Zellen als Repräsentanten der verschiedenen Arten voneinander unterscheiden, ist unserer direkten Wahrnehmung verborgen; nur aus logischen Gründen müssen wir annehmen, 1. daß die Zellen eine feinere, unser Erkenntnisvermögen übersteigende, micellare-Organisation besitzen, vermöge welcher sie Träger der Arteigenschaften sind und welche daher für jede Organismenart eine verschiedene sein muß; 2. daß das hochorganisierte Substrat, welches die „Art“ der Zelle bestimmt und von VOGELI als Idioplasm bezeichnet wird, nur einen kleinen Teil der gesamten Zellsubstanz ausmacht und nach unserer Theorie im Zellkern eingeschlossen ist.

Die Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Individuen einer Generationsreihe oder die Kontinuität in der Entwicklung wird dadurch gewahrt, daß ein jedes Individuum immer von einer Zelle mit denselben Arteigenschaften hervorgeht. Daher kann man die Substanz, welche Träger der Arteigenschaften ist und im Lebensprozeß durch das Mitglied der Zelle von einem Individuum auf das nächste überliefert wird, auch als die Erbmasse bezeichnen.

Hiermit kommen wir zum zweiten Teil der Biogenese, zur Frage, wie aus der Zelle und ihren unsichtbaren Arteigenschaften die zusammengesetzte Organismenart oder die Individualität höherer Ordnung mit ihren sichtbaren Arteigenschaften hervorgeht.

Die Theorie der Biogenese antwortet hierauf: durch die Vermehrung der Artzelle und den damit Hand in Hand gehenden Prozeß sozialer Vereinigung, Arbeitsteilung und Integration.

Eine physiologische Grundeigenschaft eines jeden Lebewesens ist das Vermögen, seine Art zu erhalten. Die Zelle, welche einem übergeordneten Organismus seinen Ursprung gibt, vermehrt sich durch erbgleiche Teilung in unzählige Generationen von Zellen, welche alle Träger der Arteigenschaften oder der Erbmasse sind. Der so sich vermehrende, aus artgleich organisierten Einheiten zusammengesetzte Verband nimmt bei seinem Wachstum bestimmte Formen an, welche auf jeder Stufe des Wachstums der Ausdruck sind: 1. des Einflusses zahlloser äußerer Faktoren, noch mehr aber 2. der unendlich komplizierten Wirkungen, welche die immer zahlreicher werdenden elementaren Lebens-einheiten aufeinander ausüben.

Die einzelnen Zellen, obschon der Art nach gleich als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle, geraten infolge des Wachstumsprozesses unter ungleiche Bedingungen räumlich und zeitlich.

Einmal nehmen sie in ihrem Verband verschiedene Stellungen zueinander ein, durch welche ihre Beziehungen zueinander, zum Ganzen und zur Außenwelt bestimmt werden. Sie erhalten gewissermaßen ein ihre Wirkungsweise beeinflussendes Raumzeichen; sie werden räumlich determiniert. Die einen werden z. B. um den animalen, die anderen um den vegetativen Pol des Eies gruppiert; die einen kommen ins äußere, die anderen ins innere Keimblatt zu liegen, die einen erhalten eine Lage in der Umgebung des Urmundes (Nervenplatte, Chorda), die anderen in größerer Entfernung von diesem für die Organbildung wichtigen Orte. Somit geraten die artgleichen Zellen bei ihrem Zusammenwirken in verschiedene Zustände gemäß ihrer verschiedenen Position, welche sich auf jeder Stufe des Wachstums ändert.

Die Zellen werden aber außerdem noch dadurch, daß sie der Zeit nach unter räumliche Bedingungen geraten, welche für die einzelnen

Gruppen verschieden sind, determiniert; sie erhalten eine verschiedene Geschichte. Die Zellen unterscheiden sich auf späteren Stadien des Entwicklungsprozesses untereinander und von früheren Zellgenerationen auch dadurch, daß sie ein Stück „besonderer Entwicklungsgeschichte“ hinter sich haben, nämlich die früher durchlaufenen Zustände des Wachstumsprozesses, welche bei den einzelnen Gruppen in verschiedener Weise eingetreten sind. Zellen des äußeren Keimblattes haben andere Einwirkungen als Abkömmlinge des inneren Keimblattes erfahren. Indem in ihnen die früher durchlaufenen Zustände nachwirken, werden sie nicht nur durch die momentan gegebenen, sondern auch durch die zeitlich vorausgegangenen Beziehungen determiniert. In bezug hierauf sei an die schon früher hervorgehobene Analogie mit der Hirnsubstanz und dem Gedächtnis erinnert.

Nach der Theorie der Biogenese wird also die Erbmasse auf unzählige Lebenseinheiten gleichmäßig verteilt und nach Regeln, die man als das Gesetz ihrer Entwicklung bezeichnen kann, unter zahlreiche verschiedene Bedingungen räumlich und zeitlich gebracht, so daß sie bei dem Zusammenwirken der Zellen sich in verschiedenen Zuständen befindet und vermöge dessen auf äußere und innere Reize in der ihrem jeweiligen Zustand entsprechenden Weise reagiert (vergl. S. 741).

In diesem Prozeß werden die Anlagen, welche die Erbmasse einer Artzelle ausmachen, allmählich offenbar, und zwar offenbaren sie sich einmal darin, daß die Zellen die jeder Stufe entsprechende Anordnung annehmen, und daß sie auf jeder Stufe eine immer bestimmter werdende Funktion und eine ihr entsprechende, immer ausgeprägter werdende Struktur gewinnen. Es werden durch die Bedingungen, unter welche die Zellen mit ihrer Erbmasse in der Zeitfolge und in ihrer räumlichen Verteilung geraten sind, mit einem Worte durch ihre Spezialentwicklungsgeschichten, die entsprechenden, in ihrem Erbteil enthaltenen Anlagen geweckt, während andere infolge der fehlenden Entwicklungsmöglichkeiten unausgebildet bleiben.

Innerhalb der Generationsreihen der Personen oder zwischen den einzelnen Ontogenien wird die Kontinuität der Entwicklung dadurch gewahrt, daß aus dem Verband der Artzellen einzelne sich ablösen und wieder den Ausgangspunkt für neue Entwicklungsprozesse abgeben.

Bei niederen Pflanzen und Tieren können alle Zellen des Verbandes diesem Zwecke dienen, bei höheren Organismen dagegen wird die Wahrung der Kontinuität des Entwicklungsprozesses immer mehr auf einzelne Zellgruppen und Zellen und schließlich allein auf die Geschlechtsprodukte beschränkt und auch bei diesen sogar nur auf eine bestimmte Periode ihres Lebens, welche wir als ihre oft rasch vorübergehende Reifezeit bezeichnen.

Die Erscheinung erklärt sich daraus, daß im Verband die meisten Zellen sich nicht in dem Zustand befinden, sich getrennt vom Ganzen erhalten zu können, so daß sie nach ihrer Abtrennung entweder unmittelbar oder bald wegen nicht entsprechender Existenzbedingungen zugrunde gehen.

Und so sehen wir gerade an dem Fall der Geschlechtsreife in sehr einleuchtender Weise, daß die Zellen, um die Kontinuität der Entwicklung zu erhalten, nicht nur Erbmasse besitzen müssen, sondern daß auch noch eine Reihe anderweiter Bedingungen, wie bei allen Naturprozessen, dazu unbedingt notwendig ist.

## Literatur zum II. Hauptteil. Kapitel XIV—XXX.

### Literatur Kap. XIV.

- Braun, Alexander**, Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Species. Abhandl. d. Berl. Akad. 1853.
- Carus, Victor**, System der tierischen Morphologie. 1853. II. Buch, 6. Kap.
- Fick, Rud.**, Über die Vererbungssubstanz. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1907.
- Hatschek, B.**, Lehrbuch der Zoologie, 8. 224. 1888.
- Hemeguy**, La notion de l'individualité en biologie. 1911.
- Hertwig, Richard**, Lehrbuch der Zoologie, 1922. 13. Aufl.
- Huxley, Th.**, Upon animal individuality. Proceed. of the royal institution, N. S. Vol. 1. S. 184. 1855.
- Leuckart**, Über den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinungen der Arbeitsteilung in der Natur.
- Nägeli**, Die Individualität in der Natur. Monatshefte d. wiss. Vereins in Zürich. 1856.  
Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.
- Spencer, Herbert**, Prinzipien der Biologie. Bd. 1. S. 219. VI. Kap. Individualität. 1876.

### Literatur Kap. XV.

- Aberhalden, Emil**, Der Artenbegriff und die Artenkonstanz auf biologisch-chemischer Grundlage. Naturw. Rundschau, 19. Jahrg. Straßburg 1879.
- de Bary**, Über die Erscheinung der Symbiose. Straßburg 1879.
- Baur, Erwin**, Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 27. 1910. — Pfropfbastarde. Biolog. Centralbl. Bd. 30. 1910. Nr. 15. — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1911. Kap. XIII.
- Beresowsky**, Über die histologischen Vorgänge bei der Transplantation von Hautstücken auf Tiere einer anderen Species. Ziegl. Beitr. zur pathol. Anat. u. zum allgem. Pathol. Jena 1893.
- Bert, G.**, Recherches expérimentales pour servir à l'histoire de la vitalité propre de tissus animaux. Ann. des sc. sér. V. Zoologie, T. 5. 1886.
- Born, G.**, Über Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. Verh. d. Anat. Ges. in Basel, 1895. — Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur, Med. Sektion. 1894. — Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 4. 1897.
- Brandt**, Über das Zusammenleben von Tieren und Algen. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin 1881. — Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei den Tieren. Mittel. aus der zool. Stat. zu Neapel. Bd. 1. 1883. (Dasselbst auch ausführl. Literaturber.)
- Braus, H.**, Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verh. d. Anat. Ges. 1901. S. 53—66. — Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz. Bd. 26. 1905. S. 433—479.
- Buder, J.**, Studien an *Laburnum Adami*. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 5. 1911.
- Crampton, H. E.**, An experimental study upon Lepidoptera. Arch. f. Entw. Mech. Vol. 9. 1900.
- Davenport, C. B.**, The transplantation of ovaries in chickens. The Journ. of Morph. Vol. 22. 1911.

- Dürken**, Das Verhalten transplantierte Beinknospen von *Rana fusca* und die Vertretbarkeit der Quelle des formativen Reizes. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 115, 1918.
- Friedenthal, Hans**, Über einen experimentellen Nachweis von Blutsverwandtschaft. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt. Jahrg. 1900 n. 1905.
- v. Gärtner**, Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. 1849.
- Geddes, P.**, On the nature and functions of the yellow cells of the Radiolarians and Coelenterates. Proc. of Roy. Soc. of Edinburgh. 1882.
- Geza Entz**, Über die Natur der „Chlorophyllkörperchen“ niederer Tiere. Biolog. Centralbl. Bd. 1 u. 2, 1882, 1883.
- Gräper, L.**, Extremitätentransplantationen an Anuren. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 51, 1922.
- Graff**, Monographie der Turbellarien. Leipzig 1882.
- Guthrie, C. C.**, Further results of transplantation of ovaries in chickens. Journ. Exp. Zool. Vol. 5, 1908.
- Hamburger, Franz**, Arteigenheit und Assimilation. Leipzig 1903.
- Harms, W.**, Überpflanzung von Ovarien auf eine fremde Art. I. Versuche an Lumbriciden. II. Versuche an Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34, 1912; Bd. 35, 1913.
- Harrison, R. G.**, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63, 1904. — Experiments in transplanting limbs and their bearing upon problems of the development of nerves. Journ. of experim. Zool. Bd. 4, 1907.
- Hertwig, Oscar, und Hertwig, Richard**, Die Aktinien anatomisch und histologisch usw. untersucht. 1879. Die gelben Zellen im Körper der Aktinien. S. 39.
- Hertwig, Oscar**, Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Tierreiche. 1883. — Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese. 1894. S. 62. Die Erscheinungen der vegetativen Affinität.
- Joest**, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Morphologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5, 1897.
- Kopeč, Stefan**, Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33, 1911.
- Korschelt, E.**, Regeneration und Transplantation. Jena 1907. — Regeneration und Transplantation im Tierreich. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Stuttgart 1907.
- Landois**, Die Transfusion des Blutes. Leipzig 1875.
- Lexer, E.**, Die freien Transplantationen. Neue Deutsche Chirurgie. Bd. 26, 1919.
- Magnus, V.**, Transplantation of Ovaries etc. Norsk. Mag. for Laegevidenskab. Kristiania 1907.
- Meisenheimer, Joh.**, Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. 35, 1910.
- Meyns, R.**, Transplantationen embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren, nebst einem Nachtrag über Transplantationen geschlechtsreifer Froschhoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79, 1912.
- Michaelis, L., und Oppenheimer, C.**, Über Immunität gegen Eiweißkörper. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Physiol. Abt.) Supplbd. 1902.
- Morgan, Th. H.**, Regeneration. New York 1901. Ins Deutsche übertragen von M. Moszkowski. Leipzig 1907.
- Noll, Fr.**, Die Pfropfbastarde von Braunvaux. Sitzungsber. d. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. in Bonn. 1905.
- Nuttall**, Blood immunity and blood relationship. London 1904.
- Ollier, Leopold**, Recherches expérimentales sur la production artificielle des os au moyen de la transplantation du périoste etc. Journ. de la physiol. de l'homme et des animaux. J. II, 1859. — Recherches expérimentales sur les greffes osseuses. Ebdenda T. 3, 1860.
- Poulik**, Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Transfusion usw. Virch. Arch. Bd. 62.
- v. Recklinghausen**, Die Wiedererzeugung (Regeneration) und die Überpflanzung (Transplantation). Handb. d. allgem. Pathol. des Kreislaufes aus; Deutsche Chir. 1883.
- Schmitt, Adolf**, Über Osteoplastik in klinischer und experimenteller Beziehung. Arb. aus der chir. Klinik der Königl. Univ. Berlin.
- Schöne, G.**, Homoioplastik und Heteroplastik. Berlin. Springer 1912.
- Schultz, W.**, Verpflanzung der Eierstöcke auf fremde Species, Varietäten und Männchen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29, 1910. — Gleichlauf von Verpflanzung und Kreuzung bei Froschlurchen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 43, 1918.
- Schulze, W.**, Transplantation. Sammelreferat mit Literaturangaben. Klin. Wochenschr. Springer, 1922.

- Schwendener**, Untersuchungen über den Flechtenthalmus. — *Naturh. Beitr.* 200, 106. Bot. 1860; 1862, 1868.
- Spemann**, Über embryonale Transplantation. *Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte zu Stuttgart*, 1907. — Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo. I. VI. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 43, 1918.
- Stahl**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Heft 2. Leipzig 1877.
- Strasburger, E.**, Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. *Bej. d. Deutsch. Bot. Ges. Jahrg.* 1909, Bd. 27.
- Trembley**, Memoires pour servir a l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce. 1744.
- Uhlenhuth**, Die Transplantation des Amphibienauges. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 33, 1912. — Die synchrone Metamorphose transplantiertes Salamanderaugen. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 36, 1913.
- Vöchting, H.**, Über Transplantation am Pflanzenkörper, Unters. zu. Physiol. u. Pathol. (ausführl. Literaturverz.). Tübingen 1892.
- Wetzel, Georg**, Transplantationsversuche mit Hydra. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 15, 1895.
- Winkler, Hans**, Experimentelle Herstellung eines echten Pfropfbastards. *Bej. d. 80. Vers.-deutsch. Naturf. u. Ärzte in Köln.* — Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* Bd. 25, 1907. — Solanum tuberosum, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. *Ebenda*, Bd. 25a, 1908. — Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. *Zeitschr. f. Bot.* 1. Jahrg. Jena 1909. — Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen. *Ebenda*, 2. Jahrg. 1909. — Über Pfropfbastarde. *Ges. d. Naturf. u. Ärzte, Verh.* 1911. — Untersuchungen über Pfropfbastarde. I. Teil. Jena 1912.

## Literatur Kap. XVI.

### Pflanzen.

- Coulter**, Continuity of protoplasm. *Bot. Gaz.* Vol. 14, 1889.
- Gardiner**, On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells. *Arch. d. bot. Inst. in Würzburg*, Bd. 3, 1884. — The continuity of the protoplasm in plant tissue. *Nature*, Vol. 31, 1885.
- Hiek**, Protoplasmic continuity of the fucaeae. *Journ. of Bot.* Vol. 23.
- Hilhouse**, Einige Beobachtungen über den intercellularen Zusammenhang von Protoplasten. *Bot. Centralbl.* 1883, S. 89.
- Kienitz Gerloff**, Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebszellen in der Pflanze. *Bot. Ztg.* 1881.
- Klebs**, Über die neuen Forschungen betreffs der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen. *Bot. Ztg.* 1884, Nr. 29, S. 443.
- Klein**, Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 20, 1889.
- Kuhla, Fr.**, Die Plasmaverbindungen bei *Viscum album*. *Bot. Ztg.* Jahrg. 58, 1900.
- Meyer, Arthur**, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von *Volvox globator, aureus* und *tertius* mit Rücksicht auf die tierischen Zellen. *Bot. Ztg.* 1896. — Methoden zum Nachweis von Plasmaverbindungen. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 1897, S. 166.
- Moore**, Studies in vegetable biology. Observations on the continuity of protoplasm. *Journ. of the Linnean Soc.* Vol. 21, 1885, S. 595—621.
- Overton**, Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. *Bot. Centralbl.* 1889.
- Pfeffer, W.**, Über den Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. *Berichte d. Math.-physik. Klasse d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig* 1896.
- Strasburger, E.**, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 36, 1901.
- Tangl**, Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasma im Pflanzenreich. *Sitz. Ber. d. Math.-physik. Klasse d. Wiener Akad.* Bd. 90, Abt. 1.
- Wortmann**, Über die Beziehungen der Reizbewegungen wachsender Organe zu den normalen Wachstumserscheinungen. *Bot. Ztg.* 1889.

### Tiere.

- Barfurth**, Über Zellbrücken glatter Muskelfasern. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 38, 1891. — Zellücken und Zellbrücken im Uterusepithel nach der Geburt. *Verhandl. d. Anat. Ges.* Berlin, 1896, S. 23.
- Bizzozero**, Über den Bau geschichteter Plattenepithelien. *Moleshotts Untersuchungen* Bd. 11, 1872.

- Bohemann**, Interellularbrücken und Safräume der glatten Muskulatur. *Anat. Anz.* Bd. 10, 1894.
- Bonnet**, Schlußleisten und Epithelien. *Deutsche med. Wochenschr.* 1895.
- Carlner**, On intercellular bridges in columnar epithelium. *La Cellule*, T. 11, Fasc. 2, 1906.
- Flemming**, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. Leipzig 1882. — Über Interellularbrücken des Epithels und ihren Inhalt. *Anat. Hefte*, Bd. 6, 1895, Heft 1.
- Garten, S.**, Die Interellularbrücken der Epithelien und ihre Funktion. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* Physiol. Abt. 1895, Heft 5 u. 6, S. 401.
- Hammar**, Über einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleis. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 47, 1896.
- Heidenhain, Martin**, Plasma und Zelle. *Handb. d. Anat. des Menschen* von K. v. Bardeleben, Jena 1907.
- Klečki, Karl**, Experimentelle Untersuchungen über die Zellbrücken in der Darmmuskulatur der Raubtiere. *Diss.* Dorpat, 1891. (Ausführliche Literaturangaben.)
- Kolosow**, Über die Struktur des Pleuroperitoneal- und Gefäßepithels. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 42, 1893.
- Kultschitzky**, Über die Art der Verbindung der glatten Muskelfasern untereinander. *Biol. Centralbl.* Bd. 7, 1888, S. 572.
- Mitrophanow**, Über Interellularbrücken und Interellularlücken im Epithel. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 39, S. 302.
- Nicolas, A.**, *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. 8.
- Nüel et Cornil**, De l'endothélium de la chambre antérieure de l'œil, particulièrement de celui de la cornée. *Arch. de Biol.* T. 10.
- Paladino**, I ponti intercellulari tra l'uovo ovarico e le cellule follicolari. *Anat. Anz.* Bd. 5, 1890, S. 254.
- Plato, Julius**, Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 48, 1896.
- Ranvier**, De l'endothélium du péritoine et des modifications qu'il subit dans l'inflammation expérimentale. *Journ. de Micrographie*, T. 15, Ann. 1891, S. 171.
- Retzius**, Die Interellularbrücken des Eierstockeies und der Follikelzellen. *Verhandl. d. Anat. Ges.* 1889.
- Schuberg**, Über Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. *Sitz.-Ber. d. Würzburger Physiol.-med. Ges.* 1891. — Untersuchungen über Zellverbindungen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 74, 1903.

### Literatur Kap. XVII.

- Bronn**, Mo. phologische Studien über die Gestaltungsprozesse der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere. 1858. S. 161—409.
- de Bary**, *Botanische Zeitung*, 1879, S. 222.
- Haacke**, *Lehrbuch der Entwicklungsmechanik*, 1897.
- Haackel**, *Generelle Morphologie*, Bd. 2, 1866, S. 249.
- Herbst, Kurt**, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. *Biol. Centralbl.* Bd. 14 u. 15, 1894, 1895. Mit einem ausführlichen Literaturverzeichnis.
- Hermann**, *Handbuch der Physiologie*, Bd. 11, 1. S. 8—10; II, 2, S. 207.
- Hertwig, Oscar**, Die Tragweite der Zelltheorie. *Die Aula*, *Wochenbl. f. d. akad. Welt*, I. Jahrg. 1895, Heft 2 u. 3.
- Milne Edwards**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée etc.* T. 1, 1857. — *Introduction a la zoologie générale*, Paris 1851.
- Müller, Johannes**, *Handbuch der Physiologie des Menschen*, Bd. 2, Coblenz 1840.
- Rauber**, *Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle*, *Morph. Jahrb.* Bd. 8, 1883.
- Roux, Wilhelm**, *Der Kampf der Teile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmäßigkeitslehre*, Leipzig 1981.
- Sachs, Julius**, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, Vorlesung 34, 1882.
- Spencer, Herbert**, *Die Prinzipien der Biologie*, Bd. 1 u. 2, 1876, S. 166—182.
- Whitman**, The inadequacy of the cell theory of development. *Woods Holl. Biol. Lect.* 1893.

### Literatur Kap. XVIII.

(Außer den schon in den vorausgegangenen Kapiteln zitierten Schriften.)

- Arnold**, Über Teilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressive und regressive Metamorphose. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 30, 1887.

- Aschoff, L.**, Pathologische Anatomie. Bd. 1. Allgemeine patholog. Anatomie. Jena 1909.
- Bard, La** spécificité cellulaire et l'histogénèse chez l'embryon. *Arch. de Physiol.* 1. 7. sér. 3. S. 406. Paris 1886.
- Cohnheim**, Vorlesungen über allgemeine Pathologie. Bd. 1 u. 2. 2. Aufl. 1882.
- Eberth**, Die Sarkolyse. Nach gemeinsam mit Herrn Dr. Noetzel usw. Festschr. d. Fakultät z. 200jähr. Jubelfeier d. Universität Halle. Berlin 1891. Hirschwald.
- Flemming**, Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graafischer Follikel. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* 1885. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 29. 1887. — Beiträge zur Anat. und Physiologie des Bindegewebes. Ebenda. Bd. 12. 1876.
- Hansemann**, Studien über die Spezifität, den Atruisismus und die Anaplasie der Zellen. 1893.
- Hermann**, Über regressive Metamorphosen des Zellkernes. *Anat. Anz.* Bd. 3. 1888.
- Hertwig, Oscar**, und **Hertwig, Richard**, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
- Hertwig, Oscar**, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 36. 1890. S. 86—100. — Zeit- und Streitfragen. Heft 1. Präformation der Epigenese. Jena 1894.
- v. Kupffer**, Über Energiden und paraplastische Bildungen. Rektoratsrede. München 1896.
- Lukjanow**, Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zellen. 1891.
- Meyer, Seml**, Durchschneidungsversuche am Nervus glossopharyngeus. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 48. 1897.
- Müller, Johannes**, Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 2. VII. Buch von der Zeugung. 1840. S. 591—598.
- Noetzel**, Die Rückbildung der Gewebe im Schwanz der Froschlurve. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 45. 1895.
- Nussbaum**, Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 61. 1893. — Die mit der Entwicklung fortschreitende Differenzierung der Zellen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn. 1894.
- Orth, Joh.**, Über Metaplasie. XVI. internat. med. Kongreß in Budapest. 1909.
- Pflüger, Wilh.**, Das Epithel der Conjunctiva. Eine histologische Studie. *Zeitschr. f. Biol.* Bd. 34. 1897. — Zur pathologischen Anatomie des Zellkernes. *Virch. Arch.* Bd. 103. 1886.
- Pflüger**, Teleologische Mechanik. Bonn.
- Remak**, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. 1855.
- Ruge**, Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. *Morphol. Jahrb.* Bd. 15.
- Schridde, Herm.**, Die ortsfremden Epithelgewebe des Menschen. Jena 1909. Sammlung anat. u. physiol. Vorträge u. Aufsätze. Heft 6.
- Schwendener, S.**, Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wissenschaft. zu Berlin. 1884.
- Virchow**, Reizung und Reizbarkeit. *Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* Bd. 14. 1858. — *Virch. Arch.* Bd. 8. 1855. — Die Cellularpathologie. 3. Aufl. 1862. — Über Metaplasie. Vortrag auf usw. *Virch. Arch.* Bd. 97. 1884.
- Wasielewski**, Die Keimzone in den Genitalschläuchen von *Ascaris megalocephala*. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 41. 1893.
- Ziegler**, Lehrbuch der allgemeinen und speziellen pathologischen Anatomie. Jena. Gustav Fischer.

### Literatur Kap. XIX.

- v. Bardeleben, Karl**, Beiträge zur Anatomie der Wirbelsäule. Jena 1874.
- Born**, Über den Einfluß der Schwere auf das Froschei. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 24. 1885. — Über Druckversuche an Froscheiern. *Anat. Anz.* 1893. — Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahresber. d. Schles. Ges. f. Vaterl. Kultur. 1894.
- Boveri, Th.**, Über die Teilung zentrifugierter Eier von *Ascaris meg.* *Arch. f. Entw.-Mech.* 1910.
- Driesch, H.**, Entwicklungsmechanische Studien. IV. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 55. 1893. — Zur Verlagerung der Blastomeren des Echidnencies. *Anat. Anz.* Bd. 8. 1893.
- Goebel**, Einleitung in die experimentelle Biologie der Pflanzen. Fünftter Abschnitt: Polarität. Leipzig, Teubner, 1908.
- Haberlandt**, Die Sinnesorgane der Pflanzen. Leipzig 1904. — Über die Perzeption des geotropischen Reizes. *Berichte d. Deutsch. Bot. Ges.* Bd. 48. 1900. — Zur Statolithentheorie des Geotropismus. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 38. 1903.

- Hanstein, J.**, Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 2. 1860.
- Hegler**, Über den Einfluß von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. Sitzungsber. d. Sächs. Ges. d. Wiss. 1891, S. 638.
- Heider**, Über die Bedeutung der Furchung gepreßter Eier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.
- Hertwig, Oscar**, Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Jena, Fischers Verlag, 1884. — Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryos. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893. — Über einige am befruchteten Froschei durch Zentrifugalkraft hervorgerufene Mechanomorphosen. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. in Berlin. Math.-phys. Kl. 1897. — Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. 4. Über einige durch Zentrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1899. — Weitere Versuche über den Einfluß der Zentrifugalkraft auf die Entwicklung tierischer Eier. Ebenda. Bd. 63. 1904.
- Hogue, M. J.**, Über die Wirkung der Zentrifugalkraft auf die Eier von *Ascaris meg.* Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 29. 1910.
- Keller**, Biologische Studien. Biol. Centralbl. Bd. 17. 1897. Nr. 3.
- Kuy, L.**, Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 14. 1896.
- Lillie, Fr.**, Polarity and bilaterality of the annelid egg. Experiments with centrifugal force. Biological Bulletin. Vol. 16. 1909.
- v. Meyer, Hermann**, Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüsts. 1873. — Die Architektur der Spongiosa. Zehnter Beitrag zur Mechanik des menschlichen Knochengerüsts. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1867.
- Morgan, Th.**, Experimental studies on echinoderm eggs. Anat. Anz. Bd. 9. 1894. — Cytological studies of centrifuged eggs. The Journ. of exper. Zool. Vol. 9. 1910.
- Nemec, B.**, Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 18. 1900. — Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 36. 1901.
- Pflüger**, Über die Einwirkung der Schwerkraft und andere Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. 3 Abhandl. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 34. 1884.
- Potonié, Henry**, Das Skelett der Pflanzen. Sammlung gemeinverständlicher wissenschaftlicher Vorträge. Serie 16. 1882.
- Roux, Wilhelm**, Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 1. Funktionelle Anpassung. Leipzig 1895. — Beschreibung und Erläuterung einer knöchernen Kniegelenksankylose. 1885. — Über die Entwicklung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. — Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1885.
- Sachs, Jul.**, Mechanomorphose und Phylogenie. Flora. Bd. 78. 1894.
- Schultze, Oscar**, Über die unbedingte Abhängigkeit normaler tierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verhandl. d. Anat. Ges. 8. Versamml.
- Schwendener**, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. 1874.
- Sedillot**, De l'influence des fonctions sur la structure et la forme des organes. Compt. rend. de l'Acad. d. sc. de Paris. T. 59. 1864. S. 539.
- Spencer, Herbert**, Die Prinzipien der Biologie. Bd. 2. 1877. S. 205—224, 274—283 usw.
- Vöchting**, Über die Teilbarkeit und die Wirkung innerer und äußerer Kräfte auf Organbildung in Pflanzenteilen. Pflügers Arch. Bd. 15. 1877. — Über Organbildung im Pflanzenreich. Heft 1 u. 2. Bonn 1878 u. 1884.
- Wetzel, G.**, Transplantationsversuche mit Hydra. Arch. f. mikr. Anat. 1898.
- Wilson**, On cleavage and mosaic work. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896.
- Wolff, Julius**, Das Gesetz der Transformation bei Knochen. 1892. — Über die innere Architektur der Knochen. Virchows Arch. Bd. 50. 1870.
- Ziegler, H. E.**, Über Furchung unter Pressung. Verhandl. d. Anat. Ges. 1894. — Untersuchungen über die Zellteilung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1895.

## Literatur Kap. XX.

### Abschnitt: Licht.

- Fischel**, Über Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.



- Flemming**, Über den Einfluß des Lichtes auf die Pigmentierung der Salamanderlarve. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18, 1897, S. 369 u. 690.
- Gajdukow**, Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt. Suppl. 1902.
- Gamble and Kaeble**, Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 43, 1900.
- Goebel K.**, Über die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. Flora, Bd. 80, 1895. — Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. Math.-phys. Klasse d. Königl. bayern. Akad. d. Wiss. Bd. 26, 1896, Heft 3.
- Keller**, Biologische Studien, Biol. Centralbl. Bd. 17, 1897, N. 3. — Fortschritte auf dem Gebiete der Pflanzenphysiologie. Ebenda, Bd. 13, 1893.
- Klebs, G.**, Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gevächse. Biol. Centralbl. Bd. 13, 1893.
- de Lamarlière, Génère**, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et en soleil. Rev. génér. de bot. 1892, N. 17, u. 48. (Zitiert nach Keller.)
- Leitgeb**, Über Bilateralität der Prothallien. Flora, 1879.
- Loeb, Jacques**, Über den Einfluß des Lichtes auf die Organbildung bei Tieren. Pflügers Arch. Bd. 63, 1896. — Weitere Untersuchungen über den Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Ebenda, 1890.
- Merrifield**, Trans. Ent. soc. London, 1908.
- Minkiewicz**, Arch. Zool. exp. et gén. sér. 1, T. 7, 1907.
- Pick**, Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestalt und Orientierung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralbl. Bd. 9, 1882.
- Poulton**, Philosoph. Trans. London, Vol. 178, 1888.
- Sachs**, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Kap. XXXI, S. 626—655, 1882.
- Schanz, Fr.**, Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung der Vegetation. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 36, 1918.
- Stahl, E.**, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Ztg. Jahrg. 38, 1880. — Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jena. Zeitsch. f. Naturwissensch. Bd. 16, 1883. — Zur Biologie des Chlorophylls. Jena 1909.
- Vöchting**, Über die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Kakteen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 26. — Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Ebenda, Bd. 25. Berlin 1893.

## Abschnitt: Temperatur.

- Adler, Leo**, Untersuchungen über die Entstehung der Amphibiemeoteme. Pflügers Arch. Bd. 164, 1916. — Schilddrüse und Wärmeregulation. (Untersuchung an Winterschläfern.) Arch. f. exp. Path. u. Pharmacol. Bd. 85, 1920.
- Darrest**, Recherches expérimentales sur la production artificielle des monstruosités 2. Aufl. Paris 1891.
- Dorfmeister, Georg**, Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewandeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Mitteil. d. naturw. Ver. f. Steiermark, 1864. — Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Ebenda, 1879, und Friedländer u. Sohn, 1880.
- Eimer**, Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums. Jena 1888.
- Fischer, E.**, Transmutation der Schmetterlinge infolge von Temperaturveränderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogense der Rauenschen. Berlin 1895. — Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgemein. Zeitschr. f. Entomologie, Bd. 6, 1901. — Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ebenda, Bd. 7, 1902. — Lepidoptero-logische Experimentalforschungen (I, III). Ebenda.
- Hertwig, Oscar**, Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *Rana esculenta*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 51, 1898.
- Kaestner**, Über künstliche Kälteube von Hühnerembryonum Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1895.
- Maupas**, Sur le déterminisme de la sexualité chez *Hydatina senta*. Compt. rend. des séances de l'Acad. des sc. Paris, 1891.
- Merrifield**, The colouring of *Chrysophanus Phlaeas* as affected by temperature. The Entomologist, December 1892 u. 1893.
- Nussbaum**, Die Entstehung des Geschlechtes bei *Hydatina senta*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49, 1897.
- Pfeffer**, Pflanzenphysiologie. Einfluß der Temperatur. 1. Aufl. Bd. 2, 1881, S. 122.

- Sachs, Julius**, Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 2, 1860.
- Standfuss, M.**, Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. *Insektenbörse*, Jahrg. 16, 1899. — Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28jähriger Experimente. *Vortr. in der Züricher naturf. Ges. Zürich* 1905. — *Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge*, 2. Aufl. Jena 1896.
- Tower, W. L.**, An investigation of evolution in chrysolid beetles of the genus *Leptimotors*. Washington, Published by the Carnegie Institution of Washington 1906.
- Wasmann**, Parthenogenesis bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse. *Biolog. Centralbl.* Bd. 11, 1891.
- Weismann, Aug.**, Studien zur Deszendenztheorie. Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.

Abchnitt: Radium- und Röntgenstrahlen.

- Alverdes, Fr.**, Das Verhalten des Kernes der mit Radium bestrahlten Spermatozoen von *Cyklops* nach der Befruchtung. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 47, 1921.
- Aubertin et Delamare**, Action du radium sur le sang. *Soc. biol.* T. 64, 1908.
- Aubertin et Beaujard**, Actions de rayons X sur le sang et la moelle osseuse. *Arch. d. méd. exper.* T. 20, 1908.
- Bardeen, Charles Russel**, Variations in susceptibility of amphibian ova to the X-rays at different stages of development. *The anatomical Record*, Vol. 3, April 1909.
- Barratt u. Arnold**, Cell changes in the testis due to X-rays. *Arch. f. Zellforschung*, Bd. 7, 1911.
- Bergonié, J., und Tribondeau**, Etude expérimentale de l'action des rayons X sur les globules rouges du sang. *Soc. biol.* T. 65, 1908.
- Bohm**, Influence des rayons du radium sur les animaux en voie de croissance. *Comptes rend.* 1903, T. 136.
- Danysz**, De l'action pathogène des rayons et des émanations émis par le radium sur différents tissus et différents organismes. *Compt. rend. de l'Acad. des sciences*, T. 136, 1903, S. 1296; T. 138, 1904, S. 461.
- Grasnick, W.**, Die Wirkung der Radiumstrahlen auf tierische Gewebe. *Arch. f. mikr. Anat. n. Entw.* Bd. 90, 1917.
- Guillemot, M. H.**, Rayons X et radiations diverses. Actions sur l'organisme. *Encyclopédie scientifique*, Paris 1910.
- Gnyot**, Die Wirkung des Radiums auf die Gewebe. *Centralbl. f. Pathol.* Bd. 20, 1909.
- Hasebroek**, Über die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf die Entwicklung von *Plusia moneta*. *Fortschr. d. Röntgenstrahlen*, Bd. 12, 1908.
- Heinecke**, Über die Einwirkung der Röntgenstrahlen auf Tiere. *Münch. med. Wochenschr.* 1913, S. 2090.
- Hertwig, G.**, Das Radiumexperiment in der Biologie. *Strahlentherapie*, Bd. 11, 1920.
- Hertwig, Oscar**, Die Radiumstrahlen in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 15. Juli 1900. *Sitzungsber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss.* XI, 1910. — Neue Untersuchungen über die Wirkung der Radiumstrahlen auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 28. Juli 1920. *Ebenda*, 1910, XXXIX. — Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Bonn 1911.
- Koernicke, M.**, Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf die pflanzlichen Gewebe und Zellen. *Berichte der Deutschen bot. Gesellsch.* Bd. 23, 1905, S. 404. — Weitere Untersuchungen über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf die Pflanzen. *Ebenda*, S. 324.
- Lewy, Oscar**, Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen auf embryonale und regenerative Entwicklung. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 21, 1906.
- London, E. S.**, Das Radium in der Biologie und Medizin. Leipzig 1911.
- Régaud et Dubreuil**, Actions des rayons de Röntgen sur le testicule du lapin. I. Conservation de la puissance virile et stérilisation. *Soc. biol.* T. 63, 1907.
- Schaper**, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Radiumemanation auf embryonale und regenerative Vorgänge. *Anat. Anz.* Bd. 25, 1904, S. 298.
- Seldin**, Über die Wirkung der Röntgen- und Radiumstrahlen auf innere Organe und den Gesamtorganismus der Tiere. *Diss. Königsberg*, 1904.
- Stachowitz**, Veränderungen in der Entwicklung von Amphibienembryonen, die auf dem Stadium der Medullarplatte mit Radium bestrahlt wurden. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 85, 1914.

- Stein, Emmy.** Über den Einfluß von Radiumbestrahlung auf *Amphibium*. Zeit. 36: 1 ind. Abst. u. Vererbungslehre. Bd. 29, 1922.
- Thies.** Wirkung der Radiumstrahlen auf verschiedene Geschlechter (Zonen) Mitteln an den Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie. 1903.  
Ferner siehe Lit. Kap. VIII PALLA-HERTWIG, 1911. PETER, 1901. v. S. O. STÄUBER HERTWIG Lit. Kap. XII, 1912 und Kap. XIII, 1911.
- Abschnitt: Chemische Reize
- Adler, Leo.** Die Wirkungsweise des Milieus auf die Gestaltung der Organismen. Beiträge zur Lehre von der inneren Sekretion. Biol. klin. Wochenschr. 1911. Nr. 26.
- Rabák, E.** Über den Einfluß der Ernährung auf die Länge des Darmkanals. Biol. Centralbl. Bd. 23, 1903.
- Barfurth, D.** Der Hunger als leitendes Prinzip in der Natur. Arch. Anat. u. Physiol. Bd. 29, 1887.
- Bateson.** On some variations on *Caecum edule* apparently connected to the conditions of life. Philos. Transact. 1890.
- Born.** Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschr. 1881.
- Costa.** Bullet. de la Soc. d'acclim. T. 8, S. 351. Zitiert nach Dug. im.
- Darwin, Ch.** Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Bd. 2, Kap. 23, S. 310, 1873.
- Emery.** Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biolog. Centralbl. Bd. 14, 1894.
- Gärtner.** Beiträge zur Kenntnis der Bezeichnung. 1844.
- Gies.** Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Arsens auf den Organismus. Arch. f. exper. Path. u. Ther. Bd. 8, 1878.
- Gudernatsch, J. F.** Feeding Experiments on Tadpoles. I. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 35, 1912. II. Amer. Journ. of Anat. Bd. 15, 1914.
- Gurwitsch.** Über die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwicklung. Versuche am Frosch- und Kötener. Arch. f. Entw. Mech. d. Organismen. Bd. 3, 1896.
- von Hanseman, D.** Kurze Bemerkungen über die Leydig'schen Zwischenzellen des Hodens. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 34, 1912.
- Herbst.** Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. Mitteil. ans der Zool. Stat. zu Neapel. Bd. 11. Über die zur Entwicklung der Seuge-larven notwendigen organischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Verwertbarkeit. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5, 1897.
- Hertwig, Oscar.** Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluß schwächerer und stärkerer Kochsalzlösung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11, 1895. Experimentelle Erzeugung tierischer Mißbildungen. Festschr. f. Karl Gegenbaur, Leipzig 1896.
- Kammerer, P.** Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 25, 1908.
- Kassowitz.** Die Phosphorbehandlung der Rachitis. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 7, 1884.
- Keller, Robert.** Über die Anpassungsfähigkeit phanerogamischer Landpflanzen an das Leben im Wasser. Biol. Centralbl. Bd. 17, 1897.
- Knop, W.** Über eine merkwürdige Umgestaltung der Infloreszenz der Maispflanze bei künstlicher Ernährung. Ber. über d. Verh. d. Kgl. Sachs. Ges. d. Wiss. zu Leipzig. Math.-phys. Klasse. Bd. 30, 1878.
- Koch, Gabriel.** Die indo-australische Lepidopterenfauna. 2. Aufl. Bohn 1873.
- Lesage.** Influence du bord de la mer sur structure des œufilles. These de Paris 1890.
- Loeb.** Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. II. Organbildung und Wachstum. Würzburg 1892.
- Morgan.** The orientation of the *Log's* egg. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. 35, No. 5, 1894.
- Nöll.** Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphonocoen.
- Nussbaum.** Die Entstehung des Geschlechtes bei *Hydatina senta*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49, 1897.
- Pictet, A.** Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des Papillons. Mémoires de la Soc. phys., hist. nat. Geneve. T. 35, 1906.
- Pouchet und Chabry.** L'eau de mer artificielle comme agent teratogénique. Journ. f. Anat. et Physiol. de Robin et Pouchet. 1889, S. 298-307.
- Romeis, B.** Der Einfluß verschiedenartiger Ernährung auf die Regeneration bei Kaulquappen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 37, 1913. Der Einfluß von Thyroidea und

- und Thymusfütterung auf die Entwicklung der Anurenlarven. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 40. 1915. — Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung innersekretor. Organe. Zeitschr. f. d. gesamt. exp. Medizin. Bd. 5. 1916.
- Sachs**, Physiologische Notizen. VIII. Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora. 1894.
- Schmankewitsch**, Über das Verhältnis der *Artemia salina* zur *Artemia Mühlhausenia* und dem Genus *Branchipus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl.-Bd.
- Schöneberg, K.**, Die Samenbildung bei Enten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83. 1913.
- Schulze, Eilhard Fr.**, Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3. 1867.
- Spencer, A** rejoinder to Professor Weismann. Contemporary Review. 1893.
- Sfieve, H.**, Über experimentell. durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44. 1918. — Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 45. 1919.
- Stockard, Charles**, The artificial production of a single median cyclopean eye in the fish embryo by means of sea water solutions of Magnesium chlorid. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 23. 1907.
- Tandler und Gross**, Über den Saisondimorphismus des Maulwurfschneiders. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1911.
- Wallace, A. R.**, Travels on the Amazon and the Rio Negro. S. 294. Zitiert nach Darwin.
- Wegner**, Der Einfluß des Phosphors auf den Organismus. Virch. Arch. Bd. 55. 1872.
- Ziegler und Obolonsky**, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Arsens und des Phosphors auf Leber und Nieren. Beitr. z. pathol. Anat. von Ziegler. Bd. 2. 1888.

### Literatur Kap. XXI.

#### Reize zusammengesetzter Art.

- Darwin, Charles**, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Bd. 1. Kap. 11. S. 417; Bd. 2. 1873. S. 322—326.
- Focke**, Die Pflanzenschlinge. Berlin 1881. S. 510.
- Hildebrand**, Einige Experimente und Beobachtungen 1. über den Einfluß der Unterlage auf das Pflanzenspross und 2. über den direkten Einfluß des fremden Pollens auf die Beschaffenheit der durch ihn erzeugten Frucht. Bot. Ztg. 1869. S. 321.
- Lindemuth**, Über vegetative Bastarderzeugung durch Impfung. Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. 7. 1878.
- Spencer, Herbert**, Die Unzulänglichkeit der natürlichen Zuchtwahl. Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894. S. 362.
- Vöchting**, Über Transplantation auf Pflanzenkörper. Unters. z. Physiol. u. Path. Tübingen 1892.
- de Vries, Hugo**, Intracelluläre Pangenesis. Jena 1889.
- v. Wasielewsky**, Sporozoenkunde. Jena 1896.
- Weismann**, Das Keimplasma. Kap. 12. Zweifelhafte Vererbungserscheinungen. Jena 1892.
- Winkler, H.**, Untersuchungen über Pfropfbastarde. Jena 1912.

Es sei ferner noch auf folgende Schriften allgemeineren Inhalts über die Wirksamkeit äußerer Faktoren auf die Entwicklung verwiesen:

- Darwin**, Die Entstehung der Arten. — Das Variieren der Tiere und Pflanzen.
- Driesch**, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.
- Goebel K.**, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Teubner 1908.
- Herbst**, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894; Bd. 15. 1895. Dasselbst auch ausführliches Literaturverzeichnis, auch von einzelnen hier nicht aufgeführten Schriften.
- Lamarck**, Zoologische Philosophie. Übersetzt von A. Lang. 1876.
- Roux**, Gesammelte Abhandlungen. Bd. 1. Funktionelle Anpassung.
- Sachs**, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1882. — Stoff und Form der Pflanzenorgane, Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora. Bd. 78. 1894.

### Literatur Kap. XXII.

- Brachet, A.**, Recherches expérimentales sur l'œuf de *Rana fusca*. Arch. de Biol. T. 21. 1904. — Recherches expérimentales sur l'œuf non segmenté de *Rana fusca*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 22. 1906. — Les idées actuelles sur la potentialité des blastomères. Ann. de la Soc. roy. Zool. de Belg. T. 42. 1907.

- Chabry, L.**, Embryologie normale et tératologique des ascidies. Thèse présentée à la faculté des sciences de Paris, 1887.
- Child, S.**, Some considerations regarding so called formative substances. *Biol. Bull.* Vol. 9, 1906.
- Chun, Ch.**, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 1, 1880. — Die Dissogenie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschrift für Leuckart, 1892.
- Couklin, G.**, Organ forming substances in the eggs of ascidians. *Biol. Bull.* Vol. 8, 1906. — Mosaic development in ascidian eggs. *Journal of exper. Zool.* Vol. 2, 1905. — Does half of an ascidian egg give rise to a whole larva? *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 24, 1906. — The mechanism of heredity. *Science*, Vol. 27, 1908.
- Crampton, J.**, Experimental studies on gastropod development. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 3, 1896. — The ascidian half-embryo. *Annals of the New York Acad. of sciences*, Vol. 10, 1897.
- Dederer, Pauline**, Pressure experiments on the egg of *Ceriodadulus lacteus*. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 29, 1910.
- Driesch, H.**, Entwicklungsmechanische Studien, I. VI. 4. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 53, 1892. — III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen. *Ebenda*, Bd. 55, 1893. — Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 1, 1895. — Zur Theorie der tierischen Formbildung. *Biol. Centrabld.* Bd. 13, 1893. — Die Verlagerung der Blastomeren des Echinoderries. *Anat. Anz.* Bd. 8, 1893.
- Driesch und Morgan, T. H.**, Zur Analyse der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophorens. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 2, 1895.
- Fischel, Alfred**, Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorencier. I. Von der Entwicklung isolierter Eiteile. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 6, 1897.
- Heider, Karl**, Über die Bedeutung der Furchung geprellter Eier. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 5, 1897. — Das Determinationsproblem. *Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges.* 1900.
- Herlitzka, Amadeo**, Contributo allo studio della capacita evolutiva dei due primi blastomeri dell'uovo di tritone. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 2, 1895. — Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone (Molge cristata). *Ebenda*, Bd. 4, 1897. — Ricerca sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embrionale. *Ebenda*, Bd. 6, 1897.
- Hertwig, Oscar**, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für cellulare Streitfragen. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 36, 1890, S. 86–100. — Urmund und Spina bifida. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 39, 1892. — Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Jena 1894. — Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 42, 1893. — Alte und neuere Entwicklungstheorien. Ein Vortrag. Berlin 1892. Hirschwald. — Über eine Methode, Froscheier am Beginn ihrer Entwicklung im Raum so zu orientieren, daß sich die Richtung ihrer Teilebenen und ihr Kopf- und Schwanzende bestimmen läßt. Festschr. zum 70. Geburtstag von E. Haeckel. Jena 1904. — Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena 1909.
- Libie, Fr.**, The organisation of the egg of unio based on a study of its maturation, fertilization and cleavage. *Journ. and Morphol.* Vol. 17, 1904. — Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus. *Journ. of exper. Zool.* Vol. 3, 1906.
- Loeb, Jacques**, Beiträge zur Entwicklungsmechanik der aus einem Ei entstehender Doppelbildungen. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 1, 1895.
- Morgan, T. H.**, The formation of one embryo from two Blastulae. Studies of the „partial“ Larvae of *Sphaerechinus*. *Arch. f. Entw.-Mech.* Bd. 2, 1895. — Experimental studies of the blastula and gastrula stages of Echinus. *Ebenda*. — The development of the frog's egg. New York, Macmillan Comp., 1897. — Half-embryos and whole-embryos from one of the first two blastomeres of the frog's egg. *Anat. Anz.* Bd. 10, 1895. — Experimental studies on Teleost egg. *Ebenda* Bd. 8, 1893. — Experimental studies on Echinodem egg. *Ebenda* Bd. 9, 1894.
- Rabl, Karl**, Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig 1906.
- Rauber, A.**, Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbeltieren. *Morphol. Jahrb.* Bd. 5, 1879. Bd. 2, 1880.

- Roux, Wilhelm.** Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschr. f. Biol. Bd. 21. 1885. — Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883. — Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virch. Arch. Bd. 114. 1888. — Über das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verh. d. Anat. Ges. der 6. Vers. in Wien. 1892. — Über Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte von Merkel und Bonnet. 1893. — Über die verschiedene Entwicklung isolierter erster Blastomeren. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1894. — Gesammelte Abhandlungen über die Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 2. 1895.
- Schultze, Oscar.** Über die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung, sowie über die mit Hilfe der Schwerkraft mögliche künstliche Erzeugung von Doppelbildungen. Verhandl. d. Physik.-med. Ges. zu Würzburg. Bd. 28. 1894. Nr. 2. — Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlaven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1894.
- Spemann, H.** Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonci. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 12. 1901 und Bd. 15. 1902. — Über die Determination der ersten Organanlagen des Amphibienembryo. I—VI. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 43. 1918.
- Weismann, Oskar.** Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892. — Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. 1893. — Äußere Einflüsse als Entwicklungssteife. Jena 1894. — Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895. — Über Germinalselektion. Extrait du compte rendu des séances du troisième congrès international de zoologie. Leiden 1896. — Vorträge über Deszendenztheorie. Bd. 1 u. 2. Jena 1902.
- Wetzel, H.** Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelbildungen von *Rana fusca*. Inaug.-Diss. 1896. — Über die Bedeutung der zirkulären Furche in der Entwicklung der Schultzeschen Doppelbildungen von *Rana fusca*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.
- Wilson, E. B.** Amphioxus and the mosaic theory of development. Journ. of Morphol. Vol. 8. 1893. Nr. 3. — On cleavage and mosaic-work. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896. — Experiments on cleavage and localization in the Nemertine-egg. Ebenda. Bd. 16. 1903. — Experimental studies on germinal localization. I. The germ-regions in the egg of Dentalium. II. Experiments in the cleavage-mosaic in Patella and Dentalium. Journ. of exper. Zool. Vol. 1. 1904.
- Yatsu, S.** Experiments on the development of egg-fragments in *Cerebratulus*. Biol. Bull. Vol. 6. 1904.
- Zoja, Raffaello.** Sulla sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse e di altri organismi. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1 u. 2. 1895.

## Literatur Kap. XXIII.

### 1. Korrelationen von Drüsen. Chemomorphoden.

- Abderhalden, E.** Studien über die von einzelnen Organen hervorgebrachten Substanzen mit spezif. Wirkung. Pflügers Archiv. 1915—1921.
- Adler, Leo.** Metamorphosestudien an Batrachie-larven. I. Exstirpation der Hypophyse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 39. 1914.
- Baumann, H.** Über den Jodgehalt der Schilddrüsen von Menschen und Tieren. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 22. S. 1. — Über das Thyreoiodin. Münch. med. Wochenschr. 1896. Nr. 14.
- Baumann und Goldmann.** Ist das Jodothyrim der lebenswichtige Bestandteil der Schilddrüse? Münch. med. Wochenschr. 1896. Nr. 47.
- Beresowsky, S.** Über die kompensatorische Hypertrophie der Schilddrüse. Zieglers Beiträge. Bd. 12. 1893.
- Biedl, A.** Innere Sekretion. Verh. d. Ges. d. Naturf. u. Ärzte Karlsruhe 1911. — Innere Sekretion. 1. u. 2. Bd. 3. Aufl. Berlin-Wien 1916.
- Blum, H.** Über Nebennierendiabetes. Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 71. 1901.
- Breisacher, H.** Untersuchungen über die Glandula thyreoidea. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1890.
- Berthold, H.** Arch. f. Anat. u. Physiol. 1849. S. 42.
- Brown-Séquard, J.** Compt. rend. Soc. Biol. 1891\*.
- Capobianco, G.** La tiroidectomia nei mammiferi. La Riforma medica. 1895. S. 254.
- Chyostek, J.** Konstitution und Blutdrüsen. Wiener klin. Wochenschr. 1912.

- Eckard**, Über die kompensatorische Hypertrophie und die physiologische Wachsung der Niere. Virch. Arch. Bd. 114, 1888.
- v. Eiselsberg**, Über Tetanie im Anschluß an Nephropoperationen. Wien. klin. Wochenschr. 1892, Nr. 5.
- Ewald**, J. Versuche über die Funktion der Thyreoidea des Hundes. 2. Weitere Versuche über die Funktion der Thyreoidea. Berl. klin. Wochenschr. 1887, Nr. 11, 1889, Nr. 10.
- Ewald und Rockwell**, Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 47, 1890, S. 160.
- Forsbach**, Arb. f. experiment. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 60, 1909.
- Gley**, J. Contributions à l'étude des effets de la thyroïdectomie chez le chien. S. 84, 130, 664. — 2. Recherches sur la fonction de la glande thyroïde. Arch. de Physiol. 5e série, T. 4, 1892. — Recherches sur le rôle des glandules thyroïdes chez le chien. Ebenda, 5e série, T. 5, 1893, S. 766. — Bemerkungen über die Funktion der Schilddrüse und ihrer Nebendrüsen. Pflügers Arch. Bd. 66.
- Golgi**, Sur l'hypertrophie compensante des reins. Arch. ital. di biol. T. 2, 1882.
- Haasler**, Über kompensatorische Lungenhypertrophie. Berl. Centralbl. f. allgem. Pathol. u. pathol. Anat. 1891, S. 809.
- Hart, C.**, Über die sogenannte lymphatische Konstitution und ihre Beziehungen zu Thymushyperplasie. Med. Klinik 1913.
- Hildebrandt, H.**, Zur pharmakologischen Kenntnis des Thyroponins. Berl. klin. Wochenschr. 1896, Nr. 37.
- Hofmeister**, Zur Frage nach den Folgezuständen der Schilddrüsenexstipation. Deutsche med. Wochenschr. 1896, Nr. 22. — Experimentelle Untersuchungen über die Folgen des Schilddrüsenverlustes. Beitr. zur klin. Chir. Bd. 11, 1894.
- Horsley, Viktor**, Die Funktion der Schilddrüse. Eine historisch-kritische Studie. Internat. Beitr. zur wiss. Med. Bd. 1, S. 367. — Berlin 1891.
- Itani**, Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 60, 1908; Bd. 62, 1909.
- Kocher**, Arch. f. klin. Chir. 1883, S. 254.
- Krehl**, Deutsche. Arch. f. klin. Med. Bd. 88.
- Leichtenstern**, Deutsche med. Wochenschr. 1893, Nr. 49, 51.
- Martinotti**, Über Hyperplasie und Regeneration der densigen Elemente in Beziehung auf ihre Funktionsfähigkeit. Centralbl. f. allgem. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 1, 1890, S. 633.
- v. Mering, J., und Minkowski**, Diabetes mellitus nach Pankreasexstipation. Arch. f. exper. Pathol. Bd. 26, 1890.
- Minkowski**, Weitere Mitteilungen über den Diabetes mellitus nach Exstipation des Pankreas. Berl. klin. Wochenschr. 1892, S. 90.
- Morawitz, P.**, Innere Sekretion. Verh. d. Ges. d. Naturl. u. Ärzte zu Karlsruhe 1911.
- Munk, Hermann**, Zur Lehre von der Schilddrüse. Arch. Arch. Bd. 150, 1897.
- Nothnagel**, Die Anpassung des Organismus bei pathologischen Veränderungen. Vortr. zum internat. med. Kongr. in Rom. Wien, med. Blätter, 1894.
- Petrone**, Du processus régénératoire sur le poulmon, sur la foie et sur le rein. Arch. ital. de biol. T. 5, 1884.
- Podwyssozki**, Regeneration. Fortschritte der Medizin, 1887. — Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Drüsengewebe. Zugleich Beitr. Bd. 1 u. 2. — Die kompensatorische Hypertrophie der Speicheldrüsen. Dissert., Bonn, 1888.
- Ponfick**, Experimentelle Beiträge zur Pathologie der Leber. Arch. Arch. Bd. 118 u. 119, 1889—1890.
- de Quervain, Fr.**, Über die Veränderungen des Zentralnervensystems bei experimenteller Cachexia thyreoopriva der Tiere. Inaug.-Diss., Bern, 1893. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 133, 1893.
- Ribbert**, Über kompensatorische Hypertrophie der Nieren. Arch. Arch. Bd. 88. — Über die Regeneration des Schilddrüsenorgans. Ebenda, Bd. 117. — Die kompensatorische Hypertrophie der Geschlechtsdrüsen. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 1, 1895. — Beiträge zur kompensatorischen Hypertrophie und zur Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1, 1895. — Arch. f. Entw. Mech. Bd. 7, 1898.
- Ritz**, Folia haematol. Bd. 8, 1909.
- Rogowitsch**, I. Sur les effets de l'ablation du corps thyroïde chez les animaux. Arch. de Physiol. 1888, S. 419. — 2. Die Veränderungen der Hypophyse nach Entfernung der Schilddrüse. Beitr. zur pathol. Anat. u. allgem. Pathol. v. Ziegler. Bd. 1, S. 453.
- Romeis, B.**, Methodik des Kaulquappenversuches zur Untersuchung der Wirkung innersekretorischer Organe. Handb. d. biol. Arbeitmethoden. V. Teil, 3. Abt. Heft 3. Berlin-Wien 1922. Mit Literaturangaben.
- Schulze, W.**, Weitere Untersuchungen über die Wirkung innersekretorischer Drüsen-substanzen auf die Morphogenese. Klin. Wochenschrift f. 18, 1922 und Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 52, 1922.

- Starling**, Die chemische Koordination der Körpertätigkeiten. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Stuttgart 1906.
- Stieda**, Beiträge zur pathol. Anat. u. allgem. Pathol. 1890.
- Störk und Haberer**, Beitrag zur Morphologie des Nebennierenmarkes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72, 1908.
- Tizzoni**, Über die Wirkungen der Exstirpation der Nebennieren auf Kaninchen. Zieglers Beitr. Bd. 6, 1889.
- Vassale et Generali**, Sur les effets de l'exstirpation des glandes parathyroïdes. Arch. ital. de Biol. T. 25, 1896, S. 459; T. 26, 1896, S. 61.
- Vassale**, Centralbl. f. med. Wiss. 1891, S. 61.
- Verstraeten et Vanderlinden, V.**, Etude sur les fonctions du corps thyroïde. Mémoires de l'Acad. roy. de méd. de Belgique, T. 13, 1894.
- Weigert**, Hemicephalie und Aplasie der Nebennieren. Virch. Arch. Bd. 100.
- Ziegler, E.**, Über die Ursachen der pathologischen Gewebsneubildungen. Festschr. für Virchow. Bd. 2, 1891.

## 2. Sekundäre Geschlechtscharaktere.

- Ancel et Bonin**, Recherches sur les cellules interstitielles du testicule chez les mammifères. Arch. Zool. exp. et gén., T. 1, 1903. Comptes rendus de l'acad. des sciences, 1903.
- Brown-Sequard**, Expér. démontrant la puissance dynam. chez l'homme d'un liquide extrait de testicules d'animaux. Arch. de Phys. norm. et path. 1889.
- Castle, E. W.**, Are horns in sheep a sex-limited character? Science, Vol. 35, 1912.
- Dewitz, J.**, Untersuchungen über die Geschlechtsunterschiede. Centralbl. f. Phys. Bd. 22 u. 26, 1908 u. 1912.
- Goodale, H. D.**, Some results of castration in ducks. Biol. Bull. Vol. 20, 1910. — Castration in relation to the second sexual charact. of brown Leghorns. Am. Nat. Vol. 47, 1913.
- Harms, W.**, Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion der Keimdrüsen und deren Beziehung zum Gesamtorganismus. Jena, G. Fischer, 1914. (Ausführliches Literaturverzeichnis.)
- Hertwig, R.**, Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Centralbl. Bd. 32, 1912.
- Kopeč, St.**, Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33, 1911. — Über die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden bei Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. 43, 1913.
- Lipschütz, A.**, Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ bei der experimentellen Maskulierung. — Die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüsen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 44, 1918.
- Meisenheimer, J.**, Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1908. — Über die Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. Zool. Anz. Bd. 38, 1911. — Experimentelle Studien zur Samen- und Geschlechtsdifferenzierung. Teil I, 1909 und Teil II, 1912. — Äußere Geschlechtsmerkmale und Gesamtorganismus in ihren gegenseitigen Beziehungen. Verh. Deutsche Zool. Gesellschaft, 1913.
- Meyns, R.**, Transplantation embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79, 1912.
- Morgan, Th. H.**, Heredity and sex. Col. Univ. Press, New York, 1913. (Ausführliches Literaturverzeichnis.)
- Nussbaum, M.**, Über die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen. Pflügers Arch. Bd. 129, 1909. — Innere Sekretion und Nerveneinfluß. Anat. Anz. Bd. 29, 1906.
- Oudemans, J. Th.**, Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Bd. 12, 1899.
- Poll, H.**, Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitzungsberichte d. Gesellschaft Naturforsch. Freunde Berlin, 1909.
- Smith, S.**, On the effect of castration on the thumb of the frog. (*Rana fusca*). Zool. Anz. Bd. 41, 1913.
- Steinach, E.**, Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugetieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Centralbl. f. Phys. Bd. 24, 1912. — Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Arch. Bd. 144, 1912. — Pubertätsdrüse und Zwitterbildung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 42, 1917.
- Steinach, E.**, und **Lichtenstern, R.**, Umstimmung der Homosexualität durch Austausch der Pubertätsdrüsen. Münch. med. Wochenschr. 1918.



- Stieve, H.**, Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 45, 1919.
- Stieve, H.**, Entwicklung, Bau und Bedeutung der Keimdrüsenzweischenzellen. Ergebn. d. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 23, 1921. (Mit Literaturverzeichnis.)
- Tandler und Gross**, Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin, Springer, 1913. (Ausführliches Literaturverzeichnis.)

## 3. Blutbildung.

- Bizzozero und Salviotti**, Beiträge zur Hamatologie. Experimentelle Untersuchungen über die lineale Hämatopoiesis. Moleschotts Unters. Bd. 12, 1881, S. 595, u. Centrabl. f. d. med. Wiss. Bd. 17, 1879, S. 273.
- Bizzozero**, Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarkes bei Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35, 1890. Arch. ital. de Biol. T. 1, 1882.
- Bizzozero et Torre**, De l'origine des corpuscules sanguins rouges dans les différentes classes des vertébrés. Arch. ital. de Biol. T. 1, 1883. Über die Entstehung der roten Blutkörperchen bei den verschiedenen Wirbeltierklassen. Virchows Arch. Bd. 95, 1884.
- Dénys**, La structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les oiseaux. La cellule. T. 4, 1886.
- Eliasberg**, Experimentelle Untersuchungen über die Blutbildung in der Milz der Säugetiere. Diss. Dorpat, 1893.
- Foà**, Neue Untersuchungen über die Bildung der Elemente des Blutes. Festschrift f. Virchow. Bd. 1, 1891, S. 431.
- Freiberg**, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Blutkörperchen im Knochenmark. Diss. Dorpat, 1892.
- Korn, H.**, Über die Beteiligung der Milz und des Knochenmarkes an der Bildung roter Blutkörperchen bei Vögeln. Virchows Archiv Bd. 86, 1881.
- Neumann**, Arch. f. Heilk. Bd. 10, 1869. -- Über die Entwicklung roter Blutkörperchen im neugebildeten Knochenmark. Virchows Arch. Bd. 119, 1890. Hamatologische Studien. Ebenda. Bd. 143, 1896.
- Rindfleisch**, Über Knochenmark und Blutbildung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 17, 1880.

## 4. Mechanomorphosen.

- Bardleben**, Muskel und Fascie. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 15.
- Susachi, Thomas**, Über die Neubildung von glattem Muskelgewebe. (Hypertrophie und Hyperplasia, Regeneration, Neoplasie.) Zieglers Beiträge zur pathol. Anat. u. zur allg. Pathol. Bd. 4, 1889.
- Hermann**, Handbuch der Physiologie. Bd. 2, 1879, S. 202.
- Hyrthle**, Über den Einfluß der Bewegungsnerven auf das Wachstum der Muskeln und Knochen. Jahresber. d. Schles. Gesellsch. f. vaterl. Kultur. Bd. 71, 1893.
- Nothnagel**, Über Anpassungen und Ausgleichungen bei pathologischen Störungen. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 15, 1888 und Bd. 10 u. 11, 1886.
- Roux**, Gesammelte Abhandlungen. Bd. 1, Funktionelle Anpassung, 1895, Besonders Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung; 1, Struktur eines hochdifferenzierten, bindegewebigen Organs (Schwanzflosse des Delphins), 1883. 2, Über die Selbstregulation der morphologischen Länge der Skelettmuskeln des Menschen, 1883. Über die Bedeutung der Ablenkung des Arterienstammes bei der Astabgabe, 1879. -- Über die Verzweigungen der Blutgefäße des Menschen, 1878. -- Der zuechtende Kampf der Teile oder die Teilauflöse im Organismus. Zugleich eine Theorie der funktionellen Anpassung, 1911.
- Stahel, Hans**, Über Arterienspindeln und über die Beziehung der Wanddicke der Arterie zum Blutdruck. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1886.
- Strasser**, Zur Kenntnis der funktionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln. Stuttgart 1883\*.
- Thürler, Louis**, Studien über die Funktion des fibrosen Gewebes. Inaug.-Diss. Zurich, 1884.

## Literatur Kap. XXIVa.

- Barfurth**, Regeneration. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Mech. Bd. 1, 1891; Bd. 2, 5 u. 1. -- Zur Regeneration der Gewebe. Mit 3 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37, 1891, S. 392. -- Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßenanteile bei Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1, 1895. Die Erscheinungen der Regenera-

- ration in Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Einwicklungslehre. Bd. 3. 1906.
- Bier, Aug.**, Beobachtungen über Regeneration beim Menschen. Deutsche med. Wochenschr. 1917. Nr. 23—51.
- Blumenbach**, Specimen physiol. comparat. inter animantia calidi et frigidi sanguinis. Commentationes soc. reg. scient. Gottingensis. Vol. 8. 1786.
- Bonnet**, Collection compl. des œuvres de Charles Bonnet. T. 11. Neuchâtel 1781.
- Colucci**, Sulla rigenerazione parziale dell'occhio nei Tritoni. Mem. Acad. Bologna. T. 1. 1891; Zool. Jahresber. f. 1891. S. 174.
- Driesch, H.**, Studien über das Regulativvermögen der Organismen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.
- Dugès**, Recherches sur l'organisation et les mœurs des Planariés. Annal. d. science. nat. T. 15. 1828.
- van Duyne, J.**, Über Heteromorphose bei Planarien. Arch. f. Physiol. Bd. 64. 1896.
- Fischel, A.**, Über die Regeneration der Linse. Anat. Hefte. Abt. I. Heft 44. 1900. — Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 15. 1903.
- Flemming**, Studien über die Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.
- Fraisse**, Die Regeneration von Geweben und Organen bei Wirbeltieren. Kassel 1885.
- Herbst, C.**, Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. I u. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1896. u. Bd. 9. 1899.
- Kochs, W.**, Versuche über Regeneration von Organen bei Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.
- Korschelt**, Über das Regenerationsvermögen der Regenwürmer. Sitzungsber. d. Gesellschaft usw. zu Marburg. 1897. — Regeneration und Transplantation. Jena 1907.
- Morgan, T. H.**, Regeneration in *Allobophora foetida*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897. — Some problems of regeneration. Biol. Lect. Woods Hall. Boston 1899. — The control of heteromorphosis in *Planaria maculata*. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 17. 1904. — Regeneration. New York 1901. In deutscher Übersetzung herausgegeben von Moszkowski. Leipzig 1907.
- Loeb**, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. Organbildung und Wachstum. Heft 1 u. 2. 1891 u. 1892. — Bemerkung über Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 2. 1896.
- Müller, Erik**, Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.
- Randolph, Harriet**, Observations and experiments on regeneration in Planarians. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 5. 1897.
- Röthig**, Über Linsenregeneration. Doktordissertation Berlin. 1898.
- Samuel**, Die histogenetische Energie und Symmetrie des Gewebewachstums. Virch. Arch. Bd. 101. 1885.
- Spallanzani**, Physik. u. math. Abhandl. Leipzig 1796.
- Spemann, H.**, Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. Zool. Jahrb. Bd. 32. 1912. Siehe auch Zool. Anz. Bd. 28 u. 31. 1905 u. 1907.
- Ströbe**, Experimentelle Untersuchungen über Degeneration und Regeneration peripherer Nerven nach Verletzungen. Zieglers Beitr. Bd. 13. 1893.
- Tornier**, Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896.
- Viering**, Experimentelle Untersuchung über die Regeneration des Sehnengewebes. Virch. Arch. Bd. 125. S. 252.
- Wachs, H.**, Neue Versuche zur Wolffschen Linsenregeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 49. 1914. — Über die Wiederherstellung des Auges nach Entfernung der Linse und der ganzen Retina. Sitzungsber. u. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Rostock 1919.
- Weismann**, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892. S. 124.
- Wolff, Gustav**, Entwicklungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1. 1895.

Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur über Regeneration findet sich in den oben zitierten Lehrbüchern von Morgan, Barfurth, und Korschelt und in den jährlich erscheinenden Berichten von Barfurth.

#### Literatur Kap. XXIV b.

- Braus, H.**, Die Entstehung der Nervenbahnen. Verhandl. Gesellsch. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 1911. — Demonstration und Erläuterung von Deckglaskulturen lebender

- Embryonalzellen und Organe. Münch. med. Wochenschr. 1911. (Methoden der Explantation. Handbuch d. biol. Arbeitsmethoden. Abt. A. Teil 3. A. Heft 3. 1922. Berlin-Wien. (Mit Literaturverzeichnis.)
- Burrow, Montrose**, The growth of tissues of the chick embryo outside the animal body, with special reference to the nervous system. Journ. of experim. Zool. Vol. 10, 1911.
- Carrel, Alexis, and Burrow**, Cultivation of adult tissues and organs outside of the body. Journ. of the Amer. med. association, Vol. 55, 1910. Cultivation of Sarcoma outside of the body. Second note. Ebenda, Vol. 55, 1910. Human Sarcoma cultivated outside of the body. Third note. Ebenda, Vol. 55, 1910.
- Erdmann, Rh.**, Einige grundlegende Ergebnisse der Gewebezüchtung aus den Jahren 1914-1920. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 23. 1921.
- Ehrlich, P.**, Experimentelle Carcinomstudien an Mäusen. Abg. aus dem Inst. f. exper. Ther. zu Frankfurt a. M. 1906.
- Goldschmidt, R.**, Versuche zur Spermatogenese in vitro. Arch. f. Zellforschung. Bd. 14. 1917.
- Harrison, Ross Grayville**, The development of peripheral nerve sheaths on altered surroundings. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 30, 1910. The outgrowth of the nerve fibres as a mode of protoplasmic movement. Journ. of exper. Zool. Vol. 9.
- Hertwig, Oscar, und Poll, H.**, Zur Biologie der Mausembrionen. Abhandl. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. 1907.
- Marinesco et Minea**, Essai de culture des ganglions spinaux de mammifères in vitro. Anat. Anz. Bd. 42, 1912.
- Michaelis, L.**, Experimentelle Untersuchungen über den Krebs der Mäuse. Med. Klinik. 1905.
- Oppel, A.**, Über die Kultur von Säugetiergeweben außerhalb des Organismus. Anat. Anz. Bd. 40, 1912. Explantation. Handwörterbuch d. Naturwissenschaft. Bd. 3. 1913. Jena, G. Fischer. Gewebekulturen und Gewebepflege im Explantat. Braunschweig, Vieweg, 1914.

### Literatur Kap. XXV.

- Conklin, Edwin**, The mechanism of heredity. Science, Vol. 27, 1908.
- Driesch**, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. S. 13. Leipzig 1894.
- Godlewski, E.**, Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echinidien. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 26, 1908.
- Hertwig, Oscar**, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. Über den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12, 1893. Die Tragweite der Zelltheorie. Die Aula, Wochenschr. f. d. akad. Welt, Jahrg. 1, 1895. Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 2, Mechanik und Biologie, S. 170-196. Jena 1897. Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena 1909.
- Korschelt und Heider**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. 3. Teil. Jena 1909.
- Rabl, Karl**, Über organbildende Substanzen und ihre Bedeutung in der Vererbung. Leipzig 1906.
- Verworn**, Allgemeine Physiologie. S. 526. Jena 1895.
- Wilson, Ed.**, Experimental studies in germinal localization. Journ. of experim. Zool. Vol. 1, 1904.

### Literatur Kap. XXVI.

Die Geschlechtsbestimmung oder das Sexualitätsproblem.

- Adler, Leo**, Metamorphosestudien an Batrachielarven. II. Der Einfluß unreifer Eier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 43, 1917.
- Baltzer, F.**, Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitt. d. zool. Station Neapel, Bd. 22, 1914.
- Bauch, R.**, Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei Ustilago violacea. Biol. Centralbl. Bd. 42, 1922.
- Baur, E.**, Ein Fall von geschlechtsbegrenzter Vererbung bei Melandrium album. Zeitschr. für ind. Abst. u. Vererb. Bd. 8, 1912. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Aufl. Berlin 1914.
- Beard, J.**, The determination of sex in animal development. Zool. Jahrb. Bd. 16. 1902. Heft 4.
- Blakeslee**, Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Acad. Vol. 40, 1904.

- Boveri, Th.**, Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg. Bd. 41. 1911.
- Buchten, O.**, Les cellules sexuelles et la détermination du sexe. Bull. Soc. Vaud. sc. nat. T. 66. 1910.
- Burgeff, H.**, Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens*. Flora. Bd. 107 u. 108. 1914/15.
- Bütschli, O.**, Protozoa. III. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 1887/89.
- Castle, W. E.**, A Mendelian View of Sex-herdity. Sciences N. S. Vol. 29. 1909.
- Correns, C.**, Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Berlin 1907. — Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiozischen Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 26a. 1908. Heft 9. — Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44. 1907. — Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Ebenda. Bd. 45. 1908. — Geschlechtsverteilung und Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena 1913. — Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl. Bd. 36. 1916.
- Correns, C.**, und **Goldschmidt, R.**, Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Berlin 1913.
- Cuénot, J.**, Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. scient. de la France et de la Belg. T. 32. 1899.
- Düsing, C.**, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 19. 1886.
- Enriques, P.**, La conjugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9. 1907.
- Goebel, H.**, Organographie der Pflanzen. II. Teil.
- Goldschmidt, R.**, Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Leipzig 1913. — Erbllichkeitsstudien an Schmetterlingen. I u. II. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 7. 1911; Bd. 11. 1914; Bd. 23. 1920. — Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920.
- Hartmann, M.**, Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung. Die Naturwissenschaften. 1918. Theoretische Bedeutung und Terminologie der Vererbungserscheinungen bei haploiden Organismen. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 20. 1918.
- Heape, R.**, Notes on the proportion of sexes in dogs. Proceed. of the Cambridge Philos. Society. Vol. 14. S. 2.
- Hertwig, Günther.**, Das Sexualitätsproblem. Biol. Centralbl. Bd. 41. 1921.
- Hertwig, G.**, und **Paula.**, Die Vererbung des Hermaphroditismus bei *Melandrium*. Ein Beitrag zur Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 28. 1922.
- Hertwig, R.**, Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1905, 1906, 1907. — Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Ebenda Bd. 2. 1906; Bd. 3. 1907. — Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. Biol. Centralbl. Bd. 32. 1912.
- Issakowitsch, S.**, Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Ges. Bd. 69. 1906.
- King, Helen.**, The sex ratio in hybrid rats. Biol. Bull. Vol. 21. Nr. 2. July 1911. — Temperature as a factor in the determination of sex in amphibians. Ibid. Vol. 18. No. 3. Febr. 1910. — Studies on sex-determination in amphibians. Ibid. Vol. 20. No. 4. March 1911.
- Klebs, G.**, Über das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur. Jena 1895. — Über einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung. Jena 1894. — Über die Fortpflanzungsphysiologie der niederen Organismen, der Protobionten. Spez. Teil; Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
- Kniep, H.**, Untersuchungen über den Antherenbrand (*Ustilago violacea*). Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Zeitschr. f. Bot. Bd. 11. 1919. — Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung an Basidiomyeeten. Verh. d. phys.-med. Gesellschaft. Würzburg 1922.
- Kopeć, St.**, Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bull. Acad. Sc. Cracovie. 1908. — Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33. 1911.
- Korschelt, E.**, Über Bau und Entwicklung des *Dinophilus apatris*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.

- Kuschakewitsch, S.**, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 2, 1910.
- Lenhossek**, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.
- von Malsen, H.**, Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Erbildung des *Dinophilus apatris*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 69, 1906.
- Marchal, Elie, et Emile**, Recherches experimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioïques. Mémoires couronnés publiés par la classe des sciences Acad. roy. d. Belgique, T. 1, 1906. — Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Acad. roy. Belgi., 1906 et 1907.
- Maupas, M.**, Sur le déterminisme de la sexualité chez *Hydatina senta*. C. R. Acad. Sc. d. Paris, T. 113, 1891. — Modes et formes de reproduction chez les Nématodes. Arch. de Zool. expériment. gén., 3. Sér., T. 8, 1900.
- de Meijere, J. C. H.**, Über getrennte Vererbung der Geschlechter. Biol. Centrabl., Bd. 30, Nr. 6, März 1910.
- Mordwilko, A.**, Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biol. Centrabl., Bd. 27 u. 29, 1907, 1909.
- Morgan, Th.**, The biological signification and control of sex. Science, N. S., Vol. 25, March 1907. — Sex-limited inheritance in *Drosophila*. Science, Vol. 32, 1910. — Heredity and sex. Columbia Univ. Press, New York 1913.
- Nachtheim, H.**, Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus*. Naturf. Ges. Freiburg, Bd. 21, 1914. — Die Analyse der Erbtaktoren bei *Drosophila* und deren zytologische Grundlage. Sammelreferat, Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererbungslehre, Bd. 20, 1919. — Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 93, 1919.
- Noll, F.**, Versuche über Geschlechtsbestimmung bei diozischen Pflanzen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn, Jahrg. 1907.
- Nussbaum, M.**, Die Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina senta*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 49, 1897. — Die Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn, 1892. — Pflügers Arch. Bd. 130, 1909.
- Oudemans, J. Th.**, Falter aus kastrierten Rauben. Zool. Jahrb., Abt. 1, Syst., Bd. 12, 1899.
- Papanicolaou, G.**, Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Centrabl., Bd. 30, 1910.
- Pflüger, E.**, Versuche der Befruchtung überreifer Eier. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 29. — Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Ebenda., Bd. 29, 1882.
- Potts, F. A.**, The modification of the sexual characters of the Hermit Crab caused by the parasite *Peltogaster*. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 59, 1906.
- Prantl, K.**, Beobachtungen über die Ernährung der Farneprothallen und die Verteilung der Sexualorgane. Bot. Ztg., Jahrg. 39, 1881.
- von Prowazek, S.**, Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt., Bd. 21, 1904.
- Punnett**, Sex-determination in *Hydatina*, with some remarks on Parthenogenesis. Proc. of the Royal Soc., B., Vol. 78, 1906.
- Schandin, F.**, Die Befruchtung der Protozoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1905.
- Schleip, W.**, Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Erg. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 3, 1912.
- Schultze, O.**, Zur Frage von den geschlechtsbestimmenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 63, 1903.
- Seiler**, Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 18, 1917.
- Shull, G. H.**, Reversible sex-mutants in *Lichnis dioica*. Bot. Gazette, Vol. 52, 1911.
- Steinach**, Geschlechtsbetrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Centrabl. f. Physiol., Bd. 24, Nr. 13.
- Strasburger, E.**, Versuche mit diozischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biol. Centrabl., Bd. 29, 1900. — Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Deduktionsteilung. Jena 1909. — Die geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48, 1910.
- Wilson, E. B.**, The sex chromosomes. Arch. mikr. Anat., Bd. 87, 1911.
- Witschi, E.**, Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85, 1914. — Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Ebenda., Bd. 86, 1914.
- Woltereck, R.**, Über Veränderungen der Sexualität bei Daphniden. Internat. Revue Hydrobiologie, Bd. 4, 1911.

## Literatur Kap. XXVII und XXVIII.

- Alverdes, F., Erblickkeit und Nichterblickkeit. Naturw. Wochenschrift, Bd. 20, 1921.
- Bauer, E., Die Grundprinzipien der rein naturwissenschaftlichen Biologie. Aufsätze über Entw.-Mech. d. Organismen. Heft 26. Springer 1920.
- Blaringhem, L., Mutations et traumatismes. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. Paris 1907. — Production d'une variété nouvelle d'épinards, *Spinacia oleracea*. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 147, 1908, S. 1331.
- Brachet, A., Recherches sur la fécondation prématurée de l'œuf d'oursin. Archives de Biologie, T. 32, 1922.
- Darwin, Das Variieren der Tiere und Pflanzen. Bd. 2. Vererbung, Kap. 12—15. Provisorische Hypothese der Pangenesis, Kap. 27, 1873.
- Detmer, Zum Problem der Vererbung. Pflügers Arch. Bd. 41, 1887.
- Detto, Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.
- Dürken, B., Versuche über die Erblichkeit des in farb. Licht erworbenen Farbkleides der Puppen von *Pieris brassicae*. Gesellsch. der Wiss. Göttingen, 1920.
- Ehrlich, Paul, Experimentelle Untersuchungen über Immunität. I. Über Ricin. II. Über Immunität durch Vererbung und Säugung. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 12, 1892. — S. 183—205. — Beiträge zur experimentellen Pathologie und Chemotherapie. Leipzig 1909. — Grundlagen und Erfolge der Chemotherapie, 1911.
- Eimer, Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums. Jena 1888.
- Emery, C., Gedanken zur Deszendenz- und Vererbungstheorie. Biol. Centralbl. Bd. 13, 1893.
- Fechner, Elemente der Psychophysik. 2. Aufl. 1889, S. 464, 536. — Die Tagesansicht gegenüber der Nachtansicht. S. 118—120, Leipzig 1879.
- Fischer, E., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entomol. Bd. 6, 1901. — Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ebenda. Bd. 7, 1902.
- Galton, A theory of heredity. The contemporary Review, Vol. 27, 1876. — Hereditary Genius, an inquiry into its laws and consequences. London 1869.
- Hensen, Viktor, Über das Gedächtnis. Rektoratsrede. Kiel 1877. — Die Grundlage der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirtschaft. Jahrb. Bd. 14, 1885.
- Hering, Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. Vortrag in der Wiener Akademie 1870. Almanach d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. 20. Jahrg. Wien 1870.
- Hertwig, G., Die Entfaltung der Erbanlagen. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Bd. 27, 1922.
- Hertwig, O., Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. — Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36, 1890. — Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft 1. Präformation oder Epigenese. Jena 1894. — Das Werden der Organismen. 3. Aufl. 1921.
- Jennings, H. S., Heredity, variation and evolution in Protozoa. Journ. of exp. Zool. Vol. 5, and Proc. Amer. Philos. Soc. Vol. 47, 1908.
- Johannsen, W., Elemente der exakten Erblickkeitslehre. Jena 1909.
- Jollas, V., Experimentelle Protistenstudien. I. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 43, 1921.
- Klebs, G., Über künstliche Metamorphosen. Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. 25, 1906. — Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von *Sempervivum*. Sitz.-Ber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss. Mathem.-naturwiss. Kl. 5. Abhandl. Jahrg. 1909. — Studien über Variation. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 24, 1907. — Über Probleme der Entwicklung. Biol. Centralbl. Bd. 24, 1904.
- Lang, Arnold, Über Vererbungsversuche. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 1909.
- Merrifield, Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all stages. Transact. Entomol. Soc. London, 1890—1894. — Recent examples on some Lepidoptera of extreme temperature applied in the pupal stage. Proceed. of the South London entomol. and nat. hist. Soc. 1897.
- Minot, Sedgwick, Über die Vererbung und Verjüngung. Biol. Centralbl. Bd. 15, 1895.
- Muller, H. J., The origin of variations. The Americal Naturalist, Vol. 56, 1922.
- Nussbaum, M., Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18, 1880. — Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Ebenda. Bd. 41, 1893.
- Orth, J., Über die Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften. Festschr. für Albert von Kölliker. Leipzig 1887.

- Osborn, Alte und neue Probleme der Phylogenese.** Merkel-Bonnets Ergebnisse. 1894.
- Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie.** Bd. 1. 1897, Bd. 2. 1904.
- Pietet, A., Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons.** Mém. de la Soc. de physique et d'hist. nat. de Genève. 1905.
- Przibram, H., Die Umwelt des Keimplasma.** 1. Arbeitsprogramm. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 33. 1912.
- Rignano, Eug., Über die Vererbung erworbener Eigenschaften.** Hypothese einer Centro-epigenese. Leipzig 1907.
- Roux, W., Über die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften an zunehmender Vorgänge.** 2. Aufl. Leipzig 1913.
- Seferov, S., Die Umwelt des Keimplasma.** H u. V. Arch. f. Entw. Mech. Bd. 33 u. 34. 1912.
- Semon, Richard, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschlechts.** Leipzig 1904. 2. Aufl. 1908. — Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Rassenbiol. 4. Jahrg. 1907. — Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschr. d. naturwiss. Forschung, herausgeg. von Abderhalden. Bd. 2. 1910. (Siehe auch daselbst weitere Literatur!).
- Semon, R., Die Fußsohle des Menschen.** Eine Studie über die unmittelbare und die erbliche Wirkung der Funktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82. 1913.
- Staudfuß, Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28-jähriger Experimente.** Vortrag. Zürich 1905.
- Stieve, H., Über den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke der Tatonen.** Arch. f. Entw. Mech. Bd. 49. 1921.
- Tower, W. L., An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus Leptotarsa.** Washington, Published by the Carnegie Institution of Washington, 1906.
- Virchow, Deszendenz und Pathologie.** Virchows Arch. Bd. 103. 1887. — Rassenbildung und Erblichkeit. Bastian-Festschr. 1896.
- Weidenreich, Fr., Das Evolutionsproblem und der individuelle Gestaltungsanteil am Eintwicklungs-geschehen.** Vortr. u. Aufsätze über Entw. Mechanik. Herausgegeben von Roux. Heft 27. 1921. Springer.
- Weismann, Über die Vererbung.** Jena 1883. — Die Kontinuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885. — Zur Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1886. — Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionslehre. Jena 1886. — Vermutliche botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften. 1888. — Amphimixis oder: Die Vermischung der Individuen. Jena 1891. — Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena 1893. — Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895. — Über Germinalselektion. Extrait du compte rendu de séances du troisième congrès international de Zool. Leyden 1895, 1896. — Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894. — Vorträge über Deszendenztheorie. Bd. I u. 2. Jena 1902.
- Whitman, C. O., Evolution and Epigenesis.** Boston 1895.
- Yves, Delage, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale.** Paris 1895.
- Ziegler, Ernst, Können erworbene pathologische Eigenschaften vererbt werden, und wie entstehen erbliche Krankheiten und Mißbildungen?** Beitr. z. pathol. Anat. u. Phys. Bd. 1. 1886.
- Ziegler, Heinrich, Die Vererbungslehre in der Biologie.** Jena 1905.

### Literatur Kap. XXIX.

- v. Baer, Karl Ernst, Über Entwicklungsgeschichte der Tiere.** Beobachtung und Reflexion. 1828.
- Haeckel, Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte der Menschen.** 4. Aufl. 1891.
- Hertwig, Oscar, Über die Stellung der vergleichenden Entwicklungslehre zur vergleichenden Anatomie, zur Systematik und Deszendenztheorie.** (Das biogenetische Grundgesetz, Palingenese und Cenogenese.) Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre. Bd. 3. 3. Teil. 1906. — Das biogenetische Grundgesetz nach dem heutigen Stande der Biologie. Internat. Wochenschr. Jahrg. 1. 1907.
- Hertwig, Richard, Lehrbuch der Zoologie.** 13. Aufl. 1922.
- Mehnert, Biomechanik, erschlossen aus dem Prinzip der Organogenese.** Jena 1898.
- Osborn, Alte und neue Probleme der Phylogenese.** Merkel u. Bonnets Ergebnisse. Bd. 3. 1894.
- Vialleton, L., Un problème d'évolution.** Paris 1908.

**Literatur Kap. XXX.**

- Haeckel**, Die Gasträatheorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreichs usw. Jenaische Zeitschr. Bd. 8, 1874.
- Hertwig, Oscar und Richard**, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878. — Studien zur Blättertheorie. Heft I. Die Aktinien. Heft II. Die Chätognathen. Heft III. Die Cölomtheorie. 1879—1881.
- Hertwig, Oscar**, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. 10. Aufl. Kap. IV. 1915. — Zeit- und Streifragen in der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese. 1894. S. 97; Gedanken zu einer Entwicklungstheorie der Organismen.
- His**, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. 1868. — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. 1871.
- Pander**, Beiträge zur Entwicklung des Hühnchens im Ei. Würzburg 1817.
- Ray-Lankester**, On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals etc. Annals and Mag. nat. Hist. Vol. 11, 1873.



# Register.

- Abortiv Eier 292.  
Abscherung 594.  
Abutilon Thompsonii 630.  
Acetabularia 371.  
Achromatische Kernfigur 198.  
Actinosphaerium 180. Kernteilung 218, 220.  
Addison'sche Krankheit 578.  
Aderlaß. Einfluß auf Blutbildung 663.  
Apfelsäure als Lockmittel für Samen-  
fäden der Farne 190, 372.  
Aequationsteilung 290.  
Aequivalenz der männlichen und weib-  
lichen Erbmasse 405.  
— der Kernsubstanz bei der Befruchtung  
285, 405.  
Aethalium septicum 172, 176, 188.  
Affinität, sexuelle 345, 369, 377, 390. Be-  
einflussung durch Eingriffe 384.  
— Vegetative und sexuelle 505.  
Ahnenplasmatheorie 410.  
Akromegalie 671.  
Aktinien-Symbiose mit Algenzellen 526.  
Albicatio 629.  
Aleuron 98.  
Algen 140, 336.  
— Zellkolonien 494, Symbiose 526.  
Alkohol (Narkose) 87.  
Allolobophora (transplantiert) 509.  
Alveolarschicht von Spumoiden 25.  
Ameisen 562, 618.  
Aminosäuren 12.  
Amitose 240.  
Amöbe. Bewegung derselben 131.  
— Kernteilung 223.  
— Nahrungsaufnahme 79.  
— Reizung 181.  
Amphiasier 207.  
Amphibien, artfremd. Bastarde 380.  
— Merogonie 368.  
— Parthenogenese 360, 362.  
Amphimixis 293.  
Amphioxuseier auf Teilstadien durch  
Schütteln zerlegt 640.  
Amyloplasten 101, 104.  
Anaphase 198, 202.  
Anästhetika 184.  
Anästhetika, Wirkung auf Mimosa, auf  
Eier und Samentöden 185, 186.  
Anbaustoffwechsel 68.  
Anencephalie von Frosch- und Axolotl-  
embryonen 619.  
Anilinfarben 38. Aufnahme in die lebende  
Zelle 88.  
Animalkulisten 399.  
Anisogameten 329, 718.  
Anlage eines Organismus 397, 401, 411,  
425, 745.  
Entfaltung der Anlagen 432, 458.  
Latente 422. Dominierende 422.  
Rezessive 422.  
Anlagepaar 412, 429.  
Antennaria (Parthenogenese) 353.  
Antherium. Mechanisches Gewebe 597.  
Antheridien 370, 718.  
Antikline Teilebene 252.  
Antimeren 490.  
Antipode 319.  
Apfelbaum, Verhalten beim Pfropfen 506.  
Aphiden 308, 351.  
Apogamie 351, 366.  
Aponurose 683.  
Apposition 105, 126.  
Arabis, Vergamung 632.  
Arbeitshypertrophie 665.  
Arbeitsteilung 544, 784.  
Gesetz der physiologischen 544  
in der menschlichen Gesellschaft 545  
im Zellenstaat 547.  
zwischen chlorophyllhaltigen und chlo-  
rophyllfreien Pflanzenzellen 547  
zwischen ober- und unterirdischen  
Pflanzenteilen 548  
zwischen den verschiedenen Geweben  
549, 784.  
Architektur der Chromosomen 314, 430  
der Knochenpongosa 598.  
Actin cava. Experimenteller Beweis für  
Vererbung 719.  
Arsen. Einfluß auf Knochenwachstum  
615.  
Artergenshatten der Zelle und Gewebe  
559.  
Artgleichheit der Zelle und Gewebe 560.

- Artemia salina* und *Mühlhausenii* 615.  
*Arthritis fungosa* 577.  
 Artzelle. Begriff derselben 492, 514, 559.  
 Artzelle. Beweise für die Ansicht, daß alle Zellen eines Organismus Träger der Arteigenschaften sind 514.  
*Arum maculatum*. Mechanisches Gewebe 597.  
*Ascaris megalocephala*. Kernteilung 203, 205.  
 — — Diminution des Chromatins 212, 452.  
 — — Reduktionsteilung der Samenzellen 287.  
 — — Reduktionsteilung der Eizellen 299.  
 — — Corps résiduels 581.  
 — — Befruchtung 283.  
 Aschenanalysen von Fucusarten 78.  
 Ascidie. Heteromorphose 689. Selbststerilität 376.  
 — Ei 656, 703.  
*Asciidiella aspersa*. Experiment von Chabry 641.  
*Aspidium*. Apogamie derselben 367.  
 Assimilation 68, 73, 608.  
 Atmung 73—76. Atmungsferment 75.  
 — intramolekulare 74.  
 Attraktionsphäre 197. -Zentren 198.  
 Atrophie 571, 684.  
 Ausflockung 14.  
 Ausstülpung von Epithelmembranen 778.  
 Auster. Veränderung der Schale 615.  
 Autonomie des Chromatins 310.  
 Avidität 91.  
**Bakterien als Reagens auf Sauerstoff** 188.  
 — anaërobe 74. Autotrophie 70.  
 — Teilungsgeschwindigkeit 69.  
 Bakterienfalle 192.  
 Basalkörperchen 145, 147.  
 Basedowkropf 670.  
*Basidiobolus ranarum*. Einfluß der Ernährung auf Bildung der Geschlechtszellen 347.  
 Basis bei abgetrennten Pflanzenteilen 585.  
 Bastardbefruchtung 363, 378, 420, 451.  
 Bastarde 378, 382.  
 Bastardendosperm 321.  
*Batrachospermum* 604.  
 Bausteintheorie 502.  
 Baustoffwechsel 68.  
 Becherzelle 97.  
 Befruchtung 276, 387, 395.  
 — des Echinodermeneies 280.  
 — von *Ascaris meg.* 283.  
 — von Phanerogamen (*Lilium Martagon*) 319.  
 — von Gymnospermen 328.  
 — der Heliozoen 330.  
 — der Infusorien 325.  
 — der Vorticellen 329.  
 — der Noctilucae 332.  
 — der Desmidiaceen 332.  
 — der Zygnemaceen 334.  
 — von *Spirogyra* 335.  
 Befruchtung, von *Mongecotia* 335.  
 — von Botrydium und *Clothrix* 337.  
 — von Phäosporeen 338.  
 — der Algen 336.  
 — isogame, oogame 337.  
 — der Cutleriaceen 339.  
 — der Fuaceen 339.  
 — vegetative bei Pflanzen 320.  
 — der Volvocineen 339.  
 — von kernlosen Plasmastücken (Mero-  
 gonie) 367.  
 Befruchtungsbedürftigkeit 344, 348.  
 Befruchtungsprozeß 279, 344, 387.  
 Beröf-Ei zerlegt und zu Teilbildungen ge-  
 züchtet 653.  
 Betriebsstoffwechsel 68, 73.  
 Bewegungserscheinungen des Protoplasma  
 130. s. Protoplasmabewegung.  
 — von Ölgemischen 138.  
 — der Geißel- und Flimmerzellen 139.  
 — der kontraktiven Vakuolen 148.  
 — infolge von Zug 150.  
 — bei Erwärmung 168.  
 — bei Lichtreiz 173.  
 Bienen 300—303, 348, 562, 617.  
 Bienenei 300.  
 Bildungstrieb 400.  
 Bindegewebe. Umgestaltung durch Zug.  
 Spannung, Abscherung 683.  
 — Metamorphose 574.  
 Bindegewebsfibrillen 118.  
 Binnenbläschen von *Thalassicolla* 244.  
 Bioblasten 28, 62, 63, 65, 108, 402.  
 Biogenesis. Theorie der 539, 583, 632, 639,  
 752, 760, 772, 785.  
 Biogenetisches Grundgesetz 760.  
 Biologische Reaktionen 516.  
 Biologische Verbindung 502, 738.  
 Biophoren im Keimplasma 64.  
 Birnbaum. Pflanzung 566, 628.  
 Blattgrün 72, 102.  
 Blausäure. Einfluß auf Atmung 75.  
 Blutbildung 663.  
*Bonellia* 719, 722.  
*Botrydium* 175, 337.  
*Branchipus* 615.  
 Brechungslinie bei der Zellteilung 252,  
 256.  
 Brennesselbastarde 421.  
*Bryonia* 728.  
*Bryopsis* 500, 624.  
 Buche. Einwirkung des Lichts auf die  
 Blattbildung 605.  
**Cachexia thyreopriva** 668.  
 Cänogenese 765.  
 Carcinom 632, 696.  
*Cardamine pratensis*. Selbststerilität 376.  
*Caulerpa crassifolia* 500, 624.  
 Causae externae und internae 152. Causa  
 efficiens 161.  
 Cellulosemembran 124.  
 Centriol s. Zentriol.  
 Centrosoma s. Zentrosom.  
 Cephalopodenei-Teilung 262, 708.

- Cerianthus. Heteromorphose 688.  
 Characeen. Rotation 134.  
 — Kern 243.  
 — Parthenogenese 351.  
 Chemische Reize 183, 613, 662.  
 — — bei der Kernteilung 226.  
 Chemomorphosen 613.  
 Chemorezeptoren 91.  
 Chemotaxis 166, 187.  
 Chemosynthese 72.  
 Chemotherapie 91, 538.  
 Chemotropismus 157, 188.  
 — von Aethalium 188.  
 — Bakterien und Infusorien 188.  
 — der Samenfäden 190.  
 — der Lymphkörperchen 193.  
 Chermes viridis 632.  
 Chimäre (pflanzliche) 517.  
 Chloral. Wirkung auf Eier und Samen-  
 fäden 186.  
 — auf Kernteilung 226.  
 Chloroform 187.  
 Chlorophyll 72, 102.  
 — Bedeutung für pflanzliche Formbil-  
 dung 547, 773.  
 Chlorophyllfunktion 72.  
 Chlorophyllkorn 102, 103, 178.  
 Chlorophyllwanderung bei Lichtreiz 177.  
 Chloroplast 101.  
 Chlorose bei Pflanzen 614.  
 Chondriosomen 107.  
 Chromatin 35, 737.  
 Chromatindiminution 212, 452.  
 Chromatinelimination 355, 362, 381.  
 Chromatische Kernfigur 198.  
 Chromatolyse 581.  
 Chromatophoren 101, 103, 111.  
 Chromidien 111, 113.  
 Chromiolen 37, 63, 237.  
 Chromoplast 101.  
 Chromosomen 63, 214, 428. Zahlengesetz  
 234, 288.  
 Chromosomenindividualität 204, 236, 738.  
 Chromosomenkonjugation 314, 331, 430.  
 Cione intestinalis. Heteromorphose 689.  
 Clavellina. Teilung 708.  
 Closterium 332.  
 Cnidocil 117.  
 Coferment der Atmung 74.  
 Cölenteraten 117, 151, 503, 641, 779.  
 Cöloblast 498. Vergleich mit vielzelliger  
 Pflanze 509.  
 Cölarlarve 779.  
 Coloradokäfer. Experimente von Tower  
 611, 759.  
 Corps résiduels 232, von Ascaris 581.  
 Crataegomespilus 518.  
 Crista sternalis. Entwicklung bei Flug-  
 vögeln 660.  
 Crossing-over 430.  
 Ctenophorenei. Zerlegt und zu Teil-  
 bildungen gezüchtet 653.  
 Cuticula. Cuticulargebilde 128.  
 Cutleriaceen. Befruchtung 338.  
 Sexuelle Affinität 369.  
 Cynthia 656.  
 Cytisus Adam 318, 628.  
 Cytoblast 191.  
 Cytoblastem 7, 191.  
 Daphnioden. Parthenogenese 354, 389.  
 Dauererei 353, 389.  
 Dauermodifikation 454, 748.  
 Dauerstoffe der Zelle 715.  
 Daumenschwiele der Froschmännchen  
 673.  
 Deckglaskultur 696, 699.  
 Degeneration 580.  
 — des Kerns 231, 581.  
 Dehydrierung 76.  
 Dentalium 655.  
 Desmidiaceen 332.  
 Diapedesis 193.  
 Dihybride 425.  
 Diminution des Chromatins 212, 452.  
 Dimorphismus der Spermatozoen 363, 725.  
 — der Eier 369, 721.  
 Dinophilus. Eidmorphismus 721.  
 Diploide Kerne 234, 350.  
 Diplont 718.  
 Dispergens 11.  
 Dominanz (der Anlagen) 422. Disperme  
 315, 449.  
 Doppelmißbildungen 642, 648.  
 — von Amphioxus 643.  
 — vom Frosch 645.  
 Doppelmißbildungen von Fischen, Rep-  
 tilien, Vögeln 647.  
 Dotterhaut 282.  
 Dotterkern 114, 264.  
 Dottermaterial. Einfluß auf den Verlauf  
 der Ontogenese 715.  
 Dotterplättchen 98.  
 Drosophila 428, 449, 725, 729, 747.  
 Druck. Einfluß auf Gestaltung 591.  
 Druckbalkchen 609.  
 Druckgürtung 595.  
 Drucklinien 599.  
 Drüsenentwicklung 780.  
 Drüsengranula 109.  
 Duplicitas anterior 646.  
 Echinodermen. Eitelung 296.  
 Befruchtung 292. Überfruchtung 315.  
 Künstliche Parthenogenese 358. Ba-  
 stardierung 379.  
 Echinodermeneier komprimiert 266.  
 Ei. Eigenschaften desselben im Entwick-  
 lungsprozeß 701; polare Differenzie-  
 rung 703; bilateral symmetrischer Bau  
 703; als Träger der Arteneigenschaften  
 701; Unterscheidung von drei Perioden  
 in seiner Entwicklung nach Verschie-  
 denheit der chemischen Prozesse 702  
 bis 716.  
 Einschachtelungstheorie 499.  
 Einstülpung 778.  
 Eiweißprozeß 286, 703.  
 Eiweißkristalle 98.  
 Eiweißmolekül 11, 64.  
 Ektocarpus 318.

- Elektrische Reize 179.  
 Elementarorganismus 9, 554.  
 Elementarteil. Elementarereinheit 3.  
 Elimination von Chromatin 381.  
 Embryo. Einfluß auf den Mutterorganismus 630, bei Pflanzen 631, bei Tieren 630.  
 Embryosack der Phanerogamen 264, 319.  
 Empfängnisfleck (bei Algen) 339.  
 Empfängnishügel des Eies 281.  
 Emulsionskolloide 14.  
 Energie, spezifische 157, 543.  
 Endosperm 321, 531.  
 Entkernungsexperiment 447.  
 Entwicklungserregung 387.  
 Entwicklungstheorien 401, 539.  
 Epheu. Lichtwirkung 603.  
 Epigenese 339, 735.  
 Epistylis. Befruchtung 329.  
 Epithelkörper 667.  
 Epithelmembran. Wachstum derselben 777.  
 Erbmasse 405, 454.  
 — Äquivalenz derselben 405.  
 — Verteilung derselben auf die Zellen 406.  
 — Verhütung der Summierung 409.  
 — Teilbarkeit derselben 408.  
 — feinere Organisation derselben 402.  
 Ergastische Substanzen 93.  
 Ernährung. Einfluß auf Tiere 616; Einfluß auf Geschlecht 729.  
 Ersatzstoffwechsel 68.  
 Erythroblasten 664.  
 Eudendrium racemosum 606.  
 Eudorina. Befruchtung 347. Teilung 221.  
 Euglena viridis 222.  
 Enmitotische Reifungsteilung 295.  
 Evolutionstheorien 398, 735.  
 Explantation 695, 698.  
 Faktoren des organischen Entwicklungsprozesses 539, 540; äußere 583; innere 633, 658; in der Zelle gelegene 700.  
 Faktorenaustausch 430.  
 Faktorenkoppelung 428.  
 Faltenkranz des Froscheies 257.  
 Farbkörper der Pflanzenzelle 101, 103.  
 Farbstoffe. Aufnahme in die lebende Zelle 88.  
 Fascien 683.  
 Femur. Architektur des Femurkopfes 599.  
 Fermente 71.  
 Fett 96.  
 Fibrille 99, 118.  
 Filarthemie von Flemming 28.  
 Flagellaten 140.  
 Flechten. Symbiose 523, 631.  
 Flimmerepithel 145.  
 Flimmern 139. Flimmerbewegung 139 bis 148. Entstehung der Flimmern 139.  
 Fötale Rachitis 669.  
 Formative Tätigkeit der Zelle 92.  
 Formbildung bei den Pflanzen 772.  
 — bei den Tieren 775.  
 Fortpflanzung der Zelle 194.  
 Fragmentierung des Kerns 240.  
 Fritillaria imperialis. Kernteilung im Embryosack 215.  
 — — der Pollenzellen 216.  
 Froscheier komprimiert 267, 638.  
 — durch Zentrifugalkraft in meroblastischen Typus umgewandelt 590.  
 — überreife 730.  
 Fucaceen. Befruchtung 339. Merogonie 369.  
 Funaria hygrometrica (Lichtwirkung) 604.  
 Fundulusembryonen 507, 620.  
 Funktion 540. Ihr Verhältnis zur Struktur 541. Wichtigkeit konstanter Verhältnisse für Ausbildung besonderer Funktionen 540.  
 Funktionelle Selbstgestaltung. Kritik des Ausdrucks 542.  
 Funktionelle Selbstgestaltung. Gestalt und Struktur 542.  
 Funktionsprinzip von Fechner 754.  
 Funktionswechsel 573.  
 Furchungskern 283.  
 Furchungsprozeß des Eies 256—269, 704 bis 710.  
 Gallen 632.  
 Gallerte 14.  
 Gallwespe 632.  
 Galvanotropismus. Galvanotaxis 157, 180.  
 Gametangien 337.  
 Gameten 425.  
 Gärung 74.  
 Gasträatheorie 705.  
 Gastropodenei (Furchung) 710, 712.  
 Gastrula 710, 776.  
 Gedächtnis. Vergleich mit dem Vererbungsvermögen 753.  
 — als Funktion der organischen Materie 753.  
 Gefäße der Pflanzen 4.  
 Gefäßsystem 681.  
 Geißeln 140.  
 Gel 14.  
 Gemmulae (Darwins) 63.  
 Gen 401, 428, 456, 458, 739.  
 Generationswechsel 278.  
 Genkoppelung 428.  
 Genotypus 738, 745.  
 Geotropismus 157, 585.  
 Gerüsttheorie des Protoplasma 24.  
 Geschichte der Zellentheorie 4—7.  
 — der Protoplasmatheorie 7—9.  
 Geschlechtsbestimmung 303, 717—734.  
 Geschlechtscharaktere, sekundäre 672 bis 680.  
 — konkordante 680.  
 Geschlechtsgebundene Vererbung 725.  
 Geschlechtschromosomen (sex chromosomes) 303—310, 679, 725.  
 Geschlechtsdifferenzen 342, 719.  
 Geschlechtsdimorphismus der Vorticellen 329.

- Geschlechtsdimorphismus der *Bonellia* 719.  
 Geschlechtskern der Infusorien 325.  
 Geschwülste. Pathologische 632.  
 Gesetz der Erhaltung der Kraft 68.  
 — der physiologischen Arbeitsteilung 544.  
 — der konstanten Verhältnisse 540.  
 — der physiologischen Integration 549.  
 Gewebe. Arteigenschaften und histologische Eigenschaften derselben 560.  
 Gleichgewichtsebene des Eies 706.  
 Gletschbewegung 131.  
 Glykogen 96.  
 Gonomerie des Kerns 311.  
 Granula 28, 106.  
 Granulathorie von Altmann 28.  
 Gravitation 584.  
 Gregarinen. Entwicklungszyklus derselben 561.  
*Gromia oviformis*. Bewegung 133.  
 Grundstock beim Pfropfen 505.  
**Haftdrucktheorie** 87.  
 Hahnenfedrigkeit 672.  
 Halbkern siehe haploider Kern.  
 Halbseitenzwitter 679.  
 Hämatoblasten 664.  
 Hämoglobinurie bei Transfusion disharmonischen Blutes 514.  
 Hämolyse 517.  
 Haploider Kern 234, 295, 350, 435.  
 Haploint 718.  
 Harnbildung 665.  
 Harnfähige Substanzen 665.  
 Hauptkern der Infusorien 325.  
 Hauptspindel der Infusorien 327.  
 Hautplasma 22.  
 Hautschicht der Zelle 22, 84.  
 — des Eies von *Rana* 22.  
*Hedera helix* (Lichtwirkung) 603.  
 Hektocotylus 490.  
 Heliotropismus 157, 174.  
 Heliozoen. Befruchtung 330.  
 Hermaphrodit 679, 730.  
 Hermaphroditismus des Kerns 394.  
 — bei Pflanzen und Tieren 679, 730.  
 Herz 682.  
 Heterochromosom 303, 310, 679, 725.  
 Heteromorphose 688.  
 Heterozygote 425.  
 Hirnanhang 670.  
 Histologische Differenzierung 714, 784.  
 Histologisches System, ein künstliches 558.  
 Hoden. Transplantation 672, 674, 698, 733.  
 Homozygote 424.  
 Hormone 662, 674, 733.  
 Hornhaut. Interzellularbrücken 534.  
 Hyaloplasma 22.  
 Hydra. Transplantation zwischen fusca und viridis 507.  
 — Polarität 568.  
 — Regeneration 685.  
 Hydrocharis 134.  
 Hydrodiktyon. Experimente 346.  
 Hydrophyten 621.  
 Hydrotropismus 189.  
 Hyperplasie 580.  
 Hypertrophie 570.  
 — der Hypophysis 670.  
 — des Muskelgewebes 681.  
 — der Niere 665.  
 Hypophyse. Hypertrophie nach Exstirpation der Schilddrüse 670.  
**Idioplasmie** als innerer Faktor des Entwicklungsprozesses 700, 716, 737, 745.  
 Idioplasmathorie 401, 412, 418, 429, 493, 559, 563, 716, 735.  
 Idiozoma 111.  
 Inaktivitätsatrophie 571.  
 Individualitätsbegriff 489.  
 Individualität der Chromosomen 201, 236.  
 Individualitätsstufen im Organismenreich 489.  
 Individuum, morphologisches und physiologisches 490.  
 genealogisches (Huxley) 490.  
 Individuum erster Ordnung, die Artzelle 491.  
 — zweiter Ordnung, Zellkolonien 494.  
 — Personen 497.  
 — dritter Ordnung, Tierstock 502.  
 Infektionsgeschwülste 527.  
 Infusorien 270.  
 — Befruchtungsbedürftigkeit 345, 347.  
 — Befruchtung 325.  
 — Galvanotropismus derselben 180.  
 — Kernteilung 217.  
 Inkrustation der Zellhaut 125.  
 Innere Sekretion 662, 672.  
 Inotagen 122.  
 Insektenei 264.  
 Integration 549.  
 Interzellularbrücken bei *Volvox* 530.  
 — bei Pflanzen 531.  
 — bei Tieren 533.  
 Interzellulärsubstanz 129.  
 Intersexualität 734.  
 Intramolekulare Atmung 74.  
 Intrazelluläre Pangenese 538.  
 — Verdauung 78.  
 Intussuszeption 126.  
 Invagination 778.  
 Inzucht 395.  
 Ionen H. 13.  
 Irritabilität der Zelle 151.  
 Isogonie 329, 337.  
 Isogamet 718.  
**Kaktusarten**. Verhalten beim Pfropfen 506.  
 Kaltestarre. Kaltetod 167, 168.  
 Kapann 672.  
 Karyokinese 196, 239.  
 Karyosom 45, 218, 221.  
 Karyolyse 231.  
 Karyorhexis 582.  
 Karzinom 632.  
 Kastration 672, 677.

- Katatonose 16.  
 Kausalgesetz (ontogenetisches) 398, 492, 766.  
 Kausalitätsgesetz in seiner Anwendung auf den Organismus 152, 786.  
 — Verschiedene Formen d. Kausalität 154.  
 Keimblase 710, 776.  
 Keimbläschen, Keimfleck 45, 46, 703.  
 Keimblatt 775.  
 Keimbahnkörper 452.  
 Keimflecke von Mollusken 48.  
 — von *Asteracanthion* 49.  
 Keimkern 283.  
 Keimplasmatheorie von Weismann 634, 639, 752.  
 Kern s. Zellkern.  
 Kerndeneration 581.  
 Kernidioplasmatheorie 404, 429, 454, 716, 735.  
 Kernfärbung 35.  
 Kerngerüst 42.  
 Kernkörperchen 38, 49.  
 Kernlose Elementarorganismen 52.  
 Kernmembran 40, 194.  
 Kernplasmarelation 34, 432—442.  
 Kernsaft 40.  
 Kernsegmente. Spaltung derselben 196, 197.  
 — Zahl bei der Reduktionsteilung 234, 288.  
 — bei der Befruchtung 285.  
 — bei Pflanzen 215, bei Protisten 217.  
 Kernsegmentierung 196. Bedeutung derselben 239.  
 Kernspindel. Entstehung 196, 210.  
 Kernstruktur 41.  
 Kernsubstanz 34.  
 — als Träger der Arteigenschaften 404, 429, 454.  
 — ihr Wachstum während der Eientwicklung 703.  
 Kernteilung 195, 196, 215—224. Beeinflussung derselben durch Eingriffe 224—233.  
 — pathologische 224, 228.  
 — mehrpolige 226—230.  
 — erbgleiche 408, 635.  
 Kernwachstum 233.  
 Kernzerschnürung 240.  
 Klümpchentheorie von Arnold und Purkinje 8.  
 Kniegelenksankylose 601.  
 Knochenarchitektur 598.  
 Knochenentwicklung, gestört bei *Cachexia thyroopriva* 668.  
 Knochenfraktur 601.  
 Knochenmark 664.  
 Knochenpongiosa 598.  
 Knöllchenbakterien 71.  
 Knospenfurchung 227.  
 Knospung der Zelle 260.  
 Körnerplasma 22.  
 Kohlensäureaufnahme 72.  
 Kolloid, kolloide Stoffe 13, 30, 60.  
 Kolibri 660.  
 Kompression von Ekrinodermeneiern 266.  
 — von Froscheiern 267.  
 Konjugaten. Befruchtung 332. Parthenogenese 366.  
 Konjugation der Chromosomen 314, 430.  
 Konjugationsepidemie der Infusorien 325, 392.  
 Konkordante Geschlechtscharaktere 680.  
 Kontinuität der Generationen in der Entwicklung 272, 735, 745.  
 Kopfknopf der Cephalopoden (Interzellularbrücken) 534.  
 Körnerplasma 22.  
 Korrelationen 632.  
 — zwischen Embryonalzellen 632.  
 — auf späteren Stadien der Entwicklung und beim Erwachsenen 658.  
 — bei Pflanzen 658.  
 — zwischen oberirdischen und unterirdischen Teilen 659.  
 — Gipfelbetrieb bei der Fichte 659.  
 — bei Tieren. Kolibri 660.  
 — Einteilung 662.  
 — chemische 662.  
 — mechanische 680.  
 Kraftwechsel der Zelle 68.  
 Kran, Konstruktion desselben 599.  
 Kreislauf des Lebens 70, 276.  
 Kretinismus 669.  
 Kreuzung bei *Acetabularia* 371.  
 — bei Pflanzen 379.  
 — bei Echinodermen 379.  
 — bei Amphibien 380.  
 — bei Vögeln 382.  
 — Nutzen derselben 384, 395.  
 Kristall, Vergleich mit Organismus 651.  
 — Regeneration 693.  
 Kristalloide Stoffe 60.  
 Kropfexstirpation 670.  
 Lamarcksches Prinzip, Lamarckismus 752, 786.  
 Latente Eigenschaften 422.  
 Lebenseigenschaften der Zelle 67.  
 Lebenseinheit, pflanzliche und tierische 3.  
 Lebenskraft 151.  
 Leber 666.  
*Lepidium radicans* 603.  
 Leptinotarsa. Experimente von Tower 611, 750.  
 Leukozyten. Chemotropismus ders. 192.  
 — Aufnahme fester Körper 80.  
 Leukoplast 101, 105.  
*Leukophrys patula* 345.  
 Licht. Einfluß auf organische Prozesse 173, 602.  
 — von verschiedener Brechbarkeit 73, 176, 608.  
 Lichtbilder auf Pflanzenblättern 103.  
 Lichtempfindlichkeit der Algenschwärmer 174.  
 Lichtreize 173.  
 Lichtstimmung 175, 176.  
 Lichtwirkung bei *Aethalium*, *Pelomyxa*, Chromatophoren 173—176. Pigment-

- zellen 173. Euglena, Schwarmsporen 174—176.  
 Limb des Kerns 39.  
 Linsenregeneration 691.  
 Lipoide 13.  
 Lipoidtheorie der Narkose 87.  
 Lithiumlarven der Seeigelleie. 619.  
 Lochkerne 33, 243.  
 Löwenmaul, Bastardierung 428, 457, 747.  
 Lumbricus, transplantiert 509.  
 Lymantria 512, 733.  
 Lymphkörperchen, Bewegung derselben 131.  
 — Teilung 240.  
 — Zentralkörperchen 56.  
 — Lochkerne 242.  
 Lycæna, Saisondimorphismus 609.  
 Maispflanzen, Bastardierung 425.  
 Makrogameten 329.  
 Makrosporen 718, 721.  
 Makronucleus der Infusorien 325, 454, 747.  
 Marsilia, Parthenogenese 352.  
 Maschinenwesen, verglichen mit dem Organismus 162.  
 Mechanische Einwirkungen 162, 591.  
 — Gewebe 595.  
 — — bei Pflanzen 596, 774.  
 — — bei Tieren 598.  
 — Reize 182.  
 Mechanomorphosen 680.  
 Mehrfachbefruchtung 186.  
 Melandrium 727, 729.  
 Membran der Zelle 22, 84.  
 Mendelsche Regeln 420—431.  
 Merogonie 367.  
 Merozyten 230, 264.  
 Merkmalspaar 421.  
 Mesenchymgewebe 782.  
 Mesocarpus (Lichtwirkung) 177.  
 Mesoderm 779.  
 Mesothorium s. Radium.  
 Mestombündel 596.  
 Metameren 490.  
 Metamorphose von Froschlärven 618.  
 — der Gewebe 573.  
 Metaphase 198, 200.  
 Metaplasie 573.  
 Metaplasma 92, 99, 100, 117.  
 Methylenblauwirkung auf Samenfäden 186.  
 Mikrogameten 329.  
 Mikrogromia socialis 496.  
 Mikronucleus der Infusorien 325, 454, 747.  
 Mikroorganismen, Kerne derselben 52.  
 — ihre Zerstörung durch Phagozyten 81.  
 — ihre Stoffwechselprodukte 193.  
 Mikrosporen 718, 721.  
 Milz 665.  
 Mimosa pudica 185.  
 Mionen (Meyer) 66.  
 Mirabilis Jalapa 421.  
 Mitochondrien 111, 112.  
 Mitom 28.  
 Mitose 196, pluripolare 226—229.  
 Mittelstück des Samenfadens 280, 408.  
 Mizelle (Mizellartheorie) 60.  
 Mizellarlösung 61.  
 Modifikation 748.  
 Molina, Mechanisches Gewebe 597.  
 Molluskenet 655, 703, 709.  
 Moneren 52, 270.  
 Monohybride 421.  
 Monophyletische Hypothese 768.  
 Mosakerei 652.  
 Mucigen 97.  
 Muskelbällen 119.  
 Muskelgewebe 681.  
 Mutation 725, 746.  
 Myotibille 119.  
 Myoide der Infusorien 119.  
 Myxodem 668.  
 Myxomyceten 189, Bewegung 131.  
 Myxosporidien 497, 632.  
 Nachwirkung 564, 754.  
 Nahrungsaufnahme 79, Nahrungsstoffe 70.  
 Nahrungspolymorphismus der Ameisen, Termiten und Bienen 617.  
 Nahrungsvakuole 82.  
 Narkose (Protoplasma, Mimose, Eier, Samenaden) 87, 184, 187.  
 Nebenkern der Infusorien 325.  
 Nebenniere 671.  
 Nebenschilddrüsen 667.  
 Nebenspindel der Infusorien 217, 327.  
 Nekrose 580.  
 Nematoden, Kerne in der befruchteten Eizelle 250, Parthenogenese 355.  
 Nervendurchschneidung, Einfluß auf die Entwicklung des Skeletts 684.  
 Drüsensekretion 571.  
 Muskulatur 572.  
 Nervenfibrillen 119, 537, 573.  
 Nervenwachstum 698.  
 Nesselkapsel 117.  
 Niere 665, Nierenhypertrophie, Nierenexstirpation 665.  
 Nikotin, Wirkung auf Samentaden 186.  
 Nisus formativus 400, 735.  
 Noctiluca, Befruchtung 332.  
 Nostochacee 495.  
 Nukleinsäure 13.  
 Nukleolarsubstanz 38.  
 Nukleolen 38, 46, 48.  
 — Schicksal bei Kernteilung 199.  
 Nucleocentrosoma 222.  
 Nucleoproteide 12.  
 Nutritive Reizung 579.  
 Ökonomischer Wachstumskoeffizient 69.  
 Ontogenese 761.  
 Ontogenetisches Kausalgesetz 398, 492, 766.  
 Oocyten 287.  
 Oogonien 286.  
 Oogenese 290, 300.  
 Opuntia Labour, Vereinigung mit Rhipsalis 506.  
 Organbildende Substanzen 634, 656, 715.  
 Organoide 100, 106, 139.  
 Organotrope 91.  
 Oscillariacee 495.

- Osmose 16, 85.  
 Ovarium, Transplantation 674.  
 Ovisten 399.  
 Ovogenese s. Oogenese.
- Palissadenparenchym 604.  
 Panaehüre 629.  
 Pandorina, Befruchtung 340.  
 Pangene 63.  
 Pangenes, intrazelluläre 538.  
 Pankreas 671.  
 Panspermie 273.  
 Parallelkonjugation der Chromosomen  
 314, 331, 430.  
 Parallelinduktion 751.  
 Paramäcien, Sauerstoff 189, Befruchtung  
 325, 347, Vererbung 747.  
 Paramitom 28.  
 Parasitropie 91.  
 Parthenogenese, natürliche 349.  
 - experimentelle 358, 366, 389.  
 - somatische 350, 357.  
 - generative 350, 357.  
 Perikline Teilebene 252.  
 Periklinalehimaere 522.  
 Permeibilität der Zelloberfläche 84-88.  
 Peronosporen, sexuelle Affinität 370.  
 Pflanzenanatomie 4.  
 Pfropfbastarde 517.  
 Pfropffrei 505, 517.  
 Pfropfung bei Pflanzen 506, 628.  
 - bei Tieren 507.  
 - s. Transplantation.  
 Phänotypus 738, 745.  
 Phäosporen, Befruchtung 338.  
 Phagozyten 81.  
 Phagozytose 81, 193.  
 Phanerogamen, Befruchtung 319.  
 Phosphor, Einfluß auf Knochenwachstum  
 615.  
 Photosynthese 72.  
 Phototaxis 174.  
 - der Algenschwärmer 175.  
 Phykomyces 723.  
 Phylloxera 308, Dimorphismus der Eier  
 636.  
 - Einfluß der Ernährung auf die Zeugung  
 347.  
 Phylogenese 761.  
 Physiologische Einheiten von Spencer 63.  
 Phytogenesis 5.  
 Pigmentzellen 111.  
 Pigmentierung, Vererbung 456.  
 Pigmentbildung 607, 608.  
 Pistazia (Pfropfung) 629.  
 Planaria, Heteromorphose 690.  
 Plasmaprodukt 117, 118, 123.  
 Plasmodium 498.  
 Plasmolyse 85, 126.  
 Plasome 63.  
 Plastosomen 38, 44.  
 Plateausches Gesetz 255.  
 Podophrya gemmipara, Entwicklungszyklus  
 derselben 561.  
 - Knospung 261.
- Polare Differenzierung des Eies 247, 703,  
 707.  
 Polarer Gegensatz zwischen Basis und  
 Spitze bei Pflanzen 585.  
 Pollfeld des Kerns 200.  
 Pollappen (des Molluskeneies) 655.  
 Pollenkorn, Pollenschlauch 319.  
 Pollenmutterzelle 323.  
 Polyhybride 428.  
 Polymorphe Tierstöcke 562, 617.  
 Polyommatus, Saisondimorphismus 610.  
 Polypeptiden 12.  
 Polyphyletische Hypothese 768.  
 Polyspermie 229, 315, 368.  
 Polzellen 261, 290, 292.  
 - parthenogenetischer Eier 355.  
 Postreduktionsteilung 298, 300.  
 Präformationstheorie 398.  
 Präreduktionsteilung 298, 300, 324, 331.  
 PräspERMATIDEN 288.  
 Prävalenzregel (Mendel) 422.  
 Präziptine 516.  
 Primordialschlauch 94.  
 Proben 272.  
 Progression in der Entwicklung 769.  
 Prophase 198.  
 Proportionales Kernwachstum 63, 294.  
 Proteine 11.  
 Proteus anguineus 607, Atmung 663.  
 Prothallium, Lichteinfluß 602.  
 Protomeren 62, 65.  
 Protonema 604.  
 Protoplasma, Erste Anwendung des  
 Namens 7.  
 - Untersuchung des Protoplasmakörpers  
 19, 30.  
 - Wassergehalt 11.  
 - chemische Zusammensetzung 11, 13.  
 Protoplasmabegriff 20.  
 Protoplasmabewegung 130.  
 - der Lymphkörperchen 131.  
 - der Amöben 131.  
 - der Myxomyceten 131.  
 - bei Gromia 133.  
 - der Pflanzenzellen 134.  
 - Erklärungsversuche 136.  
 Protoplasmastruktur 22.  
 Protoplasmatheorie, Geschichte derselben  
 7.  
 Protozoen (Befruchtung) 334.  
 Pseudogamie 352.  
 Pseudomitotische Reifungsteilung 295,  
 296.  
 Pseudopodien 131, 139.  
 Pyknose 231, 232, 582.
- Quitte, Verhalten beim Pfropfen 517, 628.
- Radiolarien, Skelett 123, Vielkernbildung  
 34, 244.  
 - Symbiose mit Algenzellen 526.  
 Radiumstrahlen, Einwirkung auf Kern-  
 teilung 232, auf Befruchtung 361, 364,  
 368, 412.  
 - auf Organismen 450, 612, 746.



- Rana, Geschlechtsbestimmung 730, Parthenogenese 360.
- Reduktionsteilung 290, 323, 382, 409.  
— bei Infusorien 327.  
— bei *Cosmarium* 334, 410.
- Regeneration 685.
- Regulationsier 640.
- Reifeprozess von Ei- und Samenzelle 286.
- Reine Linie 745.
- Reiz und Reizwirkung 154, 541.  
— Disproportionalität zwischen Reizursache und Reizwirkung 155.
- Reizbarkeit 151.
- Reize der Zelle 155–161.  
— thermische 166, 608.  
— elektrische 179.  
— chemische 183, 613.  
— mechanische 182, 591.  
— durch Belichtung 173.  
— zusammengesetzter Art 621.
- Reizleitung 158, durch Protoplasmaverbindungen 536.  
— durch Nerven 537.
- Reizursache 154–159.
- Reizwirkung 155, 159, 541.
- Reservekraft 665.
- Rheotropismus der Myxomyecten 132.
- Rhabditis 355, 730.
- Rhizopodien, Vereinigung mit *Opuntia* 506.
- Richtungskörper 220, 261, 292.
- Riesenzellen, Vielpolige Kernfiguren 230.
- Röntgenstrahlen s. Radium.
- Rohrzucker, Reizmittel für Samenfäden der Laubmoose 192.
- Rotation 134.
- Rotatorien 353.
- Rubus, Parthenogenese 352.
- Runkelrübe, Blütenbildung 614.  
— Transplantation 629.
- Saisondimorphismus 609, des Hodens 626.
- Salamanderlarven, Lichtwirkung 607, Wärme 608.  
— Regeneration 686.
- Salamandra maculata*, Kernteilung 198.
- Salzstoffwechsel 76.
- Samentaden als Träger der Arteeschaften 701.  
— Bau desselben 41, 152, 280.  
— von *Ascaris* 41.  
— Bewegung desselben 142.  
— Narkose desselben 186.  
— der Echinodermen 280.
- Samenkern 282.  
— sich in kernlosen Eistücken teilend 367.
- Samenspindel 229.
- Sammelchromosom 214, 431.
- Sarkode s.  
Sarkom 632.
- Sarkosporidien 632.
- Sauerstoff, Wirkung auf die Zelle 74, 488.  
— Wirkung auf *Aethalium* 188.  
— Wirkung auf Bakterien u. Infusorien 189.
- Schattenpflanzen 604.
- Schämme, Struktur derselben 25.
- Schleimhülle der Protoplasma 2.
- Schleimfüßen 131.
- Schleimkraft 594.
- Schilddrüse 641, 648, 667.
- Schilddrüsenextrakt 648, 669.
- Schilddrüsenhormone 669.
- Schleimhaut, Veränderung durch CO<sub>2</sub>-Luft 623.
- Schleimzelle 97.
- Schmelzungen *Sarcodimo phorum* 609.  
— Einfluß des Futters auf Färbung 645 der Temperatur 609.  
— Kastation 677.  
— Experimente zum Vererbungsproblem 749.  
— Geschlechtschromosomen 340, 729.
- Schubkraft und Schubspannung 594.
- Schwammparenchym 605.
- Schwanzflosse des Delfins 683.
- Schwärmsporien, ungeschlechtliche geschlechtliche 336.  
— Lichtwirkung 175.
- Schwerkraft, Einfluß auf Differenzierung der Zelle 584.  
— Einwirkung auf Pflanzen 584 auf Tiere 587.
- Seigeleiere, Durch Schütteln zerlegt 640 künstliche Parthenogenese 358 Bastardierung 418.
- Seigeleiarven, bei Kalkziehung gezüchtet 645.
- Schne 683.
- Sekund. Geschlechtscharaktere 672–680, Selbstbefruchtung 374.
- Selbstdifferenzierung, Einwände gegen den Begriff 160, 639.
- Selbststerilität 376.
- Sensible Periode 451, 453, 748, 750.
- Serumreaktion 546.
- Sexualcharaktere, sekundäre 672–680.
- Sexualhormone 674.
- Sexualitätsproblem 393, 717.
- Sexuelle Atmung 369, 373–384.
- Siebröhren, Interzellularbuncken derselben 531.
- Siphonophoren 504, 562.
- Skelett der Zelle 123.
- Sol 44.
- Solanum, Protoplasten 520.
- Somazelle 214.  
— Sommerewe 353.
- Spaltungsregel, Mendel 423.
- Spermatozyten 287.
- Spermatogenese 287, 300, 303.
- Spermatogonien 286.
- Spezielle Energie 157, 540 der Zelle 157.
- Spezieller Charakter der Zellen 557.
- Spezifität der Zellen 557, 582.
- Spindel s. Kernspindel.
- Spindelfasern 196.
- Spindelrestkörper 114.
- Spiraltypus der Furchung 703, 709.
- Sporogon 434, 447, Befruchtung 33, Parthenogenese 366.

- Spitze bei abgetrennten Pflanzenteilen 585.  
 Sporangien 265.  
 Spumoide, Spumoidstruktur des Protoplasma 5, 25.  
 Standortmodifikationen 622.  
 Stärke in der Pflanze gebildet 101.  
 Stärkebildner 101, 105.  
 Stärkekorn 104, 585.  
 Staphylococcus 193.  
 Stationärer Kern der Infusorien 327.  
 Statioeysten 585.  
 Statolithen 585.  
 Stereoblastulae 381.  
 Stereom, Stereomrippen 596.  
 Sterilität 382.  
 Stofftransport durch Protoplasmafäden 536.  
 — durch Säfte 537.  
 Stoffwechsel der Zelle 68—92.  
 Stoffwechselprodukte des Protoplasma 93.  
 — der Mikroorganismen als Reizmittel für Leukozyten 192.  
 Strahlenfiguren im Protoplasma 54, 198.  
 — im Ei der Echinodermen 206, 225.  
 Strychnin, Wirkung auf Samenfäden 186.  
 Struktur, Verhältnis zur Funktion 542.  
 — Verhalten der Reizbarkeit 157.  
 — Wichtigkeit konstanter Verhältnisse für Ausbildung besonderer Strukturen 542.  
 Subitancier 354.  
 Submikron 14.  
 Substitutionstherapie 670.  
 Suspensionskolloide 14.  
 Symbiose 523, 631.  
 — Flechten, Radiolarien, Aktinien 523, 524.  
 Symmetrieebene des Eies 706.  
 Synapsis 312, 323, 330, 382.  
 Syncytium 497.  
 Synergida 319.
- Taxis 165.  
 Teilbildungen von Seeegelleiern 640.  
 Teilbildungen von Amphioxus 640.  
 — von Ascidielle 641.  
 — von Triton 641.  
 — von Ctenophoren 653.  
 Teilebenen der Zelle, Lage derselben zueinander 251—255.  
 — Beeinflussung der Lage durch äußere Eingriffe 266, 269.  
 Teilung der Zelle s. Zellteilung 194.  
 — der Zentralkörperchen 197.  
 — der Kerne s. Kernsegmentierung, Kernzerschnürung, Vielkernbildung.  
 — der Chlorophyllkörner 102.  
 — der Trophoblasten 101.  
 — der Bioblasten und Gene 62, 402.  
 Teilungsregeln 246.  
 Telolecithal 264.  
 Telophase 198, 202.  
 Temperatur 166, 608.
- Temperatur-Einfluß auf Geschlechtsbestimmung bei Melonen, Gurken 608.  
 — — auf Färbung 608.  
 — Einwirkung auf die Zelle 166.  
 — auf Froscheier 170.  
 — Optimum, Maximum 168.  
 Termiten 562, 617.  
 Tetraden 287, 313.  
 Tetraploide Kerne 435.  
 Tetraster 228, 316.  
 Theorie der Biogenesis 539, 583, 632, 639, 760, 785.  
 — der Chromosomenindividualität 204, 236.  
 — der Evolution und Präformation 398.  
 — der Epigenese 399, 735.  
 — der organbildenden Keimbezirke 634, 715.  
 — der organbildenden Substanzen 656, 715.  
 — der direkten Bewirkung 752.  
 Thermische Reize 166, 608.  
 Thermostaxis 172.  
 Thymus 618, 671.  
 Thyreoiden 611, 618, 667.  
 Thyreoidektomie 667.  
 Thyreojodin 667.  
 Tierstock 502, 562.  
 Toxine 528.  
 Tradescantia 135.  
 Transformationen am Knochen 601.  
 Transfusion, Beweis für die Arteeschaffen der Zellen 514, 563, 637.  
 Transplantation bei Pflanzen 506, 628.  
 — harmonische und disharmonische 506.  
 — embryonale 648, 713  
 — bei Tieren 507.  
 — bei Hydra, Rana 507, Regenwürmern 509.  
 — artgleiche (homoplastische), artungleiche (heteroplastische) 509.  
 — von Ovarien und Hoden 513, 672, 674, 677.  
 — Krebszellen 696.  
 — von Periostr 513.  
 — von Schwanzspitzen (Bert) 511.  
 — Beweis für die Arteeschaften der Zelle 515, 637.  
 Transplantation, Beeinflussung von Pfropfreis und Grundstock 629.  
 Trianea bogotensis 134.  
 Trichiten 106.  
 Triaster 228.  
 Tritonei, zerlegt und zu Teilbildungen gezüchtet 642.  
 Tritonlarven, Regenerationen 686, der Linse 691.  
 Trophoplast 30.  
 Tropismus 165.  
 Trypanosomen 91.  
 Tuberkelbazillen 527, 632.  
 Tuberkulinwirkung 193.  
 Tubularia 587, 625.  
 Tüpfel, Interzellularbrücken 125, 532.

- Turgor (Turgescenz) der Pflanzenzelle 16, 85.
- Überfruchtung 229, 315.
- Überleben von Zellen und Geweben 694
- Überreife der Zeugungsprodukte 316, 694 730.
- Ulothrix 175, 337.
- Ultramikroskop 14.
- Ultrafiltration 14.
- Umkehrversuche beim Froschen, der Schwere entgegen 588.
- Unabhängigkeit der Merkmale 125.
- Unterlage beim Pfropfen 505.
- Urformen der Zeugung 330.
- Ursachen des Entwicklungsprozesses, äußere und innere 153, auflösende 159, Bedeutung der vielen Ursachen 160.
- Urzeugung 194, 269 275.
- Ustilago violacea 373, 723.
- Urtica, Bastard 421.
- Vakuolen 82, kontraktile 148.
- Vallisneria 134.
- Vanessa, Saisondimorphismus 609, - Experimente über Vererbung 749.
- Vaucheria, Wundheilung 441.
- Vegetationskegel, Konstruktion des Zellenetzes in demselben 252.
- Vegetationspunkte 252.
- Vegetative Affinität 505, Vermehrung 278.
- Veränderungsfähigkeit des Idioplasma 745 755.
- Verbindung (biologische) 502, - der Zellen durch Protoplasmafäden 530.
- Verbindungsfäden des Kerns 202.
- Verdauungsprozeß 71, 82.
- Verdoppelungszeit 69.
- Vereinigung von Organismen artgleiche 505, symbiontische 523, parasitische 527, - harmonische und disharmonische durch Pfropfung 506.
- Vererbung 401, 744, - erbter Eigenschaften 744, - erworbener Eigenschaften 745, 749, - geschlechtsgebundene bei Drosophila 726.
- Vergrünung bei Arabisarten 632.
- Verholzung der Zellhaut 125.
- Verjüngung 396.
- Verkehr der Zellen im Organismus 529.
- Verkorkung der Zellhaut 125.
- Verwandtschaft, systematische - beim Pfropfen 505.
- Vielkernbildung 244.
- Vielkernigkeit 34.
- Vielzellbildung 263.
- Vierergruppe der Chromosomen 287, 313
- Vitale Färbung 88, 91.
- Vitalismus 151.
- Vitale, M. 171, 66.
- Vogel, A. 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 427, 428, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 451, 452, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 465, 466, 467, 468, 469, 470, 471, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 520, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 573, 574, 575, 576, 577, 578, 579, 580, 581, 582, 583, 584, 585, 586, 587, 588, 589, 590, 591, 592, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 600, 601, 602, 603, 604, 605, 606, 607, 608, 609, 610, 611, 612, 613, 614, 615, 616, 617, 618, 619, 620, 621, 622, 623, 624, 625, 626, 627, 628, 629, 630, 631, 632, 633, 634, 635, 636, 637, 638, 639, 640, 641, 642, 643, 644, 645, 646, 647, 648, 649, 650, 651, 652, 653, 654, 655, 656, 657, 658, 659, 660, 661, 662, 663, 664, 665, 666, 667, 668, 669, 670, 671, 672, 673, 674, 675, 676, 677, 678, 679, 680, 681, 682, 683, 684, 685, 686, 687, 688, 689, 690, 691, 692, 693, 694, 695, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 702, 703, 704, 705, 706, 707, 708, 709, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 731, 732, 733, 734, 735, 736, 737, 738, 739, 740, 741, 742, 743, 744, 745, 746, 747, 748, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 756, 757, 758, 759, 760, 761, 762, 763, 764, 765, 766, 767, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 780, 781, 782, 783, 784, 785, 786, 787, 788, 789, 790, 791, 792, 793, 794, 795, 796, 797, 798, 799, 800, 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 808, 809, 810, 811, 812, 813, 814, 815, 816, 817, 818, 819, 820, 821, 822, 823, 824, 825, 826, 827, 828, 829, 830, 831, 832, 833, 834, 835, 836, 837, 838, 839, 840, 841, 842, 843, 844, 845, 846, 847, 848, 849, 850, 851, 852, 853, 854, 855, 856, 857, 858, 859, 860, 861, 862, 863, 864, 865, 866, 867, 868, 869, 870, 871, 872, 873, 874, 875, 876, 877, 878, 879, 880, 881, 882, 883, 884, 885, 886, 887, 888, 889, 890, 891, 892, 893, 894, 895, 896, 897, 898, 899, 900, 901, 902, 903, 904, 905, 906, 907, 908, 909, 910, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 917, 918, 919, 920, 921, 922, 923, 924, 925, 926, 927, 928, 929, 930, 931, 932, 933, 934, 935, 936, 937, 938, 939, 940, 941, 942, 943, 944, 945, 946, 947, 948, 949, 950, 951, 952, 953, 954, 955, 956, 957, 958, 959, 960, 961, 962, 963, 964, 965, 966, 967, 968, 969, 970, 971, 972, 973, 974, 975, 976, 977, 978, 979, 980, 981, 982, 983, 984, 985, 986, 987, 988, 989, 990, 991, 992, 993, 994, 995, 996, 997, 998, 999, 1000.
- Vitellogenese 194.
- Zellkerne 179.
- Zellkern, Entdeckung desselben 32.
- Zellkern, Geschichte desselben 32.
- Zellkern, Definition desselben 32.
- Zellkern, Form, Größe, Zahl 33.
- Zellkern, haploid und diploid 234, 309, 430.
- Zellkern, Gesetz, welche die Lage desselben in der Zelle bestimmen 246, 440.
- Zellkern, Konstante Lage im Pflanzengewebe 44.
- Zellkern, in tierischen Zellen 44.
- Zellkern, im Ei von Dytiscen 44.
- Zellkern, in mesozoenischen Zellen 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 427, 428, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 451, 452, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 465, 466, 467, 468, 469, 470, 471, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 520, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 573, 574, 575, 576, 577, 578, 579, 580, 581, 582, 583, 584, 585, 586, 587, 588, 589, 590, 591, 592, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 600, 601, 602, 603, 604, 605, 606, 607, 608, 609, 610, 611, 612, 613, 614, 615, 616, 617, 618, 619, 620, 621, 622, 623, 624, 625, 626, 627, 628, 629, 630, 631, 632, 633, 634, 635, 636, 637, 638, 639, 640, 641, 642, 643, 644, 645, 646, 647, 648, 649, 650, 651, 652, 653, 654, 655, 656, 657, 658, 659, 660, 661, 662, 663, 664, 665, 666, 667, 668, 669, 670, 671, 672, 673, 674, 675, 676, 677, 678, 679, 680, 681, 682, 683, 684, 685, 686, 687, 688, 689, 690, 691, 692, 693, 694, 695, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 702, 703, 704, 705, 706, 707, 708, 709, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 731, 732, 733, 734, 735, 736, 737, 738, 739, 740, 741, 742, 743, 744, 745, 746, 747, 748, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 756, 757, 758, 759, 760, 761, 762, 763, 764, 765, 766, 767, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 780, 781, 782, 783, 784, 785, 786, 787, 788, 789, 790, 791, 792, 793, 794, 795, 796, 797, 798, 799, 800, 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 808, 809, 810, 811, 812, 813, 814, 815, 816, 817, 818, 819, 820, 821, 822, 823, 824, 825, 826, 827, 828, 829, 830, 831, 832, 833, 834, 835, 836, 837, 838, 839, 840, 841, 842, 843, 844, 845, 846, 847, 848, 849, 850, 851, 852, 853, 854, 855, 856, 857, 858, 859, 860, 861, 862, 863, 864, 865, 866, 867, 868, 869, 870, 871, 872, 873, 874, 875, 876, 877, 878, 879, 880, 881, 882, 883, 884, 885, 886, 887, 888, 889, 890, 891, 892, 893, 894, 895, 896, 897, 898, 899, 900, 901, 902, 903, 904, 905, 906, 907, 908, 909, 910, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 917, 918, 919, 920, 921, 922, 923, 924, 925, 926, 927, 928, 929, 930, 931, 932, 933, 934, 935, 936, 937, 938, 939, 940, 941, 942, 943, 944, 945, 946, 947, 948, 949, 950, 951, 952, 953, 954, 955, 956, 957, 958, 959, 960, 961, 962, 963, 964, 965, 966, 967, 968, 969, 970, 971, 972, 973, 974, 975, 976, 977, 978, 979, 980, 981, 982, 983, 984, 985, 986, 987, 988, 989, 990, 991, 992, 993, 994, 995, 996, 997, 998, 999, 1000.

- Zellteilung 194, 246, 255.  
 — äquale 256.  
 — inäquale 257.  
   partielle 262.  
   superfizielle 263.  
 — Beeinflussung durch äußere Eingriffe 246, 266.
- Zellterritorium 129.
- Zellularpathologie 3.
- Zellulose. Bildung 124.  
 — Reaktion 124.
- Zentralkörperchen der Zelle 32, 53, 197.  
 — der Lymphkörperchen 56.  
 — der Pigmentzelle 56.  
 — bei Überfruchtung 229.  
 — in unbefruchteten Eistücken der Echinodermen 59.  
 — im Ei von Asearis 58.  
 — bei Protisten 217—224.  
 — der Radiolarien 244.
- Zentralstäbchen 57.
- Zentrifugalkraft 589.
- Zentrifugalversuche am Zellinhalt 26, 27.
- Zentriolen 53, 111, 197, 211, 221, 283.
- Zentrolecithal 264.
- Zentrosom 54, 283.
- Zeugungskreis 276, 491.
- Zeugungstheorien 400.
- Zirkulation des Protoplasma 135.
- Zug. Einfluß auf organische Prozesse 591.
- Zugfestigkeit 598.
- Zuggurtung 595.
- Zuglinien 599.
- Zwangslage der Froscheier 588.
- Zwergwuchs bei haploider Chromosomenzahl 440.
- Zwischenkörperchen des Kerns 112, 203, 216, 232.
- Zwitter siehe Hermaphrodit, Hermaphroditismus.
- Zygnemazeen. Befruchtung 334.
- Zygote 333.

# Oscar Hertwig

Verlag von Gustav Fischer in Jena

**Das Werden der Organismen.** Zur Widerlegung von Darwins Zufallstheorie durch das Gesetz in der Entwicklung. Dritte, verbesserte Auflage. Mit 115 Abbildungen im Text. XX, 686 S., gr. 8°. 1922.

Gr.-Z. 10/50, geb. 14.50

Biologisches Zentralblatt, Bd. 37, Nr. 3. . . . Ein kritischer Werk in das aber auch ein so reiches Tatsachenmaterial verarbeitet ist, das der Leser sich sehr wohl orientieren kann über die Gebiete der Descendenztheorie, die seit Darwin's Tagen neu entstanden sind oder gänzlich umgestaltet wurden, wie die morphologischen Grundlagen der Vererbung, die Mendelforschung, die Variationstheorie, die Mutationstheorie und andere. . . . O. Hertwigs Buch, das so geschrieben ist, daß es auch dem gebildeten Laien zugänglich ist, wird jeder lesen müssen, der sich für die allgemeine Biologie ernstlich interessiert, der Forscher wird in darin enthaltenen Hypothesen an seinen Befunden messen müssen, und die Geschichte der Abstammungslehre wird das Werk zu ihren wertvollsten zählen.

**Zur Abwehr des ethischen, des sozialen, des politischen Darwinismus.** Zweite Auflage. V, 121 S., gr. 8°. 1921. Gr.-Z. 2

**Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere.** Aufleitung und Repetitorium für Studierende und Ärzte. Sechste Auflage. Mit 438 Abbildungen im Text. IX, 495 S., gr. 8°. 1920.

Gr.-Z. 7, geb. 10.—

**Die Entwicklung der Biologie im neunzehnten Jahrhundert.** Vortrag, gehalten auf der Versammlung deutscher Naturforscher zu Aachen am 17. Dez. 1900. Zweite, erweiterte Auflage. Mit einem Zusatz: Über den gegenwärtigen Stand des Darwinismus. 16 S., gr. 8°. 1908.

Gr.-Z. 1

**Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre.** Vortrag, gehalten auf dem internationalen Kongreß für Kunst und Wissenschaft in St. Louis (U. St. A.) September 1904. Mit 5 Abbildungen im Text. 30 S., gr. 8°. 1905.

Gr.-Z. 1—

**Zeit- und Streitfragen der Biologie.**

Heft 1: Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Mit 4 Abbildungen im Text. IV, 113 S., gr. 8°. 1894. Gr.-Z. 3.—

Heft 2: Mechanik und Biologie. Mit einem Anhang: Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux. IV, 211 S., gr. 8°. 1897. Gr.-Z. 4.—

**Der Staat als Organismus.** Gedanken zur Entwicklung der Menschheit. VI, 271 S., gr. 8°. 1922. Gr.-Z. 4.50, geb. 8.50

Inhalt: Einleitung: Die Lehre von der Organprojektion. — 1. Das Verhältnis der Teile zum Ganzen. — 2. Die individualistischen Systeme in der Staatslehre. — 3. Die sozialen, kollektivistischen oder altruistischen Systeme. — 4. Allgemeine Gesetze in der Organisation der Lebewesen und der menschlichen Staaten. — 5. Betrachtungen über die staatsbildenden Faktoren in der Geschichte der Menschheit. — 6. Die wirtschaftliche Organisation der europäischen Staaten im Mittelalter und ihre Umwandlung beim Übergang zur Neuzeit. — 7/10. Der moderne Wirtschaftsprozess in seiner Wirkung auf Staat und Gesellschaft. (Die Mechanisierung der Wirtschaft durch das Unternehmertum als Vorstufe zur Sozialisierung durch Staat, Gemeinde und Unternehmensverbände. Der Arbeitersozialismus. Der ethische Sozialismus.) — 11/14. Krisen und Krankheiten im staatlichen Organismus (im wirtschaftlichen und sozialen, religiösen und sittlichen Leben) Wege zu ihrer Lösung und Heilung.

**Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Tierreich.** Vortrag, gehalten in der ersten öffentlichen Sitzung der 66. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Freiburg i. Br. am 18. Sept. 1888. Mit 1 Tafel in Farbendruck. IV, 50 S., gr. 8°. 1888. Gr.-Z. 1.8

*Der Preis für die angelegten Bücher ergibt sich durch Verrieffältigung der hinter dem Titel stehenden Grundzahl (Gr.-Z.) mit der jeweils geltenden und je nach dem Markwert sich verändernden Schlüsselzahl (S.-Z.). Die für gebundene Bücher sich ergebenden Preise sind nicht verbindlich. Bei Lieferung nach dem Ausland erfolgt Berechnung in der Währung des betr. Landes.*

**Morphologie und Biologie der Zelle.** Von Dr. **Alexander Gurwitsch**,  
Priv.-Doz. der Anatomie in Bern. Mit 239 Abbild. im Text. VI, 437 S.  
Lex. 8° 1904 Gr.-Z. 9.—, geb. 12.50

Naturwissenschaftl. Wochenschrift, 1905, Nr. 32: . . . Gurwitsch hat sich der schwierigen Aufgabe unterzogen, in knapper Form und nur die elementarsten Kenntnisse voraussetzend, eine auf den neuesten Untersuchungen fußende, kritische Zusammenfassung unseres gesamten Wissens der Morphologie und vor allem der Biologie der Zelle zu geben. . . Der gesamte Inhalt des Buches zerlegt sich in vier Hauptabschnitte: I. Statik und Dynamik der Zelle, II. stoffliche Tätigkeit der Zelle, III. Fortpflanzung der Zelle, IV. Die Zelle als Organismus und Individuum. Besonders der dritte Teil sei hervorgehoben, der die Vorgänge der Zellteilung behandelt, die bisher noch keine so umfassende und glückliche Darstellung erfahren haben. . . In jedem Falle ist das Buch eine vorzügliche Einführung in den Stand unseres Wissens von den Vorgängen in der Zelle; namentlich in Lehrerkreisen wird es als solche freudig begrüßt werden. . . C. Thesing.

**Vorlesungen über allgemeine Histologie.** Gehalten an der Hochschule für Frauen in St. Petersburg. Von Prof. Dr. **Alexander Gurwitsch**,  
St. Petersburg. Mit 204 Abbild. im Text. VI, 345 S. gr. 8° 1913  
Gr.-Z. 11.—, geb. 14.—

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, 38. Bd., 1. Heft: . . . Es ist ein sehr gedrängt und doch klar geschriebenes Werk eines eigenen Denkers, der manches anders sieht und bewertet als andere. Er berücksichtigt vieles, was in anderen Lehrbüchern der Histologie nicht vorkommt und sucht den deskriptiven Stoff theoretisch zu durchdringen und zu beleben. Ein interessantes und empfehlenswertes Buch.

**Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre.** Von  
Prof. Dr. **Valentin Häcker**, Halle. Mit 157 Abbild. im Text. VIII, 260 S.  
gr. 8° 1899 Gr.-Z. 7.—

Inhalt: 1. Pflanzliche und tierische Gewebszellen. 2. Einzellige Organismen. 3. Ruhende Kerne: Kerngerüst und Kernkörper. 4. Chemie des Zellkerns. 5. Physiologie des Zellkerns. 6./7. Zellteilungen: a) Chromatische Figur. b) Achromatische Figur. 8. Centrialkörper (Centrosomen). 9./11. Eibildung: a) Keimbläschen. b) Keimflecke und Dotterkern. c) Richtungskörperbildung. 12. Samenbildung. 13. Reduktionsteilung. 14. Befruchtung des Metazoen-Eies. 15. Befruchtung. Weitere Tatsachen und Theorie. 16. Keimbahnzellen. — Zusammenfassung und Schluß: Allgemeiner Bau und Wesen der Zelle. — Literatur-Nachweis. Sachregister. Autorenregister.

Deutsche Literaturzeitung v. 1./1. 1900, Nr. 1: . . . Es kann sein verdienstliches und mit erklärenden Figuren in trefflicher Weise ausgestattetes Buch allen auf das beste empfohlen werden, welche sich einen Überblick über die Errungenschaften der modernen mikroskopischen Forschung zu verschaffen wünschen, ganz besonders aber denen, welche unter der Anleitung eines kundigen Führers sich durch Vornahme eigener Untersuchungen an geeigneten Objekten mit den wichtigsten Tatsachen der Karyokinese und der Befruchtungslehre bekannt machen wollen. Oscar Hertwig.

**Anleitung zu makroskopisch-zoologischen Übungen.** Von Dr.  
**H. F. Nierstrasz**, Professor und Dr. **G. Chr. Hirsch**, Privatdozent an der Reichsuniversität zu Utrecht.

Heft 1: Wirbellose Tiere. VII, 103 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 1.50, geb. 3.50

Dieser Führer weicht in vielen Punkten von den sonst gebräuchlichen ab. Er behandelt nur wenige Tiere, diese aber werden tiefer makroskopisch durchgearbeitet als gewöhnlich. Ferner fehlen die Abbildungen; die Aufgabe der Anleitung ist nämlich, sehen zu lehren; die Bilder sollen von Studierenden selbst gesehen und nicht nachgezeichnet werden. So gibt dieses Buch nicht eine Beschreibung des betreffenden Tieres, sondern eine Anleitung, selbständig Bild für Bild zu entwerfen. Damit kehren die Verfasser bewußt zur alten Methode der zoologischen Arbeit zurück, weil sie die beste Grundlage gibt.

Das zweite Heft über „Wirbeltiere“ wird 1923 erscheinen.

**Praktikum der Insektenkunde** nach biologisch-ökologischen Gesichtspunkten. Von Prof. Dr. **Walther Schoentoben**. Zweite, vermehrte u. verbesserte Auflage. Mit 261 Abbild. im Text. X, 227 S., gr. 8<sup>o</sup>. 1921. Gr.-Z. 4.—, geb. 6,50

**Literarisches Zentralblatt für Deutschland**, 1918, Nr. 34. Das Buch ist hauptsächlich aus den Bedürfnissen des Schulunterrichts hervorgegangen und soll vor allem dem Kandidaten des höheren Schulamts zugute kommen. Es eignet sich besonders für den Beginn des biologischen Studiums und hat wie alles, was Schoentoben macht, Hand und Fuß. Da er den Stoff meisterhaft beherrscht, ist es natürlich ein Vergnügen, seinen Ausführungen zu folgen, die von Trockenheit nicht erkennen lassen. Jede höhere Schule sollte das Werk für den biologischen Unterricht anschaffen. Wie wird einem hier alles, wie man zu sagen pflegt, auf dem Frisenteller entgegengebracht, was man sich früher mühsam zusammensuchen mußte.

**Grundzüge der Hydrobiologie.** Von Prof. Dr. **Ernst Hentschel**, Leiter d. Hydrobiolog. Abteil. d. Zool. Staatsinstituts zu Hamburg, Privatdozent an der Hamburg. Universität. VII, 221 S., gr. 8<sup>o</sup>. 1923. Gr.-Z. 4,50, geb. 6,50

Inhalt: Einleitung. Begriff der Hydrobiologie. — Geschichtliche Entwicklung. Einteilung. — Methoden. — I. Das Einzellieben im Wasser. 1. Die Wirkung der Wasserbeschaffenheit auf die Individuen. 2. Die Wirkung der Wasserbeschaffenheit auf die Arten. (Die erblichen Anpassungen an das Leben im Wasser.) 3. Übersicht der Organismengruppen des Wassers. — II. Das Gemeinschaftsleben im Wasser. 1. Lebensgemeinschaften und Standortbedingungen. Die vital. Vereinigung der Organismen. 3. Der Einfluß der Lebensgemeinschaften auf das Wasser. 4. Übersicht der Lebensgemeinschaften des Wassers. III. Das Gesamtleben im Wasser. 1. Die Erfüllung des Wassers mit Lebewesen. 2. Die Bevölkerung der verschiedenen Gewässersarten. A. Das Meer. B. Die Binnengewässer. C. Die Grenz- und Übergangsgewässer. 3. Geographische Verbreitung der Lebewesen des Wassers. A. Das Meer. B. Das Süßwasser. — Literaturverzeichnis. Sachregister.

**Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre.** Von Dr. **Ludwig Plate**, Prof. d. Zoologie u. Direktor d. phyletischen Museums an d. Universität Jena.

Erster Teil: Einleitung. Cytologie. Histologie. Promorphologie. Haut, Skelette. Lokomotionsorgane. Nervensystem. Mit 557 teilweise farbigen Abbildungen im Text. VI, 629 S., gr. 8<sup>o</sup>. 1922. Gr.-Z. 9.—, geb. 13.—

Das vorliegende auf vier Bände berechnete Werk will die Abstammungslehre nach möglichst vielen Seiten beleuchten und fördern. Es ist entstanden aus den zoologischen Hauptvorlesungen, die der Verfasser seit vielen Jahren in Berlin und Jena gehalten hat. Durch ein umfangreiches Literaturstudium, von dem das Verzeichnis am Schlusse jedes Bandes Zeugnis ablegt, und durch eigene Untersuchungen hat er den Inhalt jener Vorlesungen so erweitert, daß ein dem derzeitigen Stande der Wissenschaft entsprechendes Bild der behandelten Kapitel entstanden ist.

Der zweite Teil wird die Sinnesorgane zum Gegenstand haben. In dem dritten sollen weitere Kapitel der vergleichenden Anatomie dargestellt werden, während der vierte zeigen soll, in welcher Weise die Systematik, die Experimentell-Zoologie (einschließlich der Vererbungsforschung), die Embryologie, die Tiergeographie und Paläontologie die Fragen der Abstammungslehre fördern und klären. Eine Frörterung der allgemeinen Probleme der Deszendenztheorie wird das ganze Werk beschließen. Gegenwärtig fehlt es an einem Werke, welches die in den letzten Jahrzehnten gewonnenen Ergebnisse jener Disziplinen zusammenfaßt und damit den gegenwärtigen Stand der Wissenschaft klar herausarbeitet. Diesem Bedürfnis soll dieses Werk genügen.

**Grundzüge der Theoriebildung in der Biologie.** Von Professor Dr. **Jul. Schaxel**, Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie der Univers. Jena. Zweite, neubearbeitete und vermehrte Auflage. VIII, 367 S., gr. 8<sup>o</sup>. 1922. Gr.-Z. 7,50, geb. 10,50

Inhalt: Einleitung. — I. Der Theoriegehalt der Biologie. 1. Darwinismus. 2. Phylogenie. 3. Entwicklungsmechanik. 4. Vererbungslehre. 5. Physiologie. 6. Mechanistisch-vitalistische Grenzgebiete. 7. Kategorischer Vitalismus. 8. Intuitiver Vitalismus. — II. Die Grundauffassungen vom Leben. 9. Historische und philosophische Vorarbeit. 10. Die energetische Grundauffassung. 11. Die historische Grundauffassung. 12. Die organismische Grundauffassung. 13. Geschichte und Verhältnis der Grundauffassungen. — III. Empirische und theoretische Biologie. 14. Die Grundlegung des Gefüges der Begriffe und Fragen. 15. Die Wissenschaft von den organischen Bildungen. 16. Die Wissenschaft vom organischen Verhalten. 17. Die Wissenschaft von den organischen Beziehungen. 18. Allgemeine Biologie. — Schriften. Sachen- und Namensverzeichnis.

**Neue Zürcher Zeitung**, 7. Februar 1910. ... ein Buch, das auf lange Zeit die wichtigste zur wichtigsten Literatur der Lebenswissenschaften gehören wird. Ad. H. v. S.

**Der biologische Lehrausflug.** Ein Handbuch für Studierende und Lehrer aller Schulgattungen. Unter Mitwirkung von hervorragenden Fachmännern herausgegeben von Prof. Dr. **Walther Schoenichen**. Mit 37 Abbildungen im Text. XI, 269 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 6.—, geb. 9.50

Inhalt: **I. Botanik.** 1. Botanische Lehrausflüge. Von Dr. Eberh. Ulbrich, Kustos am Botan. Museum Berlin-Dahlem. 2. Führungen im botanischen Garten. Von Prof. Dr. Ludw. Diels, Direktor d. Botan. Gartens zu Berlin-Dahlem. — **II. Zoologie.** 3. Der zoologische Lehrausflug. Von Dr. Paul Deegener, Prof. a. d. Univers. Berlin. 4. Der ornithologische Lehrausflug. Von Prof. Dr. Bernh. Hoffmann-Dresden. 5. Der entomologische Lehrausflug. Von Prof. Dr. Rich. Vogel, Privatdoz. d. Zoologie a. d. Univers. Tübingen. 6. Führungen im zoologischen Garten. Von Prof. Dr. Walther Schoenichen-Berlin. — **III. Allgemeine Biologie.** 7./8. Der hydrobiologische Lehrausflug: I. Binnengewässer. Von Prof. Dr. August Thienemann-Plön. (Mit 37 Abb.) II. Die Meeresküste. Von Dr. Arthur Hagmeier, Kustos a. d. Staatl. Biolog. Anstalt auf Helgoland. 9. Die Untersuchung von Lebensgemeinschaften. Von Oberstud. Prof. Dr. Karl Matzdorff-Berlin. 10. Botanische und zoologische Naturdenkmäler. Von Prof. Carl Schulz-Berlin. — **IV. Angewandte Biologie.** 11. Der landwirtschaftliche Lehrausflug. Von Prof. Dr. Wilh. Seedorf-Göttingen. 12. Ausflüge in Baumschulen und Gärtnereien. Von Prof. Dr. Paul Graeber-Berlin. 13. Volkstümliche und künstlerische Gartengestaltung. Von Prof. Dr. Ernst Küster-Gießen. 14. Der forstwirtschaftlich-biologische Lehrausflug. Von Geh. Reg.-Rat Dr. Karl Eckstein, Prof. a. d. forstl. Hochschule Eberswalde. 15. Der fischereiwirtschaftliche Lehrausflug. Von Geh. Reg.-Rat Dr. Karl Eckstein, Prof. a. d. forstl. Hochschule Eberswalde. — Sachregister.

**Grundzüge einer Stammesgeschichte der Haustiere.** Von Dr. **Otto Antonius**, Priv.-Doz. a. d. Univers. u. d. Hochsch. für Bodenkultur in Wien. Mit 144 Abbild. im Text. XVI, 363 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. 6.—, geb. 8.50

Inhalt: **Allgemeiner Teil:** I. Quellengebiete der Haustiergeschichte. Zoologie, Prähistorie und Archäologie. Tierdarstellungen. Sprachwissenschaft. Völkerkunde. — II. Bemerkungen über Veränderungen durch die Domestikation. Größe, Schädelbildung. Unterschiede im übrigen Skelett. Histologische und physiologische Veränderungen. Farbe. — **Spezieller Teil:** III. Hund. Die Wildhunde. Die Umformung des Caniden-Schädels durch die Domestikation. Die „Stämme“ der Haushunde. Die Abstammung der ältesten Haushunde. — IV. Die Rinder. Die Systematik der Wildrinder. Die Umformungen der domestizierten Wildrinder. Die Wildformen der Untergattung Bos im engsten Sinne. Die ältesten Hausrinder und ihre Abstammung. — V. Schaf und Ziege. Systematik der wildlebenden Formen. Die Unterscheidungsmerkmale der Hausschafe. Die prä- und frühhistorischen Hausschafe. — VI. Schwein. Die Wildschweine. Die ältesten Hausschweine. — VII. Pferd und Esel. Die Wildpferde. Die Herkunft des Hausesels. Die ältesten Hauspferde, Maultier und Maulesel. — VIII. Kamele und Lamas. — Sachregister.

**Deszendenzlehre (Entwicklungslehre).** Ein Lehrbuch auf historisch-kritischer Grundlage. Von Dr. **S. Tscholok**, Privatdozent für allgemeine Biologie an der Universität Zürich. Mit 63 Abbildungen im Text und 1 Tabelle. XII, 324 S. gr. 8° 1922 Gr.-Z. geb. 8.50

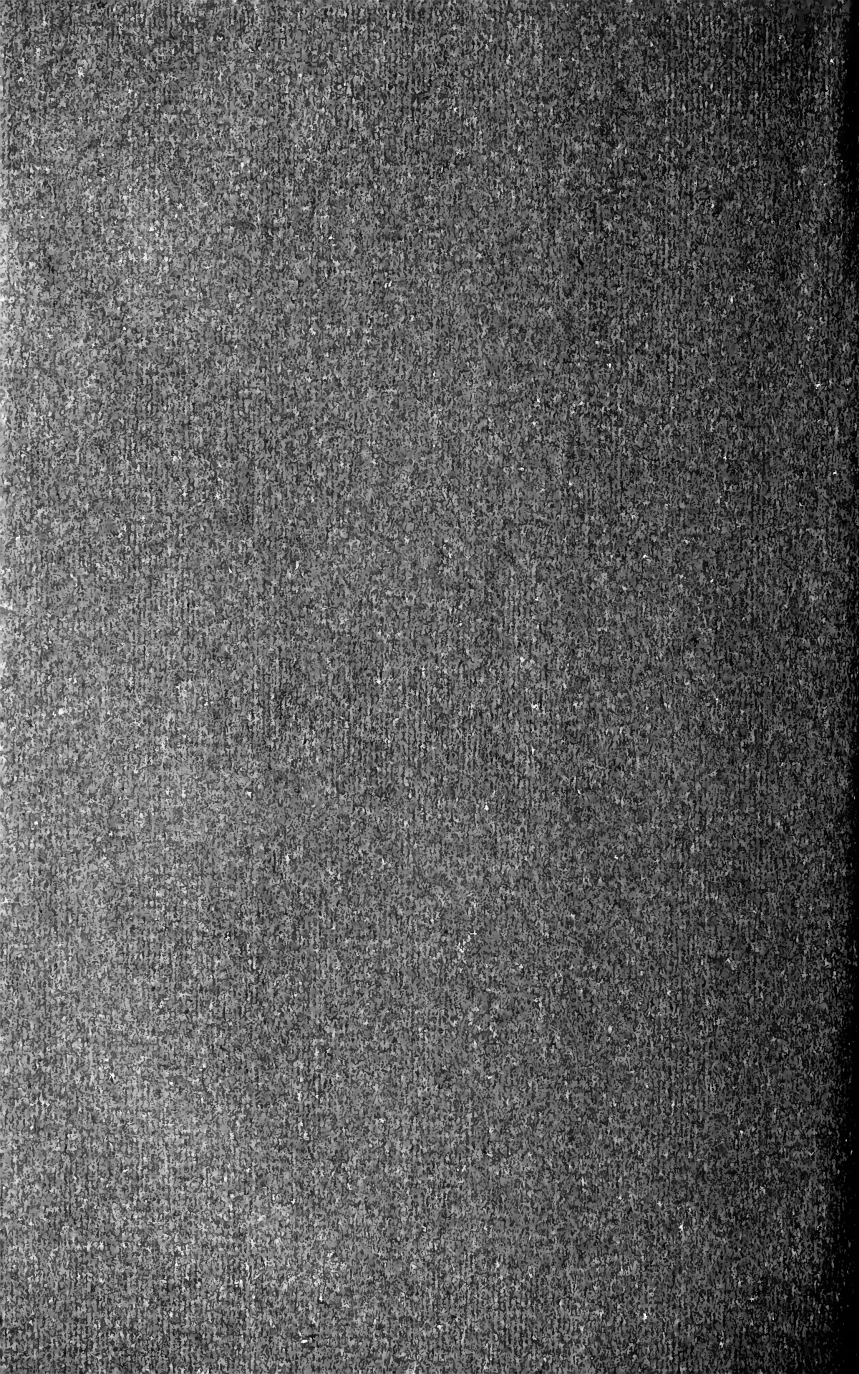
Inhalt: 1. Einleitung. — 2. Die erste formale Voraussetzung der modernen Entwicklungstheorie: die Erfassung des Geschehens unter dem Gesichtspunkte der „geologischen“ Zeit. — 3. Die zweite formale Voraussetzung der modernen Entwicklungstheorie — die Bedingungen für die Aufnahme hypothetischer Elemente (für das Gebiet der „beschreibenden“ Naturwissenschaften). — 4. Die Erfassung der Mannigfaltigkeit der Lebewesen mit Hilfe des taxonomischen Begriffssystems (zur Geschichte und Logik des natürlichen Systems der Tiere und Pflanzen). — 5. Das natürliche System als der Beweis der Deszendenztheorie. — 6. Ergänzende Beweise der Deszendenztheorie: aus der Morphologie, Embryologie, Chorologie und Chronologie. — 7. Das Problem der Stammbäume. — 8. Das Problem der Entwicklungsfaktoren. — 9. Die Unabhängigkeit der Deszendenztheorie von dem Stande der Stammbaum- und Faktorenforschung. — 10. Die Gegner der Deszendenztheorie. — 11. Begriffsverwirrung und Uneinigkeit bei den Anhängern der Deszendenztheorie. — 12. Anhang: Über die Logik und Geschichte des biogenetischen Gesetzes. — Autorenregister. Register der Pflanzen- und Tiernamen.

**Die Biologie und ihre Schöpfer.** Von **William A. Lucy**, Ph. D., Sc. D., Professor an der Northwestern University. Autorisierte Übersetzung der zweiten amerikanischen Auflage von E. Nitardy. Mit einem Geleitworte von Prof. Dr. J. Wilhelmi. Mit 97 Abbild. im Text. XII, 416 S. gr. 8° 1914 Gr.-Z. 7.50, geb. 10.—

Der Hauptzweck des Buches liegt in der Aufdeckung der Quellen biologischer Gedanken und der Hauptwege der biologischen Entwicklung und weiterhin darin, den Leser mit jenen vornehmsten Gestalten bekannt zu machen, deren Arbeit die Epochen der Geschichte der Biologie bezeichnet, sowie zu zeigen, daß die Entwicklung der biologischen Anschauungen eine lückenlose ist.









North Carolina State University Libraries

QH307 H55 1923

ALLGEMEINE BIOLOGIE



S02775600 C

UNIVERSITY MICROFILMS  
SERIALS ACQUISITION  
300 N ZEEB RD  
ANN ARBOR MI 48106