

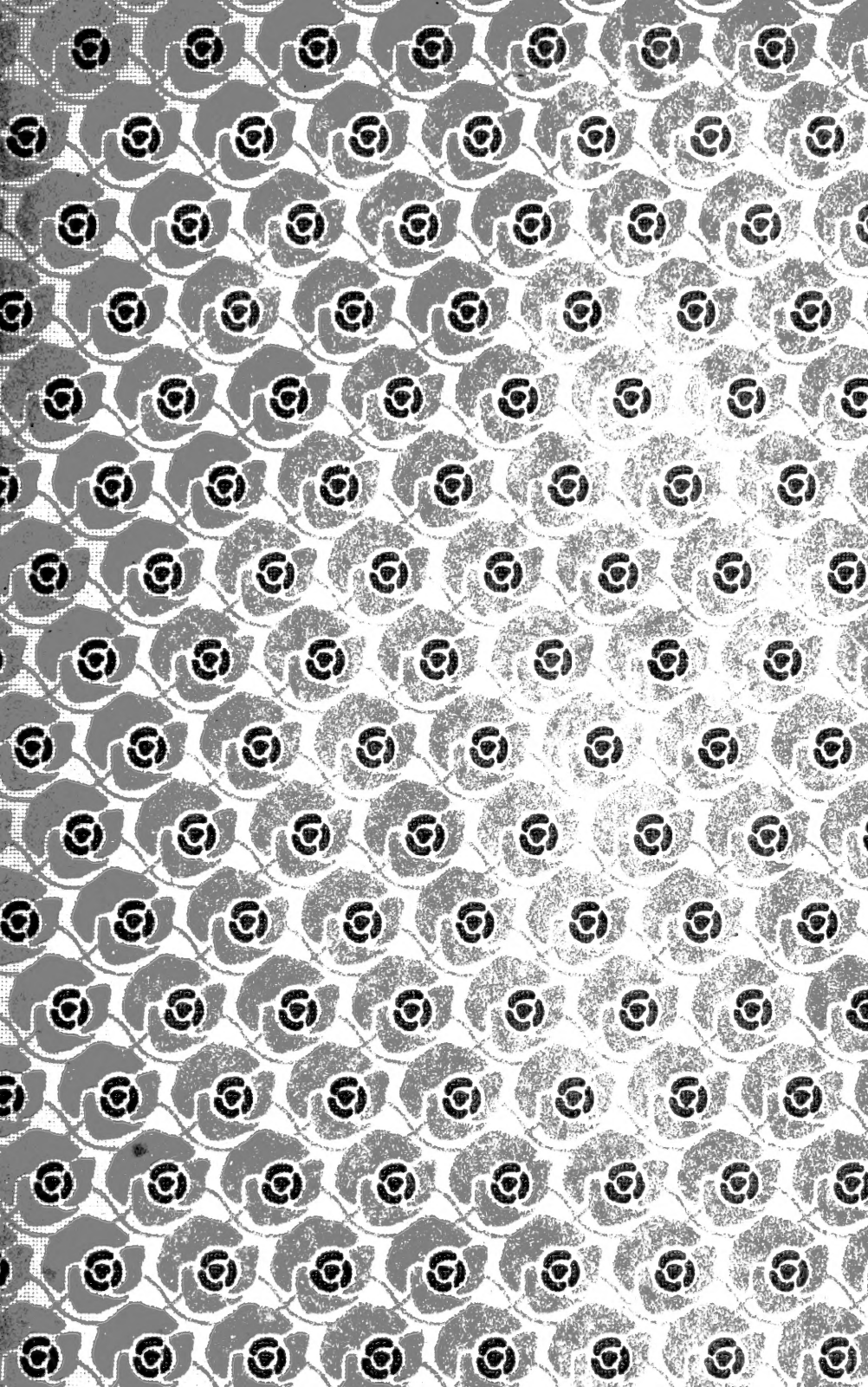


3 1761 04909474 1



Presented to  
The University of Toronto Library  
from the Books of  
Professor Helyien Ewart Henderson  
M.A., M.B., F.R.S.C.  
(1877-1915)

For many years Chairman of  
the Library Committee of  
the Faculty of Medicine







Einleitung

in die

Experimentelle Morphologie der Tiere.

---



~~Z. M. D.~~  
P

# Einleitung

in die

# Experimentelle Morphologie der Tiere

von

Dr. phil. Hans Przibram

Privatdozent an der Wiener Universität

H. Przibram  
1904

LEIPZIG UND WIEN.

FRANZ DEUTICKE.

1904.

---

Verlags-Nr. 1029.

---

QL  
799  
P73

## Vorwort.

---

Als Privatdozent für „Zoologie mit besonderer Berücksichtigung der experimentellen Morphologie“ an der Wiener Universität habilitiert, hielt der Unterzeichnete im Wintersemester 1903/4 ein einstündiges Kolleg ab, das zunächst einen zusammenhängenden Überblick über die durch Versuche bisher ermittelten und ermittelbaren Ursachen tierischer Formbildung in möglichst objektiver Darstellung gewähren sollte.

Die vorliegende fast unveränderte Drucklegung der Vorlesungen findet ihre Rechtfertigung darin, daß eine übersichtliche „Einleitung in die experimentelle Morphologie“ auch weiteren Kreisen willkommen sein dürfte, weil die bereits vorhandenen entwicklungsmechanischen Zusammenfassungen entweder im Dienste bestimmter Theorien stehend, stark subjektiv gefärbt sind (Driesch, Haacke, Herbst), oder nur einen Teil des Gesamtgebietes umfassen (Davenport, Hertwig, Korschelt, Maas, Morgan, Wilson, Ziegler). Die überall beigefügten Literaturnachweise ermöglichen eine weitere Orientierung in den einzelnen Teilproblemen.

Biologische Versuchsanstalt in Wien  
(Prater).

Ostern, 1904.

Hans Przibram.





# Inhalt.

---

	Seite
1. Das Gebiet der experimentellen Morphologie . . . . .	1
2. Der kolloidale Aggregatzustand . . . . .	7
3. Die äußeren Lebensgrenzen . . . . .	16
4. Die Bewegung — Taxis . . . . .	29
5. Das Wachstum — Tropismus . . . . .	38
6. Die Zeugung . . . . .	48
7. Die notwendigen Stoffe . . . . .	57
8. Der Eibau . . . . .	67
9. Die Regeneration . . . . .	76
10. Die Teratogenese . . . . .	85
11. Die spezifische Bestimmung . . . . .	95
12. Die Vererbung . . . . .	106
13. Die Artwandlung . . . . .	118

---



# 1. Das Gebiet der experimentellen Morphologie.

Wenn ich Ihr Interesse für einen jungen Wissenszweig, der sich von der Biologie abgliedert hat, in Anspruch nehmen möchte, fühle ich die Notwendigkeit, diese gesonderte Behandlung zu rechtfertigen, Ihnen darzulegen, wieso es zu dieser Spezialwissenschaft gekommen ist, welche Stellung sie den übrigen biologischen und den exakten Disziplinen gegenüber einnimmt, welches ihre Begrenzung und ihre Ziele sind.

Jede Wissenschaft hat drei Stufen zu erklimmen, bis sie einer exakten Behandlung durch Anwendung von Mathematik zugänglich wird, nämlich: die Beobachtung, die Vergleichung und den Versuch (das Experiment).

Die Beobachtung beschränkt sich auf die Feststellung des natürlichen Geschehens in jedem einzelnen Falle, bis eine große Anzahl ähnlicher Fälle zur Vergleichung drängen. Durch passende Benennung (Nomenklatur) wird das Festhalten und Wiedererkennen der einzelnen Fälle ermöglicht. Die übersichtliche Zusammenstellung aller bekannt werdenden Fälle ist die Aufgabe der Systematik.

Die Vergleichung stellt das Gemeinsame in einer Gruppe ähnlicher Erscheinungen fest und versucht daraus das Verhalten anderer Erscheinungen, die derselben Gruppe anzugehören scheinen, abzuleiten. Durch Formulierung von „Gesetzen“ wird die Nachprüfung dieser Schlüsse ermöglicht.

Der Versuch erreicht dies durch (künstliche) Abänderung der Bedingungen, unter welchen eine Erscheinung zu Tage treten kann und stellt so die maßgebenden „Ursachen“ fest. Erlauben die Versuchsmittel ein genaues Messen, so wird die Erscheinung einer mathematischen Behandlung zugänglich.

Während Physik und Chemie, vor allem die Mechanik, bereits längst diese letzte Stufe überschritten haben, blieben die biologischen Wissenschaften ungleich länger auf den früheren Entwicklungsstufen stehen.

Die von Aristoteles unternommene erste systematische Zusammenstellung aller bekannten biologischen Beobachtungen blieb jahrhundertlang allein maßgebend; erst Linnés Einführung der binären Nomenklatur (durch die jedes Objekt mit zwei Namen, einem Art- und einem Gattungsnamen belegt wurde, ähnlich dem Vor- und Zunamen der menschlichen Verwandtschaft) trug zur Anbahnung der vergleichenden Anatomie und Physiologie wesentlich bei, deren Grundlagen von Cuvier und Johannes Müller gesichert wurden.

Zugleich lag in Linnés System bereits der Keim zur Aufstellung der Deszendenzlehre, indem es nahe liegen mußte, an eine wirkliche Blutsverwandtschaft der im Systeme als zu einer Gattung oder Familie gehörig bezeichneten Arten zu denken, ein Schluß, der alsbald von Geoffroy St. Hilaire, Erasmus Darwin (dem Großvater des berühmten Darwin), Lamarek u. a. m. tatsächlich gezogen wurde.

Gestützt durch die überraschenden Funde der Paläontologie, welche uns mit den ehemals lebendigen Ahnen unserer Tier- und Pflanzenwelt bekannt machte, und die bestechende Analogie, nach welcher sich noch jetzt jedes einzelne Individuum aus einzelnen Zellen unter Durchlaufung einer Formenreihe, deren Stufen den Vorfahren zu entsprechen scheinen (das sogenannte „Biogenetische Grundgesetz“), entsteht, endlich gestützt durch die vor unseren Augen sich abspielende Veränderung der Tiere unter Domestikation hat sich die Deszendenzlehre, verfochten von Charles Darwin, Haeckel u. v. a., bald allgemeine Anerkennung verschafft.

Durch einen kühnen Vergleich hatte Darwin die Möglichkeit der Entstehung neuer Arten im Naturzustande aus dem Verhalten der Organismen bei der künstlichen Zuchtwahl erschlossen, indem er an Stelle des auswählenden Menschen den unerbittlichen „Kampf ums Dasein“ setzte, der zur Ausrottung aller „unpassenden“ oder „untauglichen“ Varietäten führen mußte. Das Vorkommen solcher Abänderungen nahm er als gegeben an und blieb sowohl die Antwort auf die Frage nach den Ursachen derselben als auch nach der Übertragbarkeit solcher Abweichungen schuldig. Seine



Nachfolger suchten das natürliche Verwandtschaftssystem durch vergleichende Betrachtungen auszubauen und die Wirkungsweise der „natürlichen Zuchtwahl“ durch immer kühnere Schlüsse zu erläutern.

Inzwischen hatte die „funktionelle“ Physiologie, mächtig gefördert durch den Aufschwung der Physik und Chemie, vorwiegend zu medizinischen Zwecken studiert, sich als „Lehre vom bloßen Betrieb der Lebensmaschine“<sup>1)</sup> als eigene Wissenschaft abgesondert und den Versuch (das Experiment) zur Beweisführung herangezogen, der „Morphologie“ (Zoologie und Botanik) alles, was mit der Form, deren Bildung und Veränderung zusammenhängt, überlassend.

Des letzten Zusammenhanges mit den exakten Disziplinen beraubt, verlor die Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Deszendenztheorie immer mehr das Experiment aus dem Auge; kein Wunder, daß bald ebenso viele Ansichten als Forscher vorhanden waren. Zum vollen Bewußtsein der herrschenden Unklarheit konnte man namentlich durch die Arbeiten Weismanns gelangen. Es ist das Verdienst desselben, das Problem nach der Vererbbarkeit „erworbener Eigenschaften“ zur Diskussion gebracht und — teilweise sogar experimentell — gezeigt zu haben, daß die allgemein geglaubte und viel verwendete Vererbung lokaler Verstümmelungen u. ä. nicht bestehe! aber die von ihm aufgestellten Theorien nehmen weiter auf experimentell zugängliche Ermittlungen der lebenden Körper keine Rücksicht. Für ihn ist die natürliche Zuchtwahl geradezu „alleinseligmachend“ und von wirklichen, realen Ursachen ist keine Rede mehr.

Erst im letzten Drittel des vergangenen (XIX.) Jahrhunderts trat die Methode des Experimentes auch zur Erforschung der Formbildung der Organismen in den Vordergrund. Der in der Botanik bereits von den Pflanzenphysiologen Sachs, Wiesner Reinke, Voechting u. a. betretene Weg erhielt auf zoologischem Gebiete namentlich Anregung durch die Gründung des „Archivs für Entwicklungsmechanik der Organismen“, welche Roux auf dem Naturforschertage zu Wien 1894 bekanntgab.

„Die Entwicklungsmechanik oder kausale Morphologie der Organismen, welcher dieses Archiv zu dienen bestimmt ist, ist

<sup>1)</sup> Roux, A. f. Entwicklungsmechanik. I. 1895, p. 29.

die „Lehre von den Ursachen der organischen Gestaltungen“, somit die Lehre von den Ursachen der Entstehung, Erhaltung und Rückbildung dieser Gestaltungen“. <sup>1)</sup> „Die kausale Forschungsmethode *κατ' ἐξοχήν* ist das Experiment“, <sup>2)</sup> wie Roux in der Einleitung zum Archiv des näheren auseinander gesetzt hat. Das Wort Entwicklungsmechanik ist nach Driesch <sup>3)</sup> besser durch das Wort Entwicklungsphysiologie zu ersetzen, weil man in dem Worte „Mechanik“ die Annahme erblicken könnte, es solle a priori alles organische Geschehen auf physikalisch-chemische Komponenten zurückführbar sein; statt „kausale Morphologie“ sagt derselbe Autor „rationelle Morphologie“, weil ihm Obersätze allgemeiner Giltigkeit (rationes) und nicht die einzelnen Ursachen (causae) das wesentliche Ziel des neuen Wissenszweiges zu sein scheinen.

Da ja aber auch die älteren Disziplinen nach Obersätzen allgemeiner Giltigkeit und Ursachen gestrebt haben, so verwende ich lieber zur Bezeichnung unseres Gebietes den von Davenport <sup>4)</sup> in der ersten umfassenden Zusammenstellung einschlägigen Materiales gebrauchten Namen: „experimentelle Morphologie“, der den wesentlichen Anteil des Versuches an der neuen biologischen Richtung zum Ausdruck bringt.

So jung die experimentelle Morphologie auch als eigene Wissenschaft ist, so lassen sich doch bereits wieder zwei Zweige derselben unterscheiden: der eine, die eigentliche „Entwicklungsphysiologie“ <sup>5)</sup> behandelt im Anschluß an die Entwicklungsgeschichte die Ursachen der Formbildung des einzelnen Organismus (Ontogenie), während die „Umwandlungsphysiologie“ <sup>6)</sup> in Weiterbildung der Deszendenzlehre (Phylogenie) bestrebt ist, die Formwandlung der Arten aufzuklären.

Daß die Ontogenie dem Experimente zugänglich ist, dürfte von vorneherein niemanden wundernehmen und tatsächlich liegt

<sup>1)</sup> Roux, W. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. I. 1895. Einleitung p. 1.

<sup>2)</sup> p. 10.

<sup>3)</sup> Driesch, H., Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. v. Merkl-Bonnet, VIII. 1898. p. 712.

<sup>4)</sup> Ch. B. Davenport, Experimental Morphology, I. New-York, Macmillan 1897. II. 1899.

<sup>5)</sup> Driesch, Res. I. p. 712.

<sup>6)</sup> Ebenda und Maas O., Einführung in die experim. Entwicklungsgesch. Wiesbaden, Bergmann, 1903.

das zahlreichste Beobachtungsmaterial auf diesem Gebiete vor: Eingriffe verschiedenster Art in die Entwicklung von Eiern und auch auf späteren Stadien, namentlich Materialentnahme und die Veränderung physikalischer äußerer Faktoren haben solches vorwiegend geliefert.

Bedenklicher könnte es erscheinen, experimentelle Beweise für die Artenwandlung finden zu wollen; da wir ja doch die großen Zeiträume, welche zur Bildung der Arten der Natur zur Verfügung standen, nicht in unserer Hand haben. Allein auch hierfür sind in den letzten Jahren Anhaltspunkte gewonnen worden und mehrere Probleme der Deszendenzlehre sind dem Experimente zugänglich: die Ursachen auftretender Variationen können durch Veränderung äußerer Bedingungen ermittelt, die Übertragbarkeit oder Nichtübertragbarkeit neu auftretender Veränderungen geprüft und Gründe hierfür angegeben werden. Hierzu kommen die Ergebnisse statistischer Art, welche auf experimenteller Grundlage fußend, über die Verteilung der Eigenschaften eines Elternpaares auf die Nachkommenschaft („Vererbungsphysiologie“) und über die Wirksamkeit oder Nichtwirksamkeit der natürlichen Zuchtwahl für das Überleben einer bestimmbar (meßbaren) Variation Aufschlüsse erteilen können.

Wir sehen, daß das Arbeitsfeld der experimentellen Morphologie ausgedehnt genug erscheint, um die Abtrennung derselben von den übrigen Disziplinen der Zoologie und Botanik zu rechtfertigen. Es fragt sich nur noch, ob mit dieser Spezialisierung nicht wieder die Gefahr auftaucht, die Verbindung mit den übrigen Wissensgebieten zu verlieren. Dies ist aus folgenden Gründen nicht zu befürchten: erstens setzt die Beschäftigung mit Versuchen über Tier- oder Pflanzenform die Kenntnis der Systematik und vergleichenden Anatomie und Physiologie wenigstens in größeren Umzügen, die aber bei dem besonderen Studienobjekte ins feinere Detail eindringen müssen, bereits voraus.

Sodann kann sogar zwischen Botanik und Zoologie auf Grund vergleichender Experimente eine nähere Beziehung angebahnt werden, da gerade bei der Formbildung dieselben Erscheinungsreihen wiederzukehren scheinen. Endlich steht unsere Forschungsmethode stets in innigem Kontakt mit Physik und Chemie, indem einerseits die Kenntnis derselben behufs Handhabung der äußeren Faktoren nötig ist, andererseits die Organismen

selbst durch ihre Reaktionen ihr physikalisch-chemisches Substrat erkennen lassen.

Die Grenzgebiete der „Biophysik“ und der „Biochemie“ sind mit der experimentellen Morphologie untrennbar verbunden und werden immer mehr, an den Fortschritten der physikalischen und physiologischen Chemie teilnehmend, den Zusammenhang zwischen organischer und anorganischer Welt zu vermitteln helfen.

## 2. Der kolloidale Aggregatzustand.

Ganz allgemein können wir bei der Formbildung der Organismen innere Faktoren und äußere Faktoren unterscheiden. Die willkürliche Abänderung der letzteren liegt in unserer Hand, da Physik und Chemie uns zahlreiche derselben, wie Druck, Wärme, Licht u. s. f., genau kennen gelehrt haben.

Weniger leicht gelingt die Analyse der inneren Faktoren, welche gerade die charakteristische „Selbstdifferenzierung“ der Organismen herbeiführen müssen.

Wollen wir die Wechselwirkung der äußeren und inneren Faktoren experimentell prüfen, so ist es von größter Wichtigkeit, sich zu erinnern, daß alles Leben sich an einem physikalisch-chemischen Substrate abspielt. Unsere erste Frage wird daher dahin gehen müssen, welche physikalisch-chemischen Eigenschaften wir den Organismen im allgemeinen zuschreiben dürfen?

Zunächst ist der Aggregatzustand von Interesse. Bekanntlich unterscheidet der Physiker drei Hauptaggregatzustände: den gasförmigen, den flüssigen und den festen. Der gasförmige, dem keine eigentümliche Form zukommt, kann von uns sogleich beiseite gelassen werden.

Der feste Zustand tritt uns beim Anblick verschiedener Tiere oft entgegen, es sei bloß an den Panzer der Krebse, an die Schalen der Schnecken, an die Knochen usw. erinnert; tatsächlich hielt man den festen Zustand früher für den die Tierform beherrschenden, besonders solange man sich vorstellte, daß im Ei oder im Samen (Sperma) die verschiedenen Generationen bereits fertig, nur in immer geringerer Größe, ineinander geschachtelt fertig lägen und bloß bei der Entwicklung „auseinander gefaltet“ würden.



Diese alte „Präformationstheorie“ Bonnets, A. v. Hallers u. a.<sup>1)</sup> erwies sich bei der mikroskopischen Prüfung der Entwicklung einzelner Eier als unrichtig, aber der unheilvolle Einfluß der Annahme fester „Bausteine“, die vorgebildet, in bestimmten Lagebeziehungen zueinander stehend, den Tierkörper aus dem Eie aufbauen sollten, kam wieder in der „Evolutionstheorie“ Weismanns<sup>2)</sup> zum Ausdrucke.

Die feinsten mikroskopischen Untersuchungen haben jedoch hiervon nichts zu entdecken vermocht und wir werden später sehen, daß auch Experimente zu anderen Ergebnissen geführt haben, nämlich, daß die Formen durch fortwährende Neubildungen infolge der Wechselwirkung innerer und äußerer Faktoren zustande kommen („Epigenesis“ zuerst von C. F. Wolff<sup>3)</sup> aufgestellt). Die Rolle, welche die festen Körper im Tierkörper spielen, ergibt sich von selbst, sobald wir in Betracht ziehen, welche Teile des Tierkörpers fester Natur sind: es sind dies die Gerüstsubstanzen, welche zwar zur Fixierung der Form viel beitragen, aber selbst gar keine Eigenschaften des Lebens aufweisen; weder Reizbarkeit, noch Assimilation oder Wachstum durch mitotische Teilung sind ihnen eigen; ihr Aufbau erfolgt passiv durch die Tätigkeit der „Bildungszellen“, sie stellen Exkretionen bleibender oder selbst vorübergehender Natur (z. B. bei den Krebshäutungen, der Hornung der Hirsche) vor, sogenannte „Apoplasmen“.<sup>4)</sup> Durch den Tod des Tieres werden sie nicht verändert und liefern so, wenn die Übertragung eines Ausdruckes aus der Kristallographie gestattet sei, eine „Pseudomorphose“ nach einer lebenden Form.

Ebensowenig wie die rein festen sind die rein flüssigen Bestandteile des Tierkörpers, z. B. das Blutserum, eines selbständigen Lebens fähig. Wäre doch in einer vollkommenen Flüssigkeit bloß die Kugelform und keine besondere Differenzierung möglich.

Aus dem Gesagten geht aber auch hervor, daß auch eine Zusammensetzung fester und flüssiger Teile, die gesondert nebeneinander lägen, keine Lebenskriterien aufzeigen könnte.

<sup>1)</sup> Vgl. O. Hertwig, Handbuch d. vergleichenden u. experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena, Fischer, 1901. 1. Lieferung, p. 13 ff. mit Lit.

<sup>2)</sup> Weismann, A., das Keimplasma. Jena 1892.

<sup>3)</sup> C. F. Wolff, *Theoriae generationis*. 1759.

<sup>4)</sup> Hatschek, B., Lehrbuch der Zoologie. Jena, Fischer, 1888. p. 114.

„Einen Ausweg aus diesem Dilemma eröffnet das Studium des „kolloidalen Zustandes“, wie Pauli<sup>1)</sup> in mehreren beachtenswerten Schriften auseinandergesetzt hat.

Im Jahre 1861 unterschied nämlich Graham zwischen Substanzen, die aus ihren flüssigen Lösungen sich direkt in kristallinische, starre Formen abscheiden, und solchen, welche ohne Kristallisation alle Übergänge zwischen festem und flüssigem Zustande aufwiesen. Die letzteren nannte er kolloidale Körper; ihre Haupteigenschaft ist, daß sie durch tierische Blase und vegetabilisches Pergament, die für Lösungen von Kristalloiden durchgängig sind, nicht diffundieren. Die im Gegensatz zu den gelösten Kolloiden, den Solen, als Gelee bezeichneten abgeschiedenen Kolloide (z. B. Gelatine, Agar, Leim u. ä.) besitzen die Eigentümlichkeit, Wasser sowohl in chemischer Bindung, als auch intramolekular aufzunehmen (vielleicht ähnlich dem „Kristallwasser“) und in einen „gequollenen Zustand“ überzugehen. In diesem sind sie soweit flüssig, daß sie teilweise den Gesetzen der Oberflächenspannung folgen, was sich in gerundeter Form ausprägt, sowie daß sie sich hinter eingedrungenen Fremdkörpern sofort wieder schließen (z. B. starrer Leim, in welchen unter Druck Quecksilberkügelchen aus einer Kapillare eingeschossen werden).

Sehen wir von den als nichtlebendig erkannten starren Gebilden der Tiere ab (es mag jetzt noch hinzugefügt werden, daß es sich hierbei oft um kristallinische Abscheidung handelt), so werden wir die allgemein weichen, fließenden Formen des Tierkörpers auf den kolloidalen, quellbaren Zustand zurückführen können, vorausgesetzt, daß wir den Nachweis der Zusammensetzung des Tieres aus kolloidalen Stoffen führen können.

Hierüber gibt uns die physiologische Chemie Aufschluß. Bekanntlich bildet die Zelle das lebende Grundelement des Organismus. Alle Zellen aber besitzen als Hauptbestandteil das Protoplasma (von dem meist ein chemisch etwas verschieden konstituierter Kern eingeschlossen wird) und dieses besteht wiederum aus kompliziert zusammengesetzten Kohlenstoffverbindungen (mit einem in der Linksdrehung der Polarisationssebene zum sichtbaren Ausdruck gelangenden asymmetrischen Kohlen-

---

<sup>1)</sup> Pauli, W., Allgemeine Physiko-Chemie der Zellen u. Gewebe. Ergebnisse der Physiologie, v. Asher-Spiro. I. 1. 1902. p. 6

stoffatom). Diese organischen Verbindungen aber, die Eiweißkörper, bilden geradezu das Prototyp der Kolloide. Die außerordentlich hohe Zusammensetzung derselben (man hat Molekulargewichte von 1000 bis über 14.000 für dieselben berechnet), bedingt eine Größe des Moleküls, die die Diffusion desselben durch die halb durchlässigen Wände verhindert (so z. B. auch durch die Zellwände wirbelloser Tiere). Lange Zeit hielt man die Eiweißkörper für überhaupt unkristallisierbar, bis es Hofmeister gelang, dieselben unter gewissen Bedingungen (die im lebenden Plasma aber nirgends gegeben sind) zur Kristallisation zu bringen. Die Kristalle besitzen aber auch die Eigenschaft der Quellbarkeit.

Weitere Eigenschaften der Eiweißkörper, die mit denen sonstiger Kolloide übereinstimmen, und mit der Komplikation der großen Moleküle zusammenhängen, sind die Labilität ihrer Lösungen, z. B. der Anwesenheit anderer Stoffe, oder einer Temperaturerhöhung gegenüber, und die starke Oberflächenattraktion (Adsorption).

Die Labilität der Eiweiße äußert sich in der Abscheidung derselben in kolloidalen Massen bei Zusatz von Salzen, die bei verschiedenen Salzen bei verschiedener Konzentration eintretende „Aussalzung“. Diese Form der Fällung, welche ein wieder in Wasser lösliches Produkt liefert, ist zu unterscheiden von der bei einer gewissen, nach den verschiedenartigen Eiweißarten schwankenden Temperatur eintretenden „Koagulation“, welche nicht mehr ein Rückläufigmachen des Prozesses gestattet, also eine „Denaturierung“ des Eiweiß darstellt. Eine solche tritt auch nach und nach<sup>2)</sup> bei spezifischen Fällungsmitteln, wie Alkohol, Metallsalzen, Formaldehyd ein, weshalb man bei histologischen Fixierungen es stets mit Kunstprodukten zu tun hat, was bei der Verwertung derselben für die Ansichten über die Struktur der lebenden Substanz nicht außer acht gelassen werden darf.<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Vgl. O. Cohnheim, Chemie der Eiweißkörper. Braunschweig 1900.

<sup>2)</sup> Spiro, K., Die Fällung von Kolloiden, Hofmeisters Beiträge IV, 1903, p. 309 bis 322

<sup>3)</sup> Fischer, A., Fixierung, Färbung u. Bau d. Protoplasmas, Jena 1899. Über Protoplasmastruktur, A. f. Entw. XIII, 1901/2, p. 1 bis 33. — Berg, W., Beiträge zur Theorie der Fixation etc. A. f. mikr. An. u. Entwgesch. Bd. LXII, 1903, p. 367 bis 430.

Ähnlich verhält es sich mit den Färbungsmethoden, die auf der anderen noch zu besprechenden Eigenschaft der Kolloide, der Adsorption, beruhen. Beim Ausfallen aus Lösungen oder bei sonstiger Berührung reißen sie nämlich andere Stoffe mit sich, respektive beladen sich mit denselben. Diese „freie Oberflächenenergie“ und „osmotische Energie“ scheinen in der Zelle in mancher Hinsicht in einem reziproken Verhältnisse zu stehen. Der Abbau des kolloidalen Materiales vermindert die erstere, wobei die letztere zunimmt, und umgekehrt.<sup>1)</sup>

Auf Oberflächenwirkung (Kontaktwirkung) führt man neuerdings auch die Wirkung der organischen Fermente oder Enzyme zurück. Einige Eiweißkörper zeigen außer der Aussalzung und Koagulation noch einen dritten Zustand, indem sie auf Zusatz bestimmter Kolloide (eben der Fermente) zwar chemisch verändert und ausgefällt werden, aber noch relativ löslich bleiben. Bredig<sup>2)</sup> fand nun die fermentähnliche Wirkung von Metalloberflächen außerordentlich gesteigert in kolloidalen Lösungen selbst spurenweiser Metallmengen.

Damit ist es unserem Verständnisse näher gerückt, wie oft ganz geringe Fermentmengen große chemische Umsetzungen im Tierkörper zu erzielen imstande sind.

Aus den bisherigen Ausführungen geht wohl zur Genüge hervor, daß wir den Kolloidzustand des Eiweiß zur Erklärung formbildender Fähigkeiten des Protoplasmas heranziehen dürfen.

Halten wir daran fest, daß das Protoplasma einen festflüssigen Zustand besitzt, so sehen wir uns bezüglich der Struktur desselben (exklusive eingelagerter Apoplasten) wieder vor eine Alternative gestellt: stellt ein Stück Plasma (oder Kernsubstanz) ein homogenes System gleichen Flüssigkeitszustandes dar oder ist es abwechselnd aus mehr festen oder mehr flüssigen Räumen zusammengesetzt?

Die letztere Ansicht ist von Bütschli<sup>3)</sup> in seiner „Waben-theorie“ ausgebildet worden. Durch Herstellung von Ölseifenschäumen erhielt derselbe ähnliche mikroskopische Bilder wie

1) Pauli, Erg. I. p. 9.

2) Bredig. Anorganische Fermente. Leipzig, Engelmann, 1901.

3) Bütschli, O., Untersuchungen über mikrosk. Schäume u. d. Plasma. Leipzig, Engelmann, 1892. (M. fotogr. Atlas.) — Meine Ansicht über die

bei Zellschnitten und glaubte auch nachweisen zu können, daß alle starren Kolloide aus einem feinkammerigen Gerüstwerke festerer „Phase“ und einem Inhalte derselben flüssigerer „Phase“ bestehen müssen.

Nun hat aber Pauli<sup>1)</sup> gezeigt, daß ein solcher zweiphasiger Zustand zwar bei der Fällung (z. B. durch Säuren) in Gelatine eintritt, wo eine „Entmischung“ in eine gelatinereichere und gelatineärmere Phase stattfindet, daß hingegen beim Erstarren oder Gelatinieren der Kolloide bloß eine Phase vorliegt. Irgendwelche „Struktur“ ist nicht wahrnehmbar; die Beeinflussung durch zugesetzte Kristalloide ist eine stetige, d. h. die Erstarrungsgeschwindigkeit und der Erstarrungspunkt des Leimes wächst oder fällt gleichmäßig mit der Größe des Zusatzes, während z. B. bei der Säurefällung erst bei Erreichung eines bestimmten Grades und dann plötzlich der Zerfall in die zwei Phasen eintritt.

Übertragen wir diese Erkenntnis auf das Plasma, so werden wir nur dann eine Wabenstruktur annehmen, falls dieselbe an der lebenden (nicht durch Fixierungs- und Färbemittel denaturierten) Zelle wahrgenommen werden kann.

Weisen wir das allgemeine Vorkommen einer wabigen Struktur des Plasmas zurück, so fällt auch eine Erklärung weg, die Hofmeister<sup>2)</sup> für die Möglichkeit des Verlaufes der verschiedenartigsten chemischen Prozesse innerhalb einer und derselben Zelle gegeben hat. Derselbe stellte sich nämlich die einzelnen Kammern als ebenso viele Laboratorien für die einzelnen chemischen Vorgänge vor.

Diese Vorstellung der räumlichen Trennung der chemischen Lebenstätigkeiten der Zelle steht übrigens selbst bei zugegebener Wabenstruktur nicht in gutem Einklange mit den Versuchen über das Verhalten abgeschnittener Zellteile, die wir später kennen lernen werden.

Wir werden dieselbe ohne Schaden fallen lassen können, falls es sich erweisen läßt, daß auch im einphasigen Plasma die

Struktur des Protoplasmas und einige ihrer Kritiker. A. f. Entwmech. XI. 1901. p. 499 bis 584, tb. XX.

<sup>1)</sup> Pauli, W. Der kolloidale Zustand und die Vorgänge in der lebendigen Substanz. (Phys. morph. Ges. 13, V. 1902.) Braunschweig, Vieweg, 1902.

<sup>2)</sup> Hofmeister, F., Die chemische Organisation der Zelle. Vieweg, 1902.



verschiedenartigsten chemischen Prozesse neben- und durcheinander stattfinden können. Auch auf diese Frage ist Pauli die Antwort nicht schuldig geblieben. Er gibt hierüber die folgende Darstellung.<sup>1)</sup>

„Bekanntlich fallen für die üblichen Untersuchungsmethoden die Schmelz- und Erstarrpunkte der Kristalloide zusammen. Anders verhalten sich die Kolloide, bei welchen dieselben um mehrere Grade auseinander weichen können, trotz sorgfältig geregelter Zufuhr und Verteilung der Wärme. Infolge der Trägheit der kolloidalen Zustandsänderungen sind hier Überschmelzung und Unterkühlung die Regel. Gelatinen, deren Temperatur zwischen Schmelz- und Erstarrpunkt gelegen ist, zeigen infolgedessen ein eigentümliches Verhalten. Führen wir eine solche Gelatine über den Erstarrpunkt langsam zurück zur Ausgangstemperatur, so ist dieselbe fest; bringen wir dieselbe jedoch über den Schmelzpunkt auf ihren ursprünglichen Wärmegrad, so ist sie flüssig. Eine erlittene Zustandsänderung prägt also ihre Spur dem Kolloide auf und bestimmt den Endzustand. Gleich der lebendigen Substanz bewahrt eine Gallerte ein mehr oder weniger treues Gedächtnis der stattgehabten Veränderung.<sup>2)</sup> Wäre beim Erstarren oder Schmelzen derselbe Weg nur in entgegengesetzter Richtung durchlaufen worden, dann müßte die Gelatine, bei der Ausgangstemperatur angelangt, sich in demselben Zustande befinden, gleichgiltig, in welcher Richtung sie vorher von demselben abgewichen ist. Daß es sich hier um Gegenprozesse handelt, welche auf verschiedenen Wegen durchlaufen werden, das zeigt auch eine

---

1) p. 32.

2) Vgl. auch Ewell, A. W., Über mechanisch hervorgerufene Rotationspolarisation. (Selbstref. aus Amer. Journ. of Science Mai 1903.) Physikalische Zeitschrift, 4. Nr. 26. p. 706. (1903):

„In früher veröffentlichten Arbeiten (Amer. Journ. of Science, Aug. 1899; Physikal. Zeitschr. 1. 201, 1900; John Hopkins Univ. Circulars June 1900) hat Verfasser dargetan, daß, wenn linear polarisiertes Licht durch Gelatine hindurchgeht, die in einem Gummischlauch einer Torsion ausgesetzt ist, die Polarisationsebene in einer zur Torsion entgegengesetzten Richtung eine Rotation erfährt.“ Die Vorgeschichte der Gelatine hat einen eigenartigen Einfluß: fortgesetzte vorherige Torsion erhöht die Rotation bei unmittelbar darauf folgender geringerer Torsion in beiden Richtungen, hat jedoch auf eine größere Torsion nur geringen Einfluß. Eine schnelle Aufeinanderfolge von Torsionen in entgegengesetzten Richtungen und von kurzer Dauer hat nur geringe Wirkung.

andere Eigentümlichkeit dieser Zustandsänderung. Vergleicht man die Schmelz- und Erstarrpunktskurven verschieden gesättigter Gelatinen, die man durch Auftragen der Konzentrationen als Abszisse und der dazu gehörigen Schmelz- und Erstarrtemperaturen als Ordinate gewinnt, so überblickt man, daß die zwei Prozesse nach verschiedenen Gesetzen von der Leimsättigung abhängen. Die Erstarrkurven folgen annähernd einer Geraden, die Schmelzkurven hingegen erheben sich mit wachsendem Glutingehalte allmählich abnehmend über der Abszisse.<sup>7</sup>

Solche Gegenprozesse, die im Gegensatze stehen zu den einfachen oder homodromen Gegenprozessen, welche auf demselben Wege in entgegengesetzter Richtung fortschreitend, sich in jedem Stadium ihres Verlaufes wie mathematische Größen mit verschiedenem Vorzeichen verhalten, nennt Pauli komplexe oder heterodrome Gegenprozesse.

„Solche Vorgänge werden sich ungestört nebeneinander ereignen, sowie durch ein Medium zu gleicher Zeit Schall, Licht und elektrische Wellen hindurch gehen oder Wärme-, elektrische und Diffusionsströme fließen.“<sup>8</sup>) Da nämlich der Gegenprozeß auf der Rückkehr zum Ausgangspunkte nicht in jedem Stadium solche Produkte bildet, die jenen entgegengesetzt sind, durch die das Endstadium erreicht wurde, kann es wieder bis zur Herstellung des Anfangsstadiums kommen, ohne daß inzwischen durch Herstellung eines indifferenten Gleichgewichtes alle Prozesse ein Ende nehmen würden.

Die Erkenntnis der Giltigkeit der für festflüssige Körper geltenden Gesetze für Vorgänge organischer Formbildung hat bereits zu einem Verständnis in manchen speziellen Fällen geführt: Dreyer<sup>9</sup> hat die Gesetze der Oberflächenspannung auf die komplizierten Formen gerüstbildender Protozoen und Echiniden angewendet und in Übereinstimmung mit den Tatsachen gefunden, nachdem Berthold das von Plateau für Flüssigkeitstropfen formulierte Gesetz der „kleinsten Flächen“ auf die Zellen angewendet hatte. Die Anordnung aneinander gleitender Tropfen erfolgt derart, daß ihre Oberfläche ein Minimum wird. Dieser für

<sup>7</sup>) Pauli, p. 27.

<sup>8</sup>) Dreyer, F., Ziele u. Wege biolog. Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik, Jena 1892. — Peneoplis, Leipzig 1898.

Flüssigkeiten geltende Satz findet auf Zellen eine — insoferne beschränkte — Anwendung, als dieselben oft der Oberflächenspannung nicht frei folgen können. Am stärksten folgen nackte Protozoen und holoblastische Eier kurz nach der Befruchtung den Flüssigkeitsgesetzen. Abgesprengte oder ausgeplatzte Teile ihres Plasmas nehmen vollständige Tropfenform an und bei sukzessiven Teilungen oder Furchungen folgt die gegenseitige Lagerung der neuen Zellen nach dem genannten Oberflächensatze.<sup>1)</sup>

Doch hiermit betreten wir bereits das Gebiet der Einwirkung äußerer Faktoren, nämlich einer mechanischen Trennung, deren Erörterung einem weiteren Vortrage vorbehalten ist.

<sup>1)</sup> Vgl. auch Roux, W., Arch. f. Entwickl. meeh. IV. 1896. Lit.: Korschelt-Heider, Lehrb. d. vergl. Entwickl. gesch. d. wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. 1. Lief., Jena, Fischer, 1902. (Ausführl. Darst. d. experimentellen Entwgesch.)

### 3. Die äußeren Lebensgrenzen.

Es ist allgemein bekannt, daß lebende Tiere eine Veränderung der äußeren Faktoren, sei es der chemischen Zusammensetzung des sie umgebenden Mediums, sei es des auf ihnen lastenden Druckes oder der Temperatur oder der elektrischen Spannung, nur innerhalb verhältnismäßig enger Grenzen vertragen, bei Überschreitung derselben aber die Eigenschaften der lebenden Substanz, Irritabilität, Assimilation und mitotische Teilfähigkeit einbüßen, d. h. sterben.

Um den Einfluß äußerer Faktoren auf die Formbildung der Organismen experimentell zu studieren, ist zunächst eine Übersicht, gewissermaßen ein Katalog derselben notwendig. Als solchen empfiehlt es sich den von Davenport<sup>1)</sup> zuerst aufgestellten im Interesse einer leichteren Orientierung anzunehmen.<sup>2)</sup> Derselbe unterscheidet folgende äußere Faktoren:

1. Chemische Agentien, 2. Feuchtigkeit, 3. Dichte des Mediums, 4. Mechanische Agentien („molar agents“), 5. Schwerkraft, 6. Elektrizität, 7. Licht und 8. Wärme. Über die Grenzen des Lebens bei der Veränderung eines jeden einzelnen dieser Faktoren liegen zahlreiche Versuche vor; wir werden in vielen Fällen auch die Ursachen der engen Umgrenzung aus der Natur des Protoplasmas und der äußeren Faktoren erkennen können.

1. Die Widerstandsfähigkeit gegenüber chemischen Agentien ist nur dann eine allgemein hohe, wenn das Eindringen derselben in den Tierkörper von vorneherein stark erschwert ist, wie bei einzystierten Infusorien. Sonst sind verschiedene Tiere gegen die-

<sup>1)</sup> Davenport, Ch. B., *Experimental Morphology*. pt. I. 1897. New-York.

<sup>2)</sup> Przi Bram, H., *Experimentelle Biologie der Seeigel*. Bronns Kl. u. Ordn. II. 3 Leipzig 1902. pp. 1169—1295.

selben Stoffe in sehr verschiedenem Grade empfindlich; doch sind es gewisse Gruppen von chemischen Verbindungen, die vornehmlich bei allen, wenn auch bei den einen erst bei viel höherer Konzentration als bei anderen, das Leben gefährden. Mit diesen sogenannten „Giften“ beschäftigt sich die Toxikologie.<sup>1)</sup> Für die Formbildungslehre sind dieselben nur insoferne von Interesse, als sie den Ablauf von Entwicklungsprozessen beeinflussen können, deshalb mögen über ihre Wirkungsarten einige Worte gesprochen werden.

Da die Tiere Organismen sind, die insgesamt Sauerstoff zur Erhaltung ihrer Lebenstätigkeit benötigen, so kann das Leben bereits dann vernichtet werden, wenn durch das umgebende Mittel der Zutritt von Sauerstoff verhindert wird: so tritt in reiner Kohlendioxydatmosphäre ( $\text{CO}_2$ ) Erstickung ein, obzwar dieses Dioxyd (im Gegensatze zu dem aktiv giftigen Kohlenoxyd  $\text{CO}$ ) wahrscheinlich das Protoplasma gar nicht angreift. Ebenso scheint die Wirkung von Wasserstoff auf Amöben<sup>2, 3)</sup> zu sein; noch nach fünfständigem Aufenthalte können die Lebenstätigkeiten durch Zuführen von Luft (Sauerstoff) wieder erweckt werden, ohne daß eine Veränderung der Zelle eingetreten wäre. Analoge Erscheinungen wurden an den Plasmodien von Myxomyceten beobachtet, wenn der Sauerstoffgehalt direkt unter das Minimum von 1 mm Quecksilberdruck herabgesetzt wurde.<sup>4)</sup>

Ein direktes Sauerstoffmaximum scheint es nicht zu geben; noch in reiner Sauerstoffatmosphäre bleibt das Protoplasma lebensfähig. Hingegen wirken alle Substanzen, welche „aktive“ Sauerstoffatome (O) abspalten, sehr giftig, da sie das Protoplasma rasch zu oxydieren imstande sind, wodurch die Stoffwechselforgänge ein Ende finden. Zu dieser Gruppe der „oxydierenden Gifte“ gehört (Ozon  $\text{O}_3$ ), Wasserstoffperoxyd ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ), ferner Salze der Chrom-, Mangan-, Permangan- und anderer ähnlicher Säuren.

Eine weitere Gruppe bilden jene Gifte, die mit den Protoplasmasubstanzen eine Salzbildung eingehen, das sind die Säuren

<sup>1)</sup> Loew, O., Ein natürliches System der Giftwirkungen. München, Wolf u. Lüneburg, 1893. (136 S.)

<sup>2)</sup> Kühne, Lit. b. Loew oder Davenport.

<sup>3)</sup> Demoor, „ „ „ „ „

<sup>4)</sup> Clark, „ „ „ „ „

(die unorganischen stärker wirksam als die organischen), die löslichen Basen der korrosiven Alkalien (NaOH, KOH etc.) und der alkalischen Erden (CaO, BaO, SrO etc.) und die Salze der Schwermetalle (HgCl<sub>2</sub> etc.), Gewisse Stickstoff-Wasserstoffverbindungen (und einige andere) üben auf totes Eiweiß keine Wirkung aus (z. B. Diamid N<sub>2</sub>H<sub>2</sub> und Hydroxylamin NH<sub>2</sub> O-H) und ihre Giftwirkung auf lebendes Plasma wird auf die Veränderung sehr labiler Gruppen des Eiweißmoleküles durch „Substitution“, nämlich Austausch notwendiger Konstituenten gegen Wasserstoff zurückgeführt. Es sind nämlich die Nitroverbindungen in dem Verhältnis giftiger, je mehr Gruppen: Wasserstoff an Stickstoff gebunden, sie enthalten; der Wasserstoff kann aber aus dieser Bindung leicht an das Eiweiß abgegeben werden. Die letzte analysierte Gruppe bilden die katalytischen Gifte, hauptsächlich organische Verbindungen der Fettreihe, deren eigene Instabilität zu giftigen Reaktionen Anlaß gibt; bei vielen Reihen, z. B. den Alkylen CH<sub>3</sub>—, C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>— etc. wächst die Giftigkeit mit der Zunahme der Atome in der charakteristischen Gruppe (dem Radikale) (hierher die meisten Anästhetika).

Eine besonders merkwürdige, aber in ihrer Wirkung trotz umfangreicher Untersuchungen<sup>1)</sup> noch rätselhafte Gruppe bilden die in den Organismen selbst erzeugten Proteingifte, die Toxalbumine der Bakterien, Schlangen, Skorpione<sup>2)</sup> und die im Tierkörper als Gegengift bakterizider Natur auftretenden Alexine. Die spezifische Natur der Proteide — das für eine Tierart in geringer Dosis tödliche kann für eine andere absolut unschädlich sein — wird noch später zur Sprache kommen.

Während die bisher betrachteten Stoffe mehr weniger alle plasmatischen Teile des Tierkörpers affizieren, scheinen die Alkaloide (basische Stickstoffverbindungen komplizierter, oft noch nicht analysierter Zusammensetzung) einen besonderen Angriffspunkt in der nervösen Substanz zu finden; so ist Nikotin bei Protozoen und Aktinien fast unwirksam, Hydra ist auch wenig empfindlich, die tödliche Konzentration ist 0.5<sup>0</sup> „. Mit der zu-

1) Dungern, v. Die Antikörper. Jena, Fischer, 1903.

2) Furth, O. v. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903. (p. 304. V. Tierische Gifte).

nehmenden Differenzierung eines Nervensystemes nimmt die Wirkung rasch zu: Medusen werden bereits bei 0.5%<sup>0</sup> paralytisiert und diese Lösung tötet einen Regenwurm in wenigen Stunden, die Cephalopode *Sepiola* wird schon bei 0.005%<sup>0</sup> in weniger als einer Minute getötet.<sup>1)</sup>

2. Für das Bestehen des eigentümlichen Aggregatzustandes des Protoplasmas ist ein genügender Feuchtigkeitsgehalt des umgebenden Mediums notwendig, um eine Verdunstung des nur mechanisch oder locker gebundenen Wassers zu verhindern. Die anscheinend vollkommene Austrocknung, „Anabiosis“ von Protozoen, Rotatorien etc., die bei Wasserzufuhr wieder zum Leben erwachen, beruht auf der Abscheidung von gelatinösen Kapseln, die den Wasseraustritt verhindern. Versuche von Davis<sup>2)</sup> an der Rotatorie *Philodina roseata* ergaben, daß bei Zerdrücken der Cyste ein Flüssigkeitstropfen austrat. Daß Gelatine wirklich den Wasseraustritt zu hindern imstande ist, wurde durch gelatineüberzogene Trauben bewiesen, die in einen luftleeren, durch Schwefelsäure getrockneten Raum gebracht und nach einer Woche wieder herausgenommen, vollkommen turgeszent, saftig geblieben waren. Daß auch die tierischen Gewebe einen inneren Saftdruck (Turgor) besitzen, gleich dem bekannten Turgor der Pflanzen, darauf hat zuerst Loeb<sup>3)</sup> hingewiesen. Derselbe sah Tentakel von *Cerianthus*, unterhalb derer ein Einschnitt in den Leib gemacht worden, welk werden, wobei sie jedoch noch die Freßfunktion auszuüben vermochten. Die Turgeszenz führt uns auf die Wirkung des dritten (3.) äußeren Faktors, der Dichte des äußeren Mediums. Die Zellen wirken Lösungen gegenüber als halbdurchlässige Membranen, ziehen Wasser an sich, ohne aber ihren Inhalt normalerweise austreten zu lassen.

Auf diese Art wird von innen gegen die Zellenoberfläche ein starker Druck ausgeübt (der physiologische osmotische Druck) und dieselbe erhält dadurch ihr pralles Aussehen. Dieser physiologische osmotische Druck, der Druck einer Lösung gegen

<sup>1)</sup> Greenwood, M., On the Action of Nicotin upon Certain Invertebrates. Journ. of Physiol. XI. 573—605. Dec. 1890.

<sup>2)</sup> Davis, H. A., *New Callidina* etc. Monthly Mier. Journ. IX. p. 201 bis 209. 1. V. 1873.

<sup>3)</sup> Loeb, J., Untersuchungen zur Physiol. Morphologie d. Tiere. 1. Über Heteromorphose. Würzburg. Hertz 1891. (XIII.) p. 60.

Zellen oder Zellbestandteile, ist nicht zu verwechseln mit dem physikalischen osmotischen Drucke, der nur den Druck gegen das Lösungsmittel berücksichtigt, was ich zum ersten Male mit aller wünschenswerten Deutlichkeit bei Pauli<sup>1)</sup> betont finde.

Der physiologisch-osmotische Druck führt bei abnehmender Dichte des umgebenden Mediums, falls die Zelle einer Ausdehnung nicht mehr zu folgen vermag, zum Zerplatzen derselben (Tiefseetiere, Bergkrankheit). So nehmen nach Loeb<sup>2)</sup> unbefruchtete Seeigelleier in verdünntem Seewasser an Volumen zu, da sie aber keine Membran besitzen, findet kein Zerplatzen statt; hingegen treten nach der Besamung, wo eine Membran gebildet wird, bei gleichbehandelten Eiern Eiteile, sogenannte „Extraovate“ aus. Im Gegensatz zum physiologisch-osmotischen Druck, der auch bei Wassertieren einen inneren Überdruck auf Kosten der Spannung der Zelle erhält, erfolgt bei den Wirbellosen im allgemeinen eine rasche Ausgleichung des physikalisch-osmotischen Druckes: die Körperflüssigkeiten (Blut, Drüsensekrete etc.) zeigen den gleichen osmotischen Druck mit dem umgebenden Wasser, sei dies Süß- oder Salzwasser verschiedener Konzentration.<sup>3)</sup> Wurden Seesterne, Seehasen (*Aplysia*), Kraken (*Octopus*), *Sipunculus* und Krabben (*Carinus*) in konzentrierteres oder verdünnteres Seewasser gebracht, so konnte nach einigen Stunden die Übereinstimmung im osmotischen Drucke mit dem neuen Medium nachgewiesen werden.<sup>4)</sup> Bei Knorpelfischen<sup>5)</sup> ist das Verhältnis etwas anders: wohl wird derselbe (physiologisch-) osmotische Druck wie im umgebenden Medium hergestellt, aber nur durch Verschiebung des Wassergehaltes, während die Salze nicht durch die Kiemen ausgetauscht werden können. Bei den Knochenfischen ist hingegen der physikalische Druck des Blutes nur etwa halb so groß als der des Seewassers, bei noch höheren Wirbeltieren, z. B. der Seeschildkröte (*Thalassochelys*) vom osmotischen Druck des Wassers unab-

<sup>1)</sup> Erg. I. p. 11.

<sup>2)</sup> Loeb, J., Beiträge zur Entwicklungsmech. der aus einem Ei entstehenden Doppelbildungen. A. f. Entwmech. I. 1894/95. (p. 465. IV.)

<sup>3)</sup> Botazzi, Arch. ital. Biol. 1897. — Frédéricq, L., Composition saline etc. Livre jubilé du Soc. de méd. de Gand. 1884. p. 271 bis 279. (dss. Arch. de Zool. 2. Bd. 3. 1885.)

<sup>4)</sup> Quinton. Compt. rend. 131. p. 905 bis 908 und 952 bis 955, 1900.

<sup>5)</sup> Frédéricq, L., Sur la perméabilité de la membrane branchiale. Bull. Acad. Belg. 1891. p. 68.



hängig, dem der Landtiere nahestehend. (Dieselbe Unabhängigkeit hat unter den Wirbellosen der Flußkrebse<sup>1)</sup> erworben.)

Konzentrationserhöhung wirkt bei empfindlichen Objekten durch Wasserentziehung, worüber bei der künstlichen Befruchtung zu reden sein wird, und kann auf diese Art endlich den Tod herbeiführen.

4. Mechanische Einwirkungen (molare Agentien) führen bei solchen Organismen, die komplizierte, hochdifferenzierte Teile aufweisen, oft schon dann zum Tode, wenn sie eine Abtrennung gewisser Teile bewirken; bei gleichartigem Plasma hingegen tritt dies nur dann ein, wenn eine Zertrümmerung durch Zerdrücken stattgefunden hat; diese Tatsache ist aber als Argument für eine Struktur des Plasmas, die dabei verloren ginge, deshalb nicht verwendbar, weil das tote Plasma zugleich eine chemische Veränderung aufweist (vgl. die oben angeführte Diamidwirkung) und solche ja auch leicht bei den explosiven (oft organischen) Substanzen bloß durch leichten Druck, ja Berührung ausgelöst werden kann.

5. Der Einfluß der Schwerkraft auf das tierische Plasma ist infolge der Beweglichkeit der Tiere eine sehr geringe, doch werden wir ihr bei gewissen Orientierungsvorgängen begegnen. Eine Grenze bildet sie für die Ausbildung von Flugtieren: da bei sonst ungeänderten Verhältnissen (also auch spezifischem Gewicht) bei Größenzunahme das Volumen in der dritten, die Oberfläche hingegen bloß im quadratischen Verhältnisse steigt, letztere aber als Atmungs- und Luftwiderstandsfläche für eine günstige Energieentwicklung zum Fluge maßgebend ist, so sehen wir eine gewisse Größe mit Flugunfähigkeit verbunden (Strauße; Schwierigkeit des menschlichen Fluges).

6. Elektrische Ströme werden bei Überschreiten einer für verschiedene Tiere verschiedenen Spannung zu einer Lebensgrenze: ihre Wirkung ist bei den Protozoen eine direkte Zerspaltung der Zelle, die bei der Anode einsetzt,<sup>2)</sup> wogegen bei Metazoen sehr verschiedene indirekte Todesursachen erfolgen

---

<sup>1)</sup> Frédéricq, L., La physiologie de la Branchie et la pression osmotique du sang de l'Ecrevisse. Bull. Acad. Belg. 35. 1898. p. 831 bis 833. — Note sur le sang de l'Ecrevisse. Livre jubilé dédié à Charles van Bambeke. Bruxelles 1899.

<sup>2)</sup> Davenport, Exp. Morph. I. p. 129.

können: Verbrennungen, Nervenschok und (am häufigsten) Erstickung.<sup>1)</sup>

7. Für das Leben der Tiere an und für sich ist das Licht im Gegensatze zu den grünen Pflanzen (wo es eine untere Lebensgrenze abgibt) nicht notwendig, eine Folge des tierischen Stoffwechsels, der die synthetische Wirkung des Lichtes zur Chlorophyllbildung entbehren kann. Beweisend für diesen Zusammenhang sind die schattenliebenden Saprophyten unter den Pflanzen, ohne Chlorophyll und mit tierischer Ernährung (Pilze, die *Gentianaceae* *Cotylanthera*, die Orchideen, *Epipogon gmelini* und *Neottia nidus-avis* u. a. m.). Hingegen stehen einzelne Zellengruppen der Tiere in besonderer Beziehung zum Licht: es sind dies die Pigmentzellen und die mit ihnen zusammenhängenden Nervenzellen.

In einzelnen Fällen, wie beim Sehpurpur des Wirbeltierauges durch Kühne<sup>2)</sup> und dem violetten Pigmente mancher Seeigel durch Uexküll,<sup>3)</sup> ist es gelungen, die chemische Veränderung durch Licht auch außerhalb des Körpers nachzuweisen. Beide Stoffe werden durch Licht gebleicht; eine zu starke Lichtwirkung zerstört die Fähigkeit der Neubildung (Erblindung). Andererseits ist ein bestimmter Lichtreiz zur Entfaltung der Pigmentzellen notwendig: so entfärbt sich der Seeigel *Centrostephanus longispinosus* eine halbe Stunde im Dunkeln belassen.<sup>4)</sup> Viele Krebsarten verändern ebenfalls durch Pigmentwanderung ihre Farbe, und zwar gewinnen mit abnehmender Lichtintensität rote Chromatophoren an Ausdehnung; die Beeinflussung erfolgt hier durch die Augennerven, wie Versuche von Pouchet<sup>5)</sup> und Huet<sup>6)</sup>

<sup>1)</sup> Vgl. auch neuerdings: Chémeveau u. Bohn, Über d. Wirkung eines magnetischen Feldes auf Infusorien. C. R. 136. p. 1579. 1903. ref. Beiblätter zu Wiedem. Annal. d. Physik. Bd. 28. p. 197. 1904.

<sup>2)</sup> Lit. bei Helmholtz, Physiol. Optik.

<sup>3)</sup> Uexküll, J. v., Vgl. sinnesphysiol. Unters. 2. Der Schatten als Reiz für *Centrostephanus longispinus*. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 34. 1897. p. 319 bis 359.

<sup>4)</sup> Pouchet, G., Sur les rapides changements de coloration prov. expérim. chez les Crustacés. C. R. T. 74. 1872. p. 757; — Recherches anatomiques etc. Journ. d'Anat. et Phys. G. 1873. p. 290.

<sup>5)</sup> Huet, Changement de coloration chez les Crustacés, sous l'influence de lésions traumatiques. Compt. Rend. et Mém. Soc. d. Biol. 7 sér. T. 2. (1880) 1881. (C. R. p. 110.)

für *Macrura*, von mir<sup>1)</sup> für *Brachyura* (*Carcinus*) ergeben haben. Werden nämlich die Augen extirpiert, so tritt dieselbe rote Färbung ein wie im Dunkeln und bleibt am geblendeten Tiere auch weiterhin bestehen. Faxon<sup>2)</sup> führt die vorwiegend rote Färbung der sogenannten neotonischen, meist sehenden Tiefseekrebse, die in geringeren Tiefen als die sogenannten benthonischen, meist blinden, im Bodenschlamm der See wühlenden Formen leben, auf die Abwesenheit des Lichtreizes zurück. Diese Ansicht wurde durch seinen Befund an einzelnen Exemplaren des roten Tiefseekrebse *Benthescymus tanneri* gestützt, die ans Licht heraufgezogen, blaue Töne aufwiesen, wie sie auch die nicht in der Tiefsee lebenden Krebse als Übergangsstadium bei zunehmender Lichtintensität aufweisen.

Die blinden benthonischen Krebse besitzen hingegen ausgebleichte Farben: Rosa oder Weiß. Dieselbe Erscheinung zeigen die blinden Höhlentiere,<sup>3)</sup> der Höhlenflohkrebs (*Gammarus puteanus*), die Höhlenspinne (*Stalita Taenaria*) (der Höhlenaaskäfer [*Leptoderus Hohenwardtii*]), der Grottenolm (*Proteus anguineus*). Schnecken können durch Lichtmangel rasch farblos werden, so *Limax variegatus* und *Paludinella opaca*<sup>3)</sup> mit gut ausgebildeten Augen. Der gewöhnliche, sehende *Gammarus pulex* von lichtschwachen Orten (Magdalenengrotte, Clausthaler Gruben<sup>3)</sup>) und Miesmuscheln<sup>4)</sup> aus einer Grotte bei Neapel und in Kellerräumen der dortigen zoologischen Station, sie sind auch farblos. Manche Tierarten, die unter Lichtausschluß zu leben gewöhnt sind, bilden, ins Licht gebracht, Pigmente aus (z. B. der Olm<sup>3)</sup>) und die Meerdattel (*Lithodomus dactylus*).<sup>4)</sup> Die Wirkungsweise des Lichtes bei der Pigmentbildung ist nicht ganz klar gestellt; Faussek<sup>5)</sup> glaubte sogar aus Versuchen an Austern und Miesmuscheln, bei denen er durch künstliche Schalendefekte und Zufuhr sauerstoffreichen Wassers an diesen Stellen abnorme Pigmentierung erhielt,

<sup>1)</sup> Przibram, H., Exper. Stud. über Reg. II. Mitt. A. f. Entwm. XIII. 1902. p. 507. (510.)

<sup>2)</sup> Faxon, Mem. Mus. Comp. Zool. vol. 18. 1895. p. 251.

<sup>3)</sup> Hamann, O., Europäische Höhlenfauna. Jena. Costenoble, 1896.

<sup>4)</sup> Th. List, Über den Einfluß von Licht auf die Ablagerung von Pigment. A. f. Entwm. VIII. 1899. p. 618 bis 632.

<sup>5)</sup> Faussek, V., Über die Ablagerung des Pigmentes bei *Mytilus*; Z. f. wiss. Zool. 65. 1898. p. 112 bis 142.

auf die Unwirksamkeit des Lichtes und alleinige Wirksamkeit des Sauerstoffes schließen zu dürfen. Es ist nun chemisch sehr wahrscheinlich, daß die schwarzen Pigmente (Melanine) einem oxydativen Fermente (Tyrosinase) ihre Entstehung verdanken und das letzte Stadium der Pigmentablagerung ohne Lichtzutritt vor sich zu gehen vermag.<sup>1)</sup> Ein schlagendes Beispiel für diese Verhältnisse bietet die „Tinte“ des Tintenfisches (Sepia).

Da sie innerhalb der undurchsichtigen Körperhüllen abgelagert wird, ist eine direkte Beteiligung des Lichtes ausgeschlossen. Nun hatte Fürth<sup>2)</sup> (in Gemeinschaft mit H. Schneider) beobachtet, daß ein im Insektenblute vorhandenes oxydatives Ferment, die Tyrosinase, imstande ist, Tyrosin zu einer melaninartigen Substanz umzuwandeln. Fürth vermutete nun einen ähnlichen Vorgang bei der Sepiabildung und übertrug mir die Ausführung von Versuchen an Sepia gelegentlich meines Aufenthaltes an der zoologischen Station Triest. Ich hatte die Freude, aus einem wässerigen, fast farblosen Auszuge des vorher gut gereinigten Tintenbeutels bei Zusatz von Tyrosin zunächst eine prachtvolle kirschrote Färbung auftreten und dann die schwarze Sepia sich absetzen zu sehen. Es bleibt noch zu bemerken übrig, daß Tyrosin durch die Autodigestionsvorgänge, die immerwährend die Eiweißmoleküle zu zerstören streben<sup>3)</sup> (und nach dem Tode die Oberhand gewinnen), gebildet wird. Eine Beteiligung des Lichtes für die Bildung des Tyrosins und die Oxydation desselben durch eine Tyrosinase erscheint demnach überflüssig; es wird weiterer Untersuchungen bedürfen, um zu erweisen, ob etwa die Bildung der Tyrosinase vom Lichte abhängt oder ob gar nicht der Lichtmangel, sondern der gewöhnlich damit verknüpfte Sauerstoffmangel Ursache der Bleichungserscheinungen ist (z. B. auch bei der Bleichheit der Stadtbewohner u. ä.). Hervorheben möchte ich noch, daß der Albinismus, wo offenbar die pigmentbildende

<sup>1)</sup> Fundulus entwickelt im Lichte als Embryo zahlreiche schwarze und rote Pigmentzellen, die den Embryo ganz einhüllen; im Dunkeln bildet sich nur das Pigment einzelner Organe, z. B. der Retina, aus. Loeb. Arch. f. Physiol.

<sup>2)</sup> Fürth, O. v., u. Hugo Schneider, Über tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Hofmeisters Beitr. z. chem. Phys. u. Path. I. 1901. p. 229 bis 242. (Auch in Fürth, Chem. Physiol. p. 369 ff.)

<sup>3)</sup> M. Jacoby, Über d. fermentative Eiweißspaltung etc. Zeitschr. f. physiol. Chem. 30. 1900. p. 149 bis 173.

Fähigkeit den betreffenden somatischen Zellen überhaupt fehlt (auch nicht durch Einwirkung von Licht, Sauerstoff etc. wieder erweckt werden kann), nicht mit den Bleichungserscheinungen verwechselt werden darf; weder für diesen, noch für den Melanismus ist es bisher gelungen, einen bestimmten Faktor verantwortlich zu machen. (Es sind Beobachtungen vorgebracht worden, daß Albinismus bei Inzucht<sup>1)</sup> und auch sonst als Degenerationserscheinung entstehe;<sup>2)</sup> Melanismus wurde am Koloradokäfer durch bestimmte Temperatur- und Feuchtigkeitskombinationen experimentell erzeugt.)<sup>2)</sup>

8. So weit die Grenzen der Belichtung für das Leben der Tiere gesteckt sind und so unklar noch die Bedeutung derselben für die Formbildung, ebenso enge sind die Temperaturgrenzen und so einfach zu deuten. Sinkt die Temperatur unter den Nullpunkt, so hören die Lebensvorgänge infolge Gefrierens des Wassers auf, können aber wieder bei Auftauen zum Vorschein kommen, falls nicht durch Eiskristalle eine Zerreißen lebenswichtiger Teile stattgefunden hatte oder ein Stillstand der Lebensprozesse kein Wiederanfangen mehr gestattet (wie bei der Atmungsunterbrechung höherer Wirbeltiere). Geringer Wassergehalt ist für das Überdauern günstig; so halten Spermatozoen bis  $-17^{\circ}$  C. aus;<sup>3)</sup> die Gemmulae der Spongilla und von Bryozoen halten lange Gefrierperioden aus; dicke Körperhüllen verhindern das Durchfrieren (Vanessa-larve, Flußkrebs).<sup>4)</sup>

Die obere Temperaturgrenze ist durch die Koagulation der Eiweißkörper gegeben; das kontraktile Plasma läßt sich namentlich aus den Muskeln in wässriger Lösung gewinnen; erhitzt man solche Lösungen, so tritt zwischen  $30$  und  $47^{\circ}$  (auf die Verschiedenheit wird später gelegentlich der Spezifität eingegangen werden) eine Trübung und Abscheidung ein: bei denselben

<sup>1)</sup> Standfuß, M., Handbuch d. palaearkt. Großschmetterlinge. 2. Aufl. Jena, Fischer, 1886. p. 198 ff.

<sup>2)</sup> Tower, W. L., Variations in Colour pattern produced by changes in Temperature and moisture. Science, N. S. vol. XII. Nr. 297. 7. Sept. 1900. Investig. etc. p. 5.

<sup>3)</sup> Ultraminimumtafel s. Davenport, I. p. 244 bis 246. — Ultramaximumtafel s. Davenport, I. p. 234 bis 237.

<sup>4)</sup> Vgl. auch: On the Influence of the temperature of Liquid Air on Bacteria, by Allan Macfadyen, Proc. R. Soc. LXVI, 1900. p. 180 u. further note ebenda, p. 339.

Temperaturen werden auch (unverletzte) Muskeln totenstarr und sind die Tiere zugrunde gegangen; wird die Erhitzung bei der Temperatur, bei welcher erst eine Trübung des wässerigen Extraktes erfolgte, eingestellt, so sind zwar die Muskeln in Kontraktion, wärmestarr, aber die Tiere können wieder abgekühlt ihre Beweglichkeit erlangen. Ursache dieser Erscheinung sind die Muskeleiweißkörper (Myosine und Myogene), die sehr leicht in eine unlösliche Modifikation übergehen<sup>1)</sup> und unter allen Eiweißen die niedrigsten Koagulationspunkte besitzen.

Mit unserer bisherigen Aufzählung sind nicht alle äußeren Faktoren erschöpft; die moderne Physik hat eine ganze Reihe neuer Energieformen, namentlich die verschiedenen strahlenden Energien, Röntgenstrahlen, Kathodenstrahlen, Baudelot- und Reststrahlen etc. aufgefunden, allein bei der Formbildung der Organismen dürften sie keine Rolle gespielt haben. (Bekannt ist der schädigende Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Haut und Haare; den Einfluß derselben auf Plasma haben Joseph und Prowazek untersucht.<sup>2, 3)</sup>)

Wir haben bisher die Grenzen, innerhalb deren Tiere zu leben vermögen, als unveränderliche Größen betrachtet. Die Unveränderlichkeit gilt jedoch nur für die erstmalige Einwirkung eines äußeren Faktors; wir sehen ganz allgemein die Grenzen sich verschieben, sobald eine allmählich ansteigende, also mehrmalige Einwirkung eines Faktors stattfindet. Diese Erscheinung der Gewöhnung oder „Anpassung an äußere Verhältnisse“ tritt uns bei der Einwirkung chemischer Agentien als „Giftgewöhnung“, dann als „Süß- und Salzwassergewöhnung“, als „Trainierung“ gegen mechanische Anstrengungen, als „Hitzeakklimatisation“ entgegen.

Der bekannteste Fall der Giftpassung ist die Erwerbung der Immunität gegen bakterielle und andere organische Gifte, nachdem eine schwache Vergiftung durch solche (Infektion oder Impfung) überstanden wurde. Die in den letzten Jahren sehr stark angeschwollene Literatur über die „Antikörper“ hat Emil

<sup>1)</sup> Fürth, O. v., Chem. Physiologie. Jena, Fischer, 1903. p. 421 ff.

<sup>2)</sup> Joseph, H. und Prowazek, S., Versuche über die Einwirkung von Röntgenstrahlen auf einige Organismen, besonders auf ihre Plasmataätigkeit. Zeitschr. f. Allgem. Physiologie (Verworn), Bd. I. Heft 2.

<sup>3)</sup> Vgl. neuerdings: Action of Radium on Bacteria, by Henry H. Dixon. Nature, London, Nov. 26, 1903. Vol. 69. No. 1778. p. 81.

v. Dungern zusammengestellt.<sup>1)</sup> Ehrlich hat durch Aufstellung seiner komplizierten „Seitenkettentheorie“ die Vorgänge anschaulich zu machen gesucht; ein definitives Urteil kann zur Zeit nicht abgegeben werden. Eine Warnung vor der Annahme zu komplizierter Verhältnisse müssen jedoch Versuche über Anpassung Einzelliger gegen anorganische Gifte bilden: H. V. Neal und Davenport<sup>2)</sup> kultivierten Stentor in Wasser und in 0·00005% Sublimatlösung ( $\text{HgCl}_2$ ). Nach zwei Tagen wurden beide Partien in 0·001%  $\text{HgCl}_2$  gebracht und die zweite Partie widerstand länger als die erste. Wurden Stentoren in stärkeren Lösungen bis zu 0·0001%  $\text{HgCl}_2$  kultiviert, so nahm ihre Widerstandsfähigkeit in geradem Verhältnisse mit der Stärke der Lösung zu; eine noch stärkere Zunahme, über 0·0001%, schwächt hingegen den Organismus, so daß er dann gegen 0·001% weniger widerstandsfähig wird. Bezüglich ähnlicher Verhältnisse bei Metazoen sei an die „Arsenikesser“ erinnert. Die Notwendigkeit langsamer Abgewöhnung scheint auch auf ein allgemeines Prinzip der Gewöhnung hinzudeuten. Scheinbar einfacher als bei chemischen Faktoren liegt die Gewöhnung an mechanische Beanspruchungen; es scheint uns sehr begreiflich, daß auf einen ausgeübten Druck hin eine Verstärkung des widerstehenden Plasmas eintritt, etwa infolge gestauten Blutes. Wenn wir aber an die Wiederherstellung von Protozoen nach molaren Verletzungen denken (worauf später gelegentlich der Regeneration näher eingegangen werden wird) und an die Regeneration komplizierter Organe während des Larvenlebens von Metazoen, die ein bedeutend rascheres Wachstum der zerstörten Teile bedingt — so gelangen wir zu dem Resultate, daß auch ein mechanischer Angriff, wenn er nicht so stark ist, um zur Lebensunfähigkeit des Tierkörpers zu führen, erst auf indirektem Wege eine vorzugsweise Verstärkung der angegriffenen Teile hervorruft.

Es muß aber dem Plasma Zeit gelassen werden, mit dieser Stärkung zu antworten: wird es rascher gestört, als es seinen Widerstand zu entfalten imstande ist, dann geht es zugrunde. Das einleuchtendste Beispiel für diese heuristische Theorie bildet

---

<sup>1)</sup> Dungern, Emil Freiherr v., Die Antikörper; Resultate früherer Forschungen und neue Versuche. Jena, Fischer, 1903 (114 Seiten).

<sup>2)</sup> Davenport, Exp. Morph. I. p. 30.

die Gewöhnung an verschiedene Dichtigkeit des Mediums: werden Wirbellose rasch in verschieden dichte Medien gebracht, so gehen sie zugrunde, weil ihr Zellplasma zerplatzt; wird hingegen die veränderte Dichte langsam hergestellt, so ist das Plasma imstande, solange zu widerstehen, bis der innere physikalisch-osmotische Druck dem äußeren gleich wird; anfänglich vielleicht bemerkbare Defekte werden durch vorzugsweise Verstärkung der Zellwände ausgebessert werden können. So können (Lymnea, Physa, Planorbis, Aneylus, Paludina u. a.) Süßwassermollusken, die bei plötzlichem Versetzen in 4% NaCl-Lösung sofort zugrunde gehen, bei allmählichem Anstieg von 1% nach mehreren Monaten an die 4%ige Lösung gewöhnt werden.<sup>1)</sup> Am merkwürdigsten ist wohl die Gewöhnung an sehr hohe Temperaturen. Dallinger<sup>2)</sup> konnte mit monatelangen Pausen zwischen manchen Viertelgradsteigerungen Flagellaten von 15.6° C. bis auf 70° bringen, ohne daß dieselben zugrunde gingen, obzwar 23° bei plötzlicher Einwirkung tödlich wirken. Daß die Hitzeoagulation selbst bei so starker Überschreitung der gewöhnlichen Koagulationstemperatur nicht eintrat, wäre nur auf Grund der in dem vorigen Vortrage erörterten Trägheit der kolloidalen Aggregate erklärlich, eine Nachprüfung dieses Falles wäre aber dringend geboten. Dr. Castle und Davenport<sup>3)</sup> kultivierten Krötenkaulquappen (*Bufo lentiginosus*) bei zirka 15° und zirka 25°; mit dem Resultate, daß die ersteren bei 41° C., die letzteren erst bei 43° zu sterben begannen; die durchschnittliche Differenz betrug 3.2°. Es ist noch hervorzuheben, daß bei der Gewöhnung an höhere Temperatur (oder bei Drucksteigerung etc.) nicht etwa ein Teil der Tiere zugrunde gehen muß, also eine Art Auslese der Widerstandsfähigen stattfinden würde, sondern daß jedes einzelne Exemplar die Anpassung durchmacht.

<sup>1)</sup> Davenport, p. 85. Lit.

<sup>2)</sup> Dallinger, W. H., On a Series of Experiments made to determine the Thermal death-point of Known monad Germs when the Heat is indured in a Fluid, Jour. Roy. Micr. Soc. III. 1 bis 16, 1880.

Davenport, I. p. 252, m. Lit.



## 4. Die Bewegung — Taxis.

Wir haben bisher den lebenden Organismus des Tieres als ein statisches System betrachtet, das durch äußere Faktoren wegen der Labilität seiner Zusammensetzung leicht aus dem Gleichgewichte gebracht und bei heftiger Einwirkung in ein totes Produkt übergeführt wird. Betrachten wir jedoch ein Tier in einigen aufeinander folgenden Momenten, so sehen wir bald ein, daß wir es mit einem dynamischen Systeme zu tun haben; ist doch gerade die — anscheinend „spontan“, ohne wahrnehmbare Ursachen erfolgende — Bewegung die charakteristischste Eigenschaft des Tieres. Die Dynamik des tierischen Organismus ist eine zweifache: die grobe mechanische Ortsveränderung des ganzen Körpers (Lokomotion) oder einzelner Teile desselben (Kontraktion) und die fortwährende chemische Veränderung des Lebenden, der sogenannte „Stoffwechsel“, der die Kraft für die mechanischen Bewegungen liefert. Die Beschreibung und nähere Untersuchung des Tieres als fertige „Bewegungsmaschine“ und „Verdauungsmaschine“ ist Sache der funktionellen Physiologie. Wir können uns hier auf die Abhängigkeit der Form der Bewegung von äußeren (und inneren) Faktoren und auf die Bedeutung von Bewegungsvorgängen für die Formbildung des Organismus und seiner Organe beschränken.

Bei der Behandlung der Abhängigkeit der Bewegungsform von äußeren und inneren Faktoren treffen wir mit der (physiologischen) Psychologie zusammen, da dieselbe die Bewegungsreaktionen einerseits auf „Reize“ äußerer Faktoren, andererseits auf den inneren Mechanismus der „empfindenden“ oder Nervensubstanz zurückzuführen bestrebt ist.

Ursprünglich von den Empfindungen und mehr weniger bewußten Willensvorgängen des Menschen ausgehend, hat man zunächst

die Bewegungen bei allen anderen Tieren auch ähnlichen geistigen Ursachen zugeschrieben und da man den Willen des Menschen für frei hielt, d. h. nicht durch die äußeren Faktoren und die innere Beschaffenheit seines Nervensystemes eindeutig bestimmt, so sollten auch die Tiere ähnliche, wenn auch minder freie, „spontane“ Beweglichkeit besitzen. Als jedoch die vergleichende Anatomie und Physiologie die Ähnlichkeit reizempfindlicher Organe bei niederen Tieren mit denen des Menschen und der ihm nahestehenden Säugetiere immer mehr in Abrede stellen mußten und die physiologische Psychologie<sup>1)</sup> und Psychophysik<sup>2)</sup> durch die Aufdeckung bestimmter Gesetzmäßigkeiten auch für den Ablauf der Ideen, die Freiheit der Bewegung als eine bloß scheinbare erkennen ließen, trat in der Beurteilung der „Tierpsyche“ als Bewegungsursache ein starker Rückschlag ein. Beer, Bethe und Uexküll<sup>3)</sup> suchten eine Nomenklatur aufzustellen, die die Empfindungsphysiologie vom Anthropomorphismus befreien soll. An Stelle der von den menschlichen Sinnesorganen, Empfindungen usw. übernommenen Bezeichnungen, wie beispielsweise Auge, Sehen, Lichtempfindungen usw., treten Ausdrücke, von den äußeren Faktoren hergenommen, auf welche das betreffende Organ reagiert, in unserem Beispiele Photoren, Photorezipieren, Photorezeptionen usw. Wir müssen das Eingehen auf diese Terminologie der funktionellen Physiologie überlassen, hingegen ist für unser Gebiet die konsequente Auffassung des Begriffes „Taxis“ als Ausdruck der Abhängigkeit tierischer Bewegungsrichtung von äußeren Faktoren von Wichtigkeit.

Entsprechend seinen acht äußeren Faktoren unterscheidet Davenport: Chemotaxis,<sup>4)</sup> Hydrotaxis, Tonotaxis, Thigmataxis, Geotaxis, Elektrotaxis, Phototaxis und Thermotaxis. Eine Taxis ist eine positive, wenn das Tier zum äußeren Faktor hinwandert, negativ, wenn es von demselben abgestoßen wird. Die einzelligen

<sup>1)</sup> Wundt, W., Grundzüge d. physiolog. Psychologie. 4. Aufl. I. Leipzig, Engelmann, 1893.

<sup>2)</sup> Fechner, G. Th., Elemente der Psychophysik. Leipzig, Breitkopf, 1889.

<sup>3)</sup> Beer, Bethe u. Uexküll, Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Zentralbl. f. Physiologie. 1899. XIII. Nr. 6 und Biolog. Zentralbl. 1899. p. 517. — Beer, Th., Über primitive Sehorgane. Wr. klin. Wochenschr. Jahrg. 1901. Nr. 11 bis 13 (Wien).

<sup>4)</sup> Davenport I. p. 33 u. s. f.

Tiere (Protozoen.<sup>1)</sup> Spermatozoen<sup>2)</sup> zeigen gegen Sauerstoff positive Chemotaxis. Eine einfache Methode zur Beobachtung ist die Einlagerung grüner Algen in einen die einzelligen Tiere enthaltenden Tropfen: wird Licht auf den Tropfen fallen gelassen, so sammeln sich die Tiere um die grünen, jetzt Sauerstoff abscheidenden Algen, während sie früher diffus verteilt waren.<sup>3)</sup> Diese Anziehung wirkt nur auf geringe Entfernung, so daß am Rande des Tropfens wieder eine dichtere Zone übrig bleibt, die gar keine Taxis zeigt. Die Substanzen, welche Protozoen anziehen, sind nicht immer Nährstoffe für dieselben; z. B. wirken 1% Natronsalicylikat und 1% Morphin anziehend, obzwar sie hochgradige Gifte sind. Andererseits wirken gute Nährstoffe, z. B. Glycerin, nicht anziehend. Für jene Fälle, wo Nahrung durch Chemotaxis aufgefunden wird, wie z. B. bei der Anlockung eben ausgeschlüpfter Fliegenlarven<sup>4)</sup> durch Fleischsaft, ist der besondere Name: „Trophotaxis“ eingeführt worden. Bei den Metazoen komplizieren sich die chemo- und trophotaktischen Vorgänge, indem die chemischen Faktoren meist schon aus größerer Entfernung mit Hilfe eigener Sinnesorgane, bei den Säugetieren als Geruch- (und teilweise Geschmack-)sinn bezeichnet, erkannt und vermieden oder aufgesucht werden. Ameisen werden durch Lavendelwasser und andere Riechstoffe negativ chemotaktisch von ihrem Wege abgelenkt.<sup>5)</sup> Die Anziehung durch chemische Trophotaxis erfolgt bei höheren Tieren vielfach bloß im Zustande des Hungers, kann sogar bei Übersättigung in negative Chemotaxis umschlagen (Abseheu, Ekel vor genossenen Speisen).

Die Wirkung der Hydrotaxis ist am deutlichsten bei den Myxomyceten zu erkennen, die von mehreren Schichten feuchten Filtrierpapieres bedeckt, sich längs desselben gleichförmig ausbreiten, bei allmählicher Austrocknung aber sich auf die am

<sup>1)</sup> Engelmann, T. W., L'émission d'oxygène sous l'influence de la lumière etc. Arch. Néerland. XXVIII. 1894. p. 358 bis 371.

<sup>2)</sup> Prowazek, S., Zell- u. Kernstudien. Zool. Anz. XXIII. Nr. 616. 1900. p. 305 bis 309.

<sup>3)</sup> Loeb, J., Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem der Pflanzen. 118 pp. Würzburg, Herz, 1890.

<sup>4)</sup> Lubbock, J. Ants, Bees a. Wasps, Intern. Scient. Ser. XLII. 488 pp. New-York, Appleton. 1884.

längsten feucht bleibenden Stellen zurückziehen.<sup>1)</sup> Ein schönes Beispiel hat Preyer<sup>2)</sup> an den Seesternen gefunden: Hängt man einen Seestern rittlings so auf, daß ein oder mehrere Strahlen in Seewasser tauchen, so gleitet der Seestern nach dieser Seite hinüber und läßt sich endlich (nach Latenzperiode) ins Wasser fallen: tauchen jedoch beiderseits zwei Arme symmetrisch ein, so kann der Seestern in der Luft vertrocknen, ohne seinem Schicksal entfliehen zu können. Dies erklärt sich aus der Gleichwertigkeit aller Strahlen, die in gleichem Maße der Hydrotaxis zu folgen streben, daher ihr symmetrisch verteilter Zug sich aufhebt. Wir sehen hier einen krassen Fall zur Illustration der Freiheit des tierischen Willens, wie er ähnlich in dem bekannten philosophischen Beispiele des Esels, der zwischen zwei genau gleichen Heubündeln genau in der Mitte aufgestellt, verhungert, soviel verspottet wurde. Bei Hunden habe ich übrigens auch beobachtet, daß es länger dauert, bis sie nach vorgehaltenem Zucker schnappen, wenn man ihnen mit beiden Händen zugleich von rechts und links je ein gleich großes Stück, als wenn man ihnen bloß eines vorhält. Schließlich weiß ja jeder, wie schwer auch dem Menschen ein Entschluß zwischen zwei gleich scheinenden Alternativen wird: wie oft sieht man Leute an Kreuzwegen oder auf Absätzen gleicharmiger Treppen ihren Schritt zögernd verlangsamen oder ganz stehen bleiben! Kehren wir von diesem Ausblick auf kompliziertere Phänomene, auf welche wir noch zurückkommen werden, zu den Formen der Taxis bei niedrigen Tieren zurück. Ganz ähnlich der Hydrotaxis ist die Tonotaxis der Myxomyceten, die aus Lösungen, welche dichter oder weniger dicht als ihr normales Medium sind, sich gegen dieses zurückziehen. Analoges beobachtete wieder Preyer am Seestern. In einer gewissen Beziehung zur Hydrotaxis steht die Empfindung des Durstes bei den höheren Tieren, zur Tonotaxis außerdem die des Geschmackes.

Von großer Wichtigkeit für die Bewegungsrichtung sind äußere mechanische (molare) Faktoren: nicht nur die negative

<sup>1)</sup> Stahl, E. Zur Biologie der Myxomyceten. Bot Ztg. XLII. 145 bis 156; 161 bis 176; 187 bis 191; 7.—21. März 1884.

<sup>2)</sup> Preyer, W. Über die Bewegungen der Seesterne. II. Mitt. Zool. Stat. Neapel. VII. 1886 bis 1887. p. 194.

Thigmotaxis, die auf feindliche Berührung einer Amöbe zum Beispiel erfolgt, und das einfachste Vorbild des Fluchtreflexes vorstellt, auch die positive Thigmotaxis, welche ein Wandern längs einmal berührter Flächen und ähnliches bewirkt, ist eine im Tierreich weit verbreitete Erscheinung. Verworn<sup>1)</sup> beobachtete eine Oxytricha, die vier Stunden hindurch um ein Anodontaei kroch, ohne es verlassen zu können und dann aus ihrer Zwangslage durch ein Stück Schleim, das mit dem Ei in Berührung kam, befreit wurde. Eine positive Thigmotaxis komplizierterer Art weisen viele Metazoen auf, die gewisse (schlecht geschützte) Körperteile in Kontakt mit festen Oberflächen zu halten suchen.

So wenden Seeigel und Seesterne ihrer Unterlage die Oral-seite zu, die Aboralseite ab. Werden sie gewaltsam aus dieser Lage entfernt, so wird durch Selbstwendung die ursprüngliche Lage wieder erreicht. Nach Romanes und Ewarts<sup>2)</sup> Versuchen an Echinus stellt dieser Seeigel zunächst durch Ausstrecken und Anheften der Saugfüßchen von zwei bis drei Zonen den Äquator senkrecht. Im Momente der Senkrechtstellung findet oft eine Ruhepause statt und dann läßt sich der Seeigel ebenso langsam auf seine Oralseite hinab, wie er sich aufgestellt hat. Wurde ein Seeigel halb geschoren und dasselbe Experiment an ihm versucht, so zeigte es sich, daß die Tiere den Äquator mittels der ungeschorenen Ambulacralfüße senkrecht stellten, dann aber, als die nächst daran kommenden Füßchen, welche die Abwärtsbewegung nach der entgegengesetzten Richtung übernehmen sollten, fehlten, in dieser Stellung bis zum Tode verharrten. Bei höheren Metazoen nimmt die thigmotaktische Rückendeckung einen mehr spontanen, oft nur im Angriffsfalle eintretenden Charakter an: man denke an die Katze, die, den Rücken in eine Ecke gedrückt, sich gegen den Hund verteidigt. Eine oft nur unbewußte Thigmotaxis ist rudimentär noch beim Kulturmenschen nachzuweisen; ganz allgemein werden in Kaffeehäusern und Restaurants zuerst jene Tische besetzt, die längs der Wände aufgestellt sind und die erstgekommenen Leute setzen sich so, daß ihr Rücken der

<sup>1)</sup> Verworn, M., Allgemeine Physiologie. Jena, Fischer, 1895. 584 S. p. 431.

<sup>2)</sup> Romanes, G. J. and Ewart, J. C., Observations on the Locomotor System of Echinodermata. Philos. Transact. London. pt. 3. 1881. p. 829 bis 855 (p. 843, 847, 862, 868).

Wand zugekehrt ist, auch dann, wenn es gar nicht in ihrer Absicht liegt, etwa Vorübergehende zu sehen, wie ihr eifriges Zeitungstudium beweist — es ist ihnen einfach unangenehm, ihren Rücken frei zu wissen!

Besondere Organe für Thigmotaxis sind die Tastorgane (man denke z. B. an die negative Thigmotaxis fliegender Fledermäuse). Ein besonderer Fall ist die Einstellung von Tieren einem fließenden Wasserströme entgegen, die sogenannte „Rheotaxis“;<sup>1)</sup> Aethalium bewegt sich einem fließenden Wasserstrom auf einem Filtrierpapierstreifen entgegen; Fische stellen sich einer starken Strömung mit dem Kopfe entgegen ein, und ähnliches sieht man an Flohkrebsechen (*Gammarus pulex*). Weit verbreitet ist eine negative Geotaxis lebender Organismen: während tote *Euglena viridis* zu Boden fallen, steigen lebende an die Oberfläche; *Spirostomum* stellt sich mit der Längsachse senkrecht (wahrscheinlich in Ruhe stets mit der Oralseite aufrecht;<sup>2)</sup> Fliegen kriechen (auch der Flügel und Halteren beraubt) stets aufwärts,<sup>3)</sup> ebenso der Marienkäfer (*Coccinella*), viele Stachelhäuter<sup>4)</sup> (*Cucumaria cucumis*, *Asterina gibbosa*) u. s. f. Bei den Wirbeltieren werden geotaktische Vorgänge durch die Gleichgewichtsorgane (die halbkreisförmigen „Bogengänge“ des Ohres) vermittelt, wie Flourens, Mach, Breuer und Brown<sup>5)</sup> nachgewiesen haben, und ähnlich bei anderen Tiergruppen, z. B. den Krebsen nach den Versuchen Kreidls<sup>6)</sup> durch die „Statolithen“.

Daß es sich bei der Geotaxis wirklich um eine Wirkung der Massenanziehung handelt, läßt sich dadurch beweisen, daß die Schwerkraft durch zentrifugale Kräfte ersetzt werden kann. Die negativ geotaktischen Flagellaten *Euglena* und *Chlamydomonas*, in Gläsern an einem Klinostaten befestigt, bewegten sich nach

1) Davenport, I. p. 108.

2) u. J. B. Platt) p. 120.

3) Loeb, J., Die Orientierung der Tiere gegen die Schwerkraft der Erde. Sitzungsber. Würzburg. Phys. Medic. Ges. 1888.

4) Loeb, J., Über Geotropismus bei Tieren. Arch. f. d. ges. Physiol. XLIX. 1891. p. 175 bis 189.

5) Lit. vgl. Wundt, W., Physiol. Psychol. II. 1895. p. 23 ff. u. Hermann, Handbuch d. Physiologie. III. 2. Leipzig, Vogel, 1889. p. 137.

6) Kreidl, A., Zur Lehre von Gleichgewichtsorganen, Zentralbl. f. Physiol. Bd. VII. 1893.

Schwarz<sup>1)</sup> Versuchen auch einer zentrifugalen Kraft entgegen, wenn deren Beschleunigung zwischen 0·5 *g* und 8·5 *g* lag. Die Funktionsweise der „Gleichgewichtsorgane“ bei höheren Tieren ist durch den Ausfall der geotaktischen Einstellung und Bewegung nach (namentlich einseitiger) Entfernung dieser Organe experimentell erwiesen worden (Flourens, Versuche an Tauben); Kreidl ersetzte bei seinen Versuchen am Flußkrebbs die Statolithen durch Eisenfeilicht und konnte dann durch Magnete die Einstellung des Krebses zur Unterlage beeinflussen.

Bei der Bewegungsbeeinflussung durch den elektrischen Strom, Elektro-(oder Galvano-)taxis unterscheidet man negative Elektrotaxis, d. i. Wandern gegen die Kathode, positive Elektrotaxis, d. i. Wandern gegen die Anode und transverse Elektrotaxis, Einstellung senkrecht zur Stromesrichtung. Infusorien können am leichtesten in einer Wachskammer beobachtet werden, deren Boden ein Objektträger bildet und bei der zwei entgegengesetzte Wände durch ein Tonstück unterbrochen werden, an das die Bürstenelektroden angelegt werden. Verworn<sup>2)</sup> fand negativ elektrotaktisch: die Pantoffeltierchen (*Paramecium*); die Trompetertierchen (*Stentor*), *Bursaria*, *Stylonichia* u. a.; positiv elektrotaktisch: einige Flagellaten (*Polytoma*, *Cryptomonas*, *Chilomonas*) und Bakterien; transvers elektrotaktisch: *Spirostomum*<sup>3)</sup> (*ambiguum*).

Bei höheren Tieren wirkt der elektrische Strom durch Nervenirregung: „der elektrotaktische Organismus wendet dem erregenden Pole den Schwanz zu“;<sup>4)</sup> Schnecken werden durch die Anode, Krustazeeen und (manche?) Insekten an der Kathode mehr erregt, bei Wirbeltieren (*Kaulquappen*) wechselt dies nach der Stärke des Stromes. Wichtiger als die in der freien Natur selten in Erscheinung tretende Elektrotaxis ist die Phototaxis, die Beeinflussung der Bewegungsform durch Licht. Eigentlich ist eine weitere Unterscheidung der einschlägigen Phänomene

<sup>1)</sup> Schwarz, F. Der Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von *Chlamidomonas* und *Euglena*. Ber. bot. Ges. II. 51 bis 72. 1884.

<sup>2)</sup> Verworn, M. Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Arch. f. ges. Physiol. XLV. pp. 1 bis 36. 23. März 1889, und XLVI. pp. 267 bis 303. 18. Nov. 1889.

<sup>3)</sup> Verworn. Allgem. Physiologie.

<sup>4)</sup> Davenport, I. p. 150.

nach Davenport<sup>1)</sup> wünschenswert: derselbe beschränkt den Ausdruck „Phototaxis“ auf die Orientierung beweglicher Tiere in die Richtung einfallender Lichtstrahlen, während das bloße Aufsuchen hellerer (eventuell diffus beleuchteter) Räume oder das Fliehen solcher als Photopathie (Photophilie und Photophobie) bezeichnet wird. Eine scharfe Trennung dieser Begriffe ist aber oft schwer durchzuführen. Die bekannteste positiv-phototaktische (photopathische?) Erscheinung ist das Aufsuchen des Lichtes durch Fliegen, Mücken und Nachtschmetterlinge, das für dieselben oft zur Todesursache wird; durch Loeb ist auf die interessante Tatsache aufmerksam gemacht worden, daß dieselben **Nachtfalter** bei starker Lichtintensität (Tageslicht) negativ phototaktisch werden. Derselbe Forscher (in Gemeinschaft mit Groom<sup>2)</sup>) fand, daß die Nauplien von *Balanus* des Nachts an die Oberfläche steigen, vor dem starken Tageslicht aber wieder in die Tiefe wandern. Es handelt sich nicht um eine festgelegte periodische Schwankung, denn werden die Nauplien absichtlich verdunkelt, so zeigen sie bei plötzlicher Beleuchtung (auch durch starkes Licht) positive Phototaxis, die bei fortgesetzter Belichtung allmählich in negative übergeht. Höhere Temperatur begünstigt diese Umkehr. Die anfänglich befremdliche Veränderlichkeit der Phototaxis kann vielleicht durch ein uns sehr nahe liegendes Beispiel erläutert werden: versetzen wir uns in eine Straße, deren eines Trottoir, gegen Norden gelegen, Schatten besitzt, während das andere der Mittagssonne ausgesetzt ist; ist es in der Früh kalt, so wird die Mehrzahl der Leute die sonnige Seite benutzen, mit zunehmender Sonne aber allmählich den Schatten aufsuchen; ist die Temperatur des Tages von vorneherein eine hohe, so wird die Mehrzahl der Passanten auch in der Früh schon die schattige Seite benutzen. Dabei sind es die Augen der Menschen, durch deren Vermittlung die Orientierung erfolgt, nicht etwa die Wärmeempfindung. Eine echte Thermotaxis, das Wandern von einer niederen in eine höhere Temperatur (positive Thermotaxis) zeigen nach den Untersuchungen von Stahl Myxomyceten: zwei Gefäße, das eine mit Wasser von 7° C., das andere mit solchem

1) p. 189.

2) Groom, T. T. and Loeb, J., Der Heliotropismus der Nauplien von *Balanus perforatus* und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Biol. Zentralbl. X. p. 160 bis 177. 1890.



von 30° C. wurden durch einen Filtrierpapierstreifen, auf dem Plasmodien von *Aethalium septicum* ausgestreckt waren, miteinander verbunden. Die Aethalien bewegten sich zum wärmeren Wasser hin. Wurde das Wasser über 36° erwärmt, so trat negative Theromotaxis ein. Ebenso sammelt sich *Paramaecium* in einem ungleichmäßig erwärmten Glasrohr dort an, wo die Temperatur 24 bis 28° C. besitzt, ist also bei höheren Temperaturen als diesen negativ, bei niedrigeren positiv thermotaktisch. Desgleichen suchen die höheren Tiere jene Temperaturen auf, die ihr Existenzoptimum darstellen: durch das Temperaturgefühl gewarnt, suchen sie entweder durch mehr zufällige oder durch absichtlich gerichtete Bewegungen aus dem Bereiche der schädlichen Temperaturen zu gelangen, freilich oft erst nach erhaltener Schädigung, „das gebrannte Kind scheut das Feuer“. Ich habe absichtlich den Taxisbeispielen aus der niederen Tierwelt solche aus dem menschlichen Leben mit Vorliebe an die Seite gestellt: würde ein nicht menschlicher, intelligenter Beobachter die bestimmenden Faktoren für die Bewegungen der Menschen analysieren wollen, so würde er ähnliche Resultate wie wir für die niederen Tiere erhalten und daher vielleicht dem Menschen Empfindungen und Geistesfähigkeiten absprechen wollen. Die heftigsten Gegner der anthropomorphen Beurteilung der Tierpsyche, wie z. B. Uexküll,<sup>1)</sup> behaupten daher nicht etwa, „die Tiere besäßen keine Psyche“, sondern „über diese Frage sei keine Erfahrung möglich“, weil wir keine Empfindungen haben können, die nicht unseren Sinnesorganen angemessen sind.

<sup>1)</sup> Uexküll, v., *Psychologie u. Biologie. Erg. d. Physiologie*, Asher-Spiro, I. 2. Abt. 1902, p. 228.

## 5. Das Wachstum — Tropismus.

In der vorigen Stunde haben wir die äußeren Faktoren besprochen, welche eine Lokomotion des Tierkörpers veranlassen; es handelte sich dabei nicht um die direkte Wirkung, welche diese Faktoren auf Lebewesen ebensogut wie auf tote Massen ausüben, z. B. das Fallen durch die Schwerkraft, sondern um Auslösungen, welche innere Faktoren des Organismus in Tätigkeit setzen — oft in entgegengesetzter Richtung zu derjenigen, in welcher der äußere Faktor einwirkt, z. B. ein Emporsteigen entgegen der Schwerkraft bei Tieren, die spezifisch schwerer als das Medium sind. Die notwendigen Kräfte werden durch den Stoffwechsel des Protoplasmas geliefert; auch diese sind einer physikalisch-chemischen Analyse zugänglich. Es ist das Verdienst von Rhumbler, durch genaue Beobachtung loboser Rhizopoden (Amoeben) zu einer Nachahmung der hier noch einfachen Prozesse der Bewegung, Nahrungsaufnahme, Defäkation, ferner der Vakuolenpulsation und des Gehäusebaues durch anorganische Mittel gelangt zu sein.<sup>1)</sup> Er berichtet hierüber: „Wie die Amöbe eine Diatomee ihres verdaulichen, d. h. in dem Amöbenplasma löslichen Weichkörpers beraubt und dann den für sie unlöslichen Panzer der Diatomee wieder nach außen wirft, so beraubt auch der Chloroformtropfen den eingeführten Glasfaden seines für das Chloroform löslichen Schellackmantels, und wirft dann den Glasfaden, aus dem er keine Substanzen mehr zu lösen vermag, nach außen.

In beiden Fällen scheint die Einfuhr an die Anwesenheit, die Ausfuhr an die Abwesenheit der löslichen Substanz geknüpft.

<sup>1)</sup> Rhumbler, L., *Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle*, I. Arch. f. Entwmech VII, 1898, p. 103 bis 350. Lit. p. 344. Die zitierten Stellen: p. 251 ff.

Es kann das gar nicht verwundern: wenn eine Substanz in einer anderen gelöst wird, so muß, einerlei ob die Lösung auf chemische oder physikalische oder auf beiderlei Weise vor sich geht, eine große Adhäsion zwischen der lösenden und der gelösten Substanz bestehen, die Adhäsion muß sogar in einer der beiden Substanzen größer sein als die eigene Kohäsion derselben Substanz. Die Anwesenheit löslicher oder selbstlösender Substanzen auf einem Fremdkörper, der mit einem Lösungsmittel (Amoebenprotoplasma, Chloroform) in Berührung kommt, muß daher wegen der Größe der zur Lösung notwendigen Adhäsion stets den Import des Fremdkörpers erleichtern, beziehungsweise kann, wenn der Fremdkörper nicht zu schwer ist, direkt den Import vermitteln. Das ist wohl einer der Hauptgründe, warum bei den Amoeben der Import von Fremdkörpern mit so zweckmäßiger Auswahl getroffen zu werden scheint, meist werden ja nur solche Fremdkörper aufgenommen, welche dem Amoebenprotoplasma nutzbar gemacht, welche verdaut, d. h. zunächst vom Weichkörper gelöst werden können. So erklärt es sich, daß Amoeben an abgestorbenen Diatomeen vorüber gehen können, während sie lebende Diatomeen derselben Art aufnehmen.<sup>1)</sup>)

„Der spätere Export von Körpern aus der Amoebe, die früher in die Amoebe importiert wurden, läßt sich also in vielen Fällen darauf zurückführen, daß die betreffenden Körper während ihres Aufenthaltes im Amoebeninneren eine Umwandlung erfahren haben, die ihnen die zum Import und zum Verbleib im Amoebenkörper notwendige Adhäsion zum umgebenden Protoplasma geraubt haben.“<sup>2)</sup>)

Pulsierende Vakuolen konnte Rhumbler an Chloroformtropfen, die in Wasser eingetragen wurden, ebenfalls beobachten: offenbar besitzt das in den Tropfen osmotisch ein- und austretende Wasser verschiedene Stoffe gelöst, die seine Adhäsion verändern; Rhumbler meint, daß es aus dem Chloroformtropfen Alkohol und saure, durch das Licht entstandene Zersetzungsprodukte im Tropfen löst und dann aus demselben austritt.

Daß es sich bei der pulsierenden Vakuole der Infusorien nicht um einen vorgebildeten Hohlraum handelt, konnte durch

1) Rhumbler, a. a. O. p. 252.

2) p. 253.

ein durch künstlichen Druck zum Ausschlüpfen aus seiner Zyste gebrachtes Exemplar von *Colpoda cucullus* bewiesen werden: während des Hervorquellens besaß sowohl der hervorgequollene als auch der noch in der Zyste eingeschlossene Teil des Infusors eine eigene pulsierende Vakuole. Über den Gehäusebau seien an dieser Stelle bloß Rhumblers Versuche mit Chloroformtropfen in Wasser zitiert.<sup>1)</sup> „Wir haben schon oben bei Besprechung der Defäkation gesehen, daß ein Chloroformtropfen in Wasser einen in ihn eingeführten Glasfaden auf die Oberfläche trägt und ihn hier zum Abfallen bringen kann, wählt man aber statt des früher verwendeten Glasfadens breitere, flache Glassplitter, wie die Deckglassplitter, so haftet das Glas der Oberfläche an. Schleudert man kleine, mit Deckglassplittern zerriebene Chloroformtröpfchen von der spitzen Pipette in Wasser ab und prüft dann die abgeschleuderten Tropfen unter dem Mikroskop, so gewahrt man, daß sich sämtliche Tröpfchen mit einer dichten gebäuseartigen Glassplitterdecke überzogen haben, die wie Bausteine in engem Gefüge zusammengelagert sind. Die Glassplitter, die vorher (bei dem Eintragen der Tropfen in das Wasser) innerhalb des Chloroforms gelegen hatten, sind an der Oberfläche der Tropfen zu enger Lagerung zusammengedrückt, nachdem die Tropfen mit dem umgebenden Wasser in Berührung gekommen sind, sie haben sich also gerade wie die Bausteine im Inneren einer Testacee zur Zeit der Tochterbildung verhalten, denn auch diese treten ja, ihre ursprüngliche Lagerung verlassend, auf die Oberfläche der Tochterknospe, um sich zu einem dichten Mauerwerk zusammenzufügen.“

Wie auch Lokomotionsvorgänge sich auf die dem Stoffwechsel zugrunde liegende Assimilationstätigkeit der lebenden Substanz zurückführen lassen, ist von Jensen<sup>2)</sup> erläutert worden: eine Verminderung des Oberflächendruckes an irgend einer Stelle einer kugelförmigen Amöbe wird zum Austreten („Ausstrecken“) eines Pseudopodiums nach dieser Richtung hin führen. Wirkt z. B. ein Reiz von einer Seite her ein, der die assimilatorische Tätigkeit zu befördern imstande ist, etwa ein gelöstes Partikelchen einer

<sup>1)</sup> Rh. p. 282 bis 283.

<sup>2)</sup> Jensen, P., Die Protoplasmabewegung. Erg. d. Physiol. I., II. Abt. 1902. Litt. p. 1: 30.

Nährsubstanz oder optimale Wärmestrahlen, so wird der vermehrte Aufbau komplizierter, also großer Moleküle, der die Assimilation ausmacht, eine Verminderung des Oberflächendruckes bewirken, weil dieser von der Menge der Moleküle abhängt, die Moleküle aber durch das Zusammenschließen verhältnismäßig weniger werden. Daher wird gegen den günstigen Faktor hin ein Vorfließen des Plasmas erfolgen: Chemotaxis, Thermotaxis und ähnliche werden auf diese Art unserem Verständnisse näher gebracht.

Sehen wir die anscheinend „spontanen“ Bewegungen der Tiere in innigem Zusammenhange mit den Stoffwechsellvorgängen stehen, und zwar mit der Zunahme der lebenden Substanz, so liegt es nahe, nach dem Mechanismus dieser Zunahme, nämlich des Wachstums, zu forschen. Davenport<sup>1)</sup> spricht sich über „Wachstum“ folgendermaßen aus:

„Wachstum ist Zunahme an Größe und kann aus der Vermehrung entweder der geformten Substanz durch Sekretion oder des Plasmas durch Assimilation, oder des Eenchylemas (Zellsaftes) durch Imbibition erfolgen. Diese Vermehrung kann entweder vorübergehend oder bleibend sein; . . . Wachstum kann entweder durch den ganzen Organismus hin verteilt sein oder lokal auftreten, einen Faktor der Differenzierung bildend. Beim normalen Wachstum ist die Zunahme anfangs langsam, steigt dann rasch zu einem Maximum an und schließlich sinkt es bei den meisten Tieren auf Null. Dieses schließliche Aufhören ist eine besondere Eigenschaft bestimmter Organismen, und muß, wie spezielle Strukturen, auf besondere Ursachen zurückgeführt werden.“

Welche Rolle Sekretion, Assimilation und Imbibition beim tierischen Wachstum spielen, ist am besten bei jenen Formen nachzuweisen, die nicht, wie die höheren Wirbeltiere, eine kontinuierliche Größenzunahme und eine ebensolche Erneuerung besitzen, sondern sprungweise an Größe zunehmen, wie z. B. die Krebse. Hier werden während der Jugend öfter, später oft nicht einmal jedes Jahr, die ganzen „geformten“ Apoplasmen bei den sogenannten Häutungen abgeworfen, kommen also für die Größenzunahme wenig in Betracht, da sie erst wieder durch Sekretion des Plasmas erneuert werden müssen. Innerhalb des unmach-

<sup>1)</sup> Davenport, Ch. B., *Experimental Morphology. II. Effect of Chemical and Physical Agents upon Growth.* New-York, Macmillan, 1899. (p. 290).

giebigen Panzers liegt zusammengepreßt das durch Assimilation vermehrte Plasma, ohne daß genügendes Wasser vorhanden sein kann, den vergrößerten Formen nach der Häutung einen Turgor geben zu können, denn Flüssigkeiten sind fast inkompressibel.

Läßt man einem Dekapoden während der Häutung das Wasser aus dem Aquarium ab, so daß er nach dem Ausschlüpfen in Luft kommt, so wird der Turgor nicht hergestellt, die zu weiten Formen sind schlapp, wie zu große Kleider. Auch der im Wasser während der Häutung sterbende Krebs, sowie der lebende kurz nach vollzogener Häutung sind schlapp und dem Volumen (sowie wahrscheinlich auch dem Gewichte) nach kaum größer als vor der Häutung. Erst durch Wasserimbibition wird die eigentliche Größenzunahme bewirkt; wir wissen bereits, daß dies eine osmotische Wirkung der Zellen ist.

Davenport<sup>1)</sup> wog Eier und Embryonen verschiedenen Stadiums von Axolotl (*Amblystoma*), Kröten und Fröschen. Sie wurden zunächst von anhängendem fremden Wasser befreit, dann in einem Desiccator bei vermindertem Luftdruck mit Schwefelsäureetrocknung solange getrocknet, bis kein Gewichtsverlust mehr eintrat (Trockengewicht). Die Differenz von Lebend- zu Trockengewicht ergab also die im Organismus vorhandene freie Wassermenge. Es zeigte sich anfänglich ein sehr langsames Wachstum -- während rascher Zellteilungsfolge -- die ersten Stadien des Eies; dann, nach den ersten paar Stunden ein rasches Wachstum, während dessen der Prozentgehalt an freiem Wasser von 56 auf 96% ansteigt, dann wieder eine Verlangsamung mit Zunahme der „geformten“ Substanz, so daß der Wassergehalt bis 88% fällt. Also auch hier ist die hauptsächlichste Größenzunahme der Wasserimbibition zuzuschreiben. Bei Vögeln (Huhn nach Poll<sup>2)</sup>) und Säugetieren (Mensch nach Fehling<sup>3)</sup>) sinkt der Wassergehalt schon vor der Geburt rapid: das Huhn besitzt 54 Stunden nach begonnener Ausbrütung noch 90% Wasser, nach 264 Stunden nur mehr 59%, der menschliche Embryo in der sechsten Woche 97.5%, in der 39. bloß 74.2% Wasser. Ursache

<sup>1)</sup> Dpt. Exp. M. II. p. 284 bis 285.

<sup>2)</sup> Poll, R., Untersuchungen üb. d. chem. Veränd. d. Hühnerei während der Bebrütung. Landwirtsch. Versuchsstat. XXIII. p. 203 bis 247. 1879.

<sup>3)</sup> Fehling, H., Beiträge zur Physiologie des placentaren Stoffverkehrs. Arch. f. Gynäkologie. XI. p. 523 bis 557. 1877.

ist die Abscheidung bleibender Apoplasmen (Knochen etc.). Hiermit kommen wir auf eine Verschiedenheit zwischen solchen Formen, die noch nach Erreichung der definitiven Gestalt an Größe fortwachsen, und jenen Formen, die (meist bei Erreichung der vollen Geschlechtsreife) bei einer bestimmten, arthearakteristischen Größe stehen bleiben, zu sprechen. Von den ersteren Formen seien die Muscheln, Krustazeen und die Fische (vielleicht Amphibien und Reptilien) angeführt, von den letzteren die Insekten, Vögel und Säuger. Die letzteren umfassen die höchststehenden Tiere und in ihrer konstanten Größe erblicken wir wohl ebenso den Ausdruck der möglichsten Unabhängigkeit von äußeren Faktoren (Imbibitionswasser und Nahrungsfülle), wie in ihrer selbsttätigen Temperaturerhöhung (bei den Insekten allerdings nur wenige Grade), in ihrer Unzugänglichkeit für osmotische Druckschwankungen (bei Insekten nicht untersucht) usw. Wenn auch Davenport glaubt, das schließliche Aufhören des Größenwachstums, weil es nur bestimmten Organismen zukommt, gleich speziellen Strukturen auf besondere Ursachen zurückführen zu müssen, so meine ich, daß eine einzige Ursache genügt, um uns die endlich-konstanten Formen verständlich zu machen: nämlich die Abnahme der Feuchtigkeit. Alle diese Formen stehen zur Anpassung an das Landleben in direkter Beziehung: es fehlt ihnen die Fähigkeit, Wasser anders als durch Speise und Trank aufzunehmen, es wird daher bei einer bestimmten Größe die aufgenommene Wassermenge nicht mehr ausreichen, den Turgor in etwa neugebildeten Zellen herzustellen, da die Aufnahmsflächen nur im Quadrate, die turgeszenten Teile im Volumen mit der Größe zunehmen. Es muß daher ein Gleichgewichtszustand erreicht werden, wo das aufgenommene Wasser eben ausreicht, die durch Sekretion, Verdunstung etc. stets unvermeidlichen Abgänge zu decken, insbesondere dann, wenn für Wärmeproduktion, Muskel- und Nervenanstrengung viel verausgabt wird (Insekten und Warmblüter), die Größe wird konstant bleiben. Am deutlichsten zeigen sich diese Verhältnisse bei den Insekten mit vollkommener „Metamorphose“, wo beim letzten Wechsel der Apoplasmen viele Arten, das Wasser, in dem sie als Larve gelebt haben, verlassen und gar keine Nahrung mehr aufnehmen (Epheméridae u. v. a.). Auf die experimentelle Veränderlichkeit der metamorphotischen Vorgänge wird später, gelegentlich der Arten-

wandlung eingegangen werden. Hier soll noch kurz der Einfluß unserer acht äußeren Faktoren auf die Geschwindigkeit tierischen Wachstums und auf die Richtung desselben zur Sprache kommen.

Was 1. die chemischen Agentien betrifft, so ist ihr Einfluß auf die Geschwindigkeit des Wachstums davon abhängig, ob sie solche Stoffe dem Tierkörper zuführen, die zum Aufbau des Plasmas oder der Apoplasmen Verwendung finden können, ob sie also die Assimilation begünstigen oder ob sie durch raschen Abbau der labilen protoplasmatischen Verbindungen der Dissimilation das Übergewicht verleihen. Im ersteren Falle haben wir es mit den Nährstoffen, im letzteren mit Giften zu tun. Dabei ist jedoch oft die Konzentration des Stoffes maßgebend und bei Nährstoffen ein Optimum vorhanden, dessen Überschreitung schädliche Wirkungen zur Folge hat. Bei Wassertieren ist das Optimum der anorganischen Nährstoffe gewöhnlich die Konzentration desselben in jenem Medium, in dem das betreffende Tier zu leben gewohnt ist: doch gibt es Ausnahmen: nach J. Loeb<sup>1)</sup> kann das Wachstum der Larven des Seeigels *Arbacia* durch NaOH-Zusatz zu gewöhnlichem Meerwasser beschleunigt werden, während nach Herbst<sup>2)</sup> bei den verwandten *Sphaerechinus granularis* und *Echinus microtuberculatus* dies nicht der Fall ist. Bei Landtieren finden wir wieder eine weitgehende Unabhängigkeit von den als Nahrung sich anbietenden Stoffen, da ihre Aufnahme willkürlich erscheint. Auf die Rolle der einzelnen chemischen Stoffe für die Formbildung der Tiere wird gelegentlich der die ontogenetische Entwicklung bedingenden Faktoren näher eingegangen werden (eine Würdigung der Assimilation sei erst der Besprechung spezifischer Formen vorbehalten). Für den Einfluß verschiedener Diät (organischer Nährstoffe), wofür in den medizinischen und landwirtschaftlichen Fachschriften eine weitläufige Literatur existiert, sei als Beispiel das Wachstum der Kaulquappen, die Yung<sup>3)</sup> mit verschiedenen Eiweißarten fütterte, als typisch angeführt: als Nahrung dienten 1. Wasserpflanzen

<sup>1)</sup> Loeb, J., Arch. f. Entwm. VII. 1898. (p. 631.)

<sup>2)</sup> Herbst, C., Vorl. Übers. üb. d. Rolle der zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorg. Stoffe. Verh. naturhist. mediz. Ver. Heidelberg. N. F. VII. 1902. (p. 393.)

<sup>3)</sup> Yung, E., Contributions à l'hist. de l'influence des milieux physico-chim. sur les êtres vivants. Arch. d. Zool. (2) I. p. 31 bis 52. 1883.



(*Anacharis* und *Spirogyra*), 2. Eihüllen des Frosches, 3. Hühneridotter, 4. Hühnereiweiß, 5. Fischstücke, 6. Rindfleisch; nach 42 Tagen wiesen die sechs Partien verhältnismäßige Längen von 18.3, 23.2, 26.0, 33.0, 38.00 und 43.5 auf, d. h. sie waren um so rascher gewachsen, je mehr stickstoffreiche Verbindungen die Nahrung enthielt. Da wir den Einfluß unseres zweiten Faktors, der Feuchtigkeit, auf das Wachstum bereits gelegentlich der Analyse der Wachstumsvorgänge selbst in Betracht gezogen haben, können wir uns gleich dem dritten Faktor, der Dichte des Mittels, zuwenden. Versuche über die Wachstumsgeschwindigkeit geköpfter Hydroidpolypen (*Tubularia*) in verschiedenen dichten Medien, ergaben (nach Loeb<sup>1)</sup>, daß das Optimum nicht beim normalen Seewasser, sondern bei einer verdünnteren Lösung eintrat; die ungünstige Beeinflussung durch größere Konzentration wurde auch für regenerierende *Dero vaga* (einem Naisartigen Wurme) in Davenport's<sup>2)</sup> Laboratorium von Frazeur experimentell nachgewiesen. Diese Versuche stehen mit den früher entwickelten Vorstellungen über die osmotische Wasseraufnahme in gutem Einklange, da mit zunehmender Konzentration des Mediums die Abgabe von Wasser desselben an die Zellen sinken muß. Der Einfluß mechanischer Agentien auf die Geschwindigkeit des Wachstums ist eine sehr bedeutende: sowohl bei Druck als bei Verwundung wird das Wachstum an den angegriffenen Stellen gegenüber den übrigen Körperteilen stark beschleunigt, wodurch einerseits eine Verstärkung in der Zug- oder Druckrichtung die „funktionelle Struktur“, andererseits ein Wiederwachsen verloren gegangener Teile (während der übrige Körper langsamer weiter wachsen kann) die Regeneration zustande kommen kann. Auf beide Vorgänge werden wir ausführlicher gelegentlich der Differenzierung zurückkommen.

Ein schwacher elektrischer Strom soll nach Rusconi<sup>3)</sup> die Entwicklung von Froscheiern beschleunigen; Lombardini<sup>4)</sup> und

<sup>1)</sup> Loeb, J., Untersuch. zur physiol. Morphol. der Tiere. II. Organbildung und Wachstum. 82 S. Würzburg 1892.

<sup>2)</sup> Dpt. II. p. 365.

<sup>3)</sup> Rusconi, M., Über künstl. Befruchtungen von Fischen u. üb. einige neue Versuche in betreff künstl. Befr. v. Fröschen. Arch. f. Anat. Physiol. u. wiss. Med. (Müller.) 1840. p. 185 bis 193.

<sup>4)</sup> Lombardini, Forme Organiche Irregolari negli Ucelli e ne' Batrachida. Pisa 1868.

Windle<sup>1)</sup> fanden für Hühnereier bloß schädlichen Einfluß, verwandten vielleicht einen stärkeren Strom; Maggiorini<sup>2)</sup> fand bei Einwirkung eines starken Magnetes, daß viermal soviel Hühnereier sich zu entwickeln aufhörten, als in einer normalen Kontrollkultur.

Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Wachstumsgeschwindigkeit liegen für Tiere keine Versuche vor; diejenigen über Licht sind sehr fraglich; nach Bidder und Schmidt<sup>3)</sup> sollen hungernde Katzen rascher bei Tag als bei Nacht an Gewicht abnehmen, was nach Moleschott<sup>4)</sup> auf die durch die Retina vermittelte stärkere Dissimilation im Lichte zurückgeführt werden soll.

Hingegen ist der Einfluß des letzten noch zu besprechenden äußeren Faktors, der Wärme, auf die Geschwindigkeit des Wachstums von großem Einfluß. Es ist eine immer wiederkehrende Erscheinung, daß das Wachstum mit der Zunahme der Temperatur, selbst über die für ein bestimmtes Tier normale, an Geschwindigkeit zunimmt und ein Optimum erst unweit des Maximums, d. h. wo das Protoplasma wärmestarr wird, erreicht. Die raschere Reife in südlichen Ländern, die arktischen und hochalpinen Zwergformen sonst größerer Arten, die größere Wachstumssteigerung im Sommer (z. B. bei Krabben raschere Häutungsfolge) gehören hierher. An experimenteller Nachprüfung fehlt es nicht: Seeigeleier (*Sphaerechinus*) desselben Weibchens, wurden von Driesch<sup>5)</sup> in zwei Partien geteilt, die eine derselben unter 16° C., die andere im Brutofen bei 31° C. zur Entwicklung gebracht. 1 Stunde 15 Minuten nach der Befruchtung stand die erstere Partie erst im Beginn der ersten Kernteilung, während die wärmer gehaltene Partie bereits durchaus im Zweizellenstadium sich befand und auch

<sup>1)</sup> Windle, B. C. A., On certain Early Transformations of the Embryo. Journ. of Anat. a. Physiol. XXVII. p. 436 bis 453. Juli 1893.

<sup>2)</sup> Maggiorini, C., Influenza del magnetismo sulla embriogenesi e sterimento degli uovi. Atti Acad. Lincei. (3) Trans. VIII. p. 274 bis 279. 1884.

<sup>3)</sup> Bidder, F. H. u. Schmidt, K., Die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel, 413 S. Mitau u. Leipzig 1852.

<sup>4)</sup> Moleschott, J., Recherches sur l'influence de la lumière sur la production de l'acide carb. pur l'animaux. Ann. d. Sci. Nat. (Zool.) (4) IV. p. 209 bis 224. 1855.

<sup>5)</sup> Driesch, H., Entwickl. mechan. Studien, 3 bis 6. Zeitschr. f. wiss. Zool, 55. 1892. p. 1 bis 62. p. 16.

später immer voraus blieb. Vernon<sup>1)</sup> fand Larven (*Strongylocentrotus lividus*), die sich zwischen 17 und 22° C. entwickelten, um 20% oder mehr größer als solche, die unter (oder über) diesen Temperaturgrenzen gezogen wurden. Bei über 22° sich entwickelnden Larven waren die aboralen Fortsätze 10:8, die oralen 8:5% länger, als bei 18 bis 20°. Für Froschquappen ist die bis zu einer Optimaltemperatur zunehmende Entwicklungsgeschwindigkeit von Higgenbottom,<sup>2)</sup> O. Hertwig<sup>3)</sup> und Lillie und Knowlton<sup>4)</sup> durch Versuche ermittelt worden. Für das Hühnchen ermittelte Féré,<sup>5)</sup> daß es bei 40° sich etwa doppelt so rasch entwickelt, als bei 34°; bei 41° noch rascher, obzwar das Maximum schon bei 42° liegt (Rauber<sup>6)</sup>).

Die Beeinflussung der Wachstumsrichtung durch die äußeren Faktoren wird als „Tropismus“ bezeichnet. Es wäre also analog der verschiedenen Beeinflussung der Bewegungsrichtung, die wir als Chemotaxis, Hydrotaxis, Tonotaxis usw. kennen gelernt haben, vom Chemotropismus, Hydrotropismus usw. zu sprechen. Während die Pflanzen dergleichen Erscheinungen in großer Menge zeigen, sind wir bei den Tieren auf wenige Fälle beschränkt: infolge der freien Beweglichkeit der meisten Tiere. Bloß bei den fest-sitzenden Formen finden sich einige gute Beispiele. Serpulidae, Röhrenwürmer, wachsen dem Lichte zu (Loeb)<sup>7)</sup> und die regenerierenden Stöckchen gewisser Polypen (*Sertularia*) lassen Stolonen negativ phototrop, Hydranthen positiv phototrop von der Wundstelle auswachsen.

Weit verbreitet ist der Thigmotropismus, das Auswachsen kolonienbildender Tiere längs eines festen Substrates (Bryozoa u. a.).

<sup>1)</sup> Vernon, H. M., The effect of environment on the development of Echinoderm Larvae etc. Phil. Trans. vol. 186 B. 1895. p. 577 bis 632. p. 625.

<sup>2)</sup> Higgenbottom, J., Influence of Physical Agents on the Development of the Tadpole etc. Phil. Trans. Roy. Soc. London for 1859. p. 431 bis 436. pl. XXXVI.

<sup>3)</sup> Hertwig, O., Üb. d. Einfluß der Temperatur auf d. Entwickl. v. *Rana fusca* u. *R. esculenta*. Arch. f. mikr. An. LI. p. 319 bis 381. 8. Jan. 1898.

<sup>4)</sup> Lillie & Knowlton, On the effect of temp. on the developm. Zool. Bull. I. p. 179 bis 193. 1897.

<sup>5)</sup> Féré, C., Note sur s'influence de la temper. sur l'incubation de l'œuf de la poule. Journ. d'Anat. et physiol. XXX. 1894. p. 352 bis 365.

<sup>6)</sup> Rauber, A., Üb. d. Einfl. d. Temp. etc. Sitzungsab. Naturf. Ges. Leipzig. X. p. 55 bis 78. 1884.

<sup>7)</sup> Loeb, J., Weitere Untersuchungen üb. d. Heliotropismus d. Tiere etc. Arch. f. d. ges. Physiol. XLVII. p. 391 bis 416. 9. Mai 1890.

## 6. Die Zeugung.

Wir haben den Organismus des lebenden Tieres bisher als ein physikalisch-chemisches Substrat betrachtet, das infolge seiner inneren Labilität unter dem Einfluß äußerer Kräfte fortwährend Bewegungen und Wachstumsvorgänge aufweist, die erst beim Überwiegen der Abbau-(oder Dissimilations-)prozesse über die Assimilationsvorgänge erlöschen, zum Tode führen.

Wir wissen erfahrungsgemäß, daß jedes einzelne Tier, wie es einem endlichen Tode entgegengeht, so auch einen nachweisbaren Anfang genommen hat. Die Ontogenie (individuelle Entwicklungsgeschichte) hat einen maßgeblichen Faktor für das Entstehen der uns bekannten Tiere mit großer Bestimmtheit ermittelt: nämlich die Notwendigkeit eines Vorfahren derselben (oder doch sehr ähnlicher) Art. Das Problem der Zeugung verdankt diese Einsicht den Experimenten von Redi<sup>1)</sup> und Pasteur<sup>2)</sup> welche nachwiesen, daß in gut sterilisierten, vollständig abgeschlossenen Gefäßen auch nicht die kleinsten Lebewesen unter den jetzt auf der Erde herrschenden Bedingungen „spontan“ oder durch „Urzeugung“ entstünden, wie man bis dahin geglaubt hatte.

Das Problem der Zeugung beschränkt sich daher gegenwärtig für die experimentelle Morphologie auf folgende Fragen: 1. Welche Zellverbände, Zellen, Zellvereinigungen, Zellteile oder chemische Zellbestandteile sind notwendig, damit ein neues Tier sich entwickeln kann? 2. Welche äußere Faktoren müssen mitwirken?

<sup>1)</sup> Redi, F. (Gesammelte Werke). Florenz 1664 bis 1690. Venedig 1712 bis 1728.

<sup>2)</sup> Pasteur, L. *Nouvel exemple de fermentation déterminé par des animaux infusoires pouvant vivre sans oxygène libre.* Paris 1863.

3. Lassen sich die Vorgänge der Zeugung auf einfachere, uns bekannte Erscheinungen (z. B. physikalischer und chemischer Natur) zurückführen?

Daß besonders bei niedrigen Tieren ganze Zellverbände vom Muttertier abgelöst, bei der sogenannten „ungeschlechtlichen“ Fortpflanzung neue Tiere hervorgehen lassen, ist durch die natürliche und künstliche Quer-, Längs- und Radiärteilung und die Knospung erwiesen: diese Fälle stehen mit Regenerationsvorgängen in untrennbarem Zusammenhang und werden daher gelegentlich derselben ihre Besprechung finden,<sup>1)</sup> Analoges gilt für die Teilung der einzelligen Tiere, der Protozoen. Die von denselben abgelösten Keime besitzen wieder den Wert einzelner Zellen und es ist daher jedenfalls bei den Protozoen nur eine Zelle zur Produktion eines neuen Tieres notwendig. Bei den Metazoen wird seit langem die Entstehung eines neuen Tieres ausschließlich aus einer besonders hierzu bestimmten, vom Muttertier sich ablösenden Eizelle als „Parthenogenese“ bezeichnet.<sup>2)</sup> Während dieselbe als normale Erscheinung bei einer verhältnismäßig nur geringen Anzahl von Tierformen, die unregelmäßig durch das Tier-system zerstreut sind (Wirbeltiere ausgeschlossen), beobachtet wurde, bei den übrigen aber stets eine Vereinigung zweier verschiedener Keimprodukte, des weiblichen oder Eies (beziehungsweise Makrogamete bei Einzelligen) und des männlichen oder Spermas (beziehungsweise Mikrogamete) der Geburt eines neuen Wesens vorangeht — ist man durch Versuche dahin gelangt, auch Eier sonst nicht parthenogenetischer Tiere ohne Sperma zur Entwicklung zu bringen.

Tichomiroff<sup>3)</sup> fand, daß Eier von *Bombyx mori* (dem Seidenspinner), durch ein mechanisches Mittel, nämlich starkes

<sup>1)</sup> Vgl. Hatschek, B., Lehrbuch der Zoologie. Jena, Fischer, 1888. p. 216 bis 226. — Seeliger, O., Über Natur und allgemeine Auffassung der Knospungsfortpflanzung der Metazoen. Referat. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1896. p. 25 bis 59. — Przi Bram, H., Regeneration. Erg. d. Physiol. v. Asher-Spiro. I., II. Abt. 1902. p. 80 bis 81 und p. 106 bis 107.

<sup>2)</sup> Vgl. Wilson, E. B., The Cell. New-York, Macmillan. 1902. p. 280 bis 288. — Przi Bram, H., Experimentelle Biologie d. Seeigel. Bronns Cl. u. Ordn. II., 3, p. 1213 bis 1222. — Korschelt u. Heider, Lehrb. d. vergl. Entwickl.-gesch. d. Wirbellosen Tiere. Allg. Teil. 2. Lief. Jena, Fischer, 1903. p. 613 bis 627.

<sup>3)</sup> Tichomiroff, Die künstliche Parthenogenese bei Insekten. Arch. f. An. u. Physiol. Ph. Abt. Suppl. 1886. p. 35 bis 36.

Reiben mit einer Bürste, zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt werden können. Da jedoch bei demselben<sup>1)</sup> Schmetterling von anderen Beobachtern (Castellet, Herold, v. Siebold) ohne Anwendung künstlicher Mittel auch vereinzelt Fälle beobachtet wurden, so wurde diesen Versuchen keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Nachdem dann bereits bei mehreren Tierklassen durch Einwirkung der verschiedenartigsten chemischen Agentien auf unbefruchtete Eier Erscheinungen beobachtet worden waren, die eine mehr oder weniger große Ähnlichkeit mit normaler Furchung aufwiesen, ohne aber jemals zur Entwicklung eines Embryos geführt zu haben.<sup>2)</sup> gelang es Jacques Loeb<sup>3)</sup> unbefruchtete Seeigeleier durch zweistündige Einwirkung einer Magnesiumchloridlösung einer bestimmten Konzentration ( $\frac{10}{8}$  n  $MgCl_2$ ) zur Entwicklung zu bringen und bis zum Pluteusstadium aufzuziehen, d. i. ebensoweit, als es mit besamten Eiern derselben Gattung gelingt. Während Loeb anfänglich eine spezifische Wirkung der Magnesiumionen annehmen zu müssen glaubte, zeigte es sich bei seinen weiteren Versuchen an derselben und anderen Seeigelarten (*Strongylocentrotus* usw.), daß die gleiche Wirkung bei denselben zu erzielen ist, wenn die Konzentration des Seewassers um den gleichen Betrag durch andere Salze (gleichgültig welche), ja selbst durch Rohrzucker oder Harnstoff, erhöht wird und daher nicht spezifische Ionen, sondern der erhöhte osmotische Druck als der wirksame Faktor anzusehen ist (osmotische Befruchtung — Loeb, Tonogamie — Giard). [Nach Einwirkung auf die Hälfte verdünnten Seewassers (durch 10 bis 90 Minuten) sah hingegen Morgan keine Teilung unbefruchteter Eier eintreten.] Nichtsdestoweniger gibt es für verschiedene Eier Ionen, die auch ohne merkliche Konzentrationserhöhung eine parthenogenetische Entwicklung herbeizuführen imstande sind. Beim Seeigel *Arbacia* löst Natronlauge ( $NaOH$ ) bis zu zehn Zellen,

<sup>1)</sup> Auch bei anderen: Garbowski, Tad., Parthenogenese bei *Porthesia*. Zool. Anz. XXVII. Nr. 7/8. 26. I. 1904. p. 212 bis 214.

<sup>2)</sup> Vgl. die Tabelle p. 1219 bei Przibram, Exp. Biol. d. Seeigel. Bronns Cl. u. Ord.

<sup>3)</sup> J. Loeb, On the nature of the process of fertilization and artificial production of normal larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of the Sea Urchin. Americ. Journ. Physiol. vol. 3. 1899. p. 135 bis 138. — Weitere Litt. siehe 3).

beim Seestern *Asterias* unorganische Säuren (wirksam H) bis zur *Gastrula* gehende Entwicklung aus.<sup>1)</sup> Beim Wurm *Chaetopterus* läßt Kalium und Wasserstoffchlorid ohne Konzentrations-erhöhung schwimmende Larven (*Trochophorae*) hervorgehen, während bei *Amphitrite* Kalziumspuren, aber weder Kalium (oder Na, Sr, Li, Mg). noch Konzentrationserhöhung Entwicklung veranlassen. (Hier dürfte auch die Wirkung von Strychnin auf Seeigeleier, nach R. Hertwig, von Sublimat auf Froscheier nach Dewitz und andere ähnliche, sich anschließen.) Auch durch Temperaturwechsel ist eine künstliche Befruchtung zu erreichen. Morgan fand, daß unbefruchtete Eier von *Arbacia*, in Seewasser bis zum Gefrierpunkt abgekühlt, sich nachher teilen konnten (und zwar ohne *Astrosphaeren*). Nach Wiederherstellung höherer Temperatur konnte eine vom Kern ausgehende Strahlung auftreten und trotz Vorhandenseins nur eines Systemes können sich die Eier furchen.

Auf Anregung Loeb's untersuchte A. W. Greeley ebenfalls den Einfluß von Eis auf Seeigeleier, die das 32-Zellenstadium erreichen konnten und auf Seesterneier, die sogar bis zu Larven sich weiter entwickelten. Da es Loeb noch bei einer Reihe anderen Klassen angehöriger Tiere, unter anderem auch beim Fische *Fundulus*<sup>2)</sup> gelang, durch künstliche Mittel Entwicklung auszulösen, so werden wir nicht fehl gehen, wenn wir die Vereinigung mit dem Spermatozoen nicht als die direkte Ursache der Entwicklung nichtparthenogenetischer Eier ansehen, sondern eine hierdurch bedingte physikalische oder chemische, verhältnismäßig einfache Wirkung für die Befruchtung verantwortlich machen. Es lag nun nahe zu prüfen, ob Preßsäfte aus Spermatozoen befruchtende Wirkung ausüben. Es mag vorausgeschickt sein, daß der Zusatz solcher die wirksame Konzentration des Seewassers nicht stark verändert, weil die großen Eiweiß-

1) Vgl. neuerdings: M. T. Garbowski, *Bullet. de l'Acad. des Sc. d. Cracovie*. 7. Dez. 1903. (deutsch). (Auslösung der Parthenogenese von *Asterias glacialis* durch Kohlenstoffdioxid.)

2) Loeb, J., *Experiments on Artificial Parthenogenesis in Annelids (Chaetoptems) and the Nature of the Process of Fertilization*. *Amer. Journ. of Physiology*. vol. IV. 1. Jan. 1901. Nr. IX. p. 452. — Weitere Litt.: Spaulding, E. G., *The special Physics of Segmentation etc.* *Biol. Bulletin*. Feb. 1904. vol. VI. p. 97 bis 122.

moleküle wenig osmotischen Druck ausüben.) Piéri schüttelte frischen Samen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus* eine viertel Stunde lang in einem Wassergefäß *a)* mit Meerwasser, *b)* destilliertem Wasser, filtrierte durch Papier, wobei zwar Spermatozoen durchgehen, aber unbeweglich, ohne Schwanz, daher tot sein sollen, soweit im Mikroskope bemerkbar, und setzte sofort oder bis zehn Stunden nach der Bereitung den so gewonnenen Extrakt frischen, reifen, dem Eierstock entnommenen Eiern zu. Bei *a)* erhielt er zahlreiche, bei *b)* wenige, sich langsam entwickelnde Morulae; von Kontrolleiern entwickelten sich keine. Piéri macht selbst die Einwände, daß das von ihm gefolgerte lösliche Ferment („Ovulase“) eigentlich durch Zentrifugieren und Filtrieren durch Porzellanfilter gewonnen werden müßte u. a. Ebenfalls zweifelhaft sind ähnliche Versuche von Dubois. Winkler stellte Spermaextrakt von *Sphaerechinus* und *Arbacia* auf dreierlei Art dar: 1. Das Sperma wurde in destilliertem Wasser aufgenommen, eine halbe Stunde geschüttelt, fünf- bis sechsmal durch dreifache Papierfilter filtriert, dann soviel Rückstand von eingedampftem Meerwasser hinzugefügt, daß die Konzentration normal wurde (zirka 4%); zweitens wurde Meerwasser eingedampft und in ein viertel des Volums wieder gelöst. In diese 20% Lösung gebracht, verquoll das Sperma sofort. Die weitere Behandlung wie bei 1. 3. wurde auf 70° erhitztes Sperma verwendet. In allen Fällen ergab nur der Spermaextrakt der eigenen Art (verlangsamte) Furchung bis zu vier Teilungen. Daraufhin trat abnormer Zerfall der Blastomeren ein, nach Winkler eine Folge des Fehlens der Dotterhaut. Die auf die verschiedenste Art erzielte Weiterentwicklung unbesamter Eier der Seeigel weist nämlich gemeinsame Charaktere auf, welche die entstandenen Produkte auch ohne Kenntnis ihrer Vorgeschichte von normal befruchteten zu unterscheiden gestatten. Diese Merkmale sind:

*c)* Das Fehlen der dicken Dotterhaut, die sich sonst beim Eindringen des Spermatozoons ins Ei abhebt (Loeb);

*β)* die langsamere Entwicklung (Loeb);

<sup>1)</sup> Negative Resultate erhielt Cremer, M., Über die Einwirkung von Forellenpreßsaft auf Forelleneier. Sitzungsber. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. Bd. XVI. 1900. p. 111.



γ) das Schwimmen am Grunde, anstatt des Emporsteigens bei normal befruchteten (Loeb);

δ) die halbe Chromosomenzahl (R. Hertwig 1895, 6; Morgan 1899, Wilson 1900).

Die halbe Chromosomenzahl ist natürlich auf das Fehlen der Spermachromosomen zurückzuführen; bei normalerweise parthenogenetischen Eiern unterbleibt entweder die Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers, wodurch die Chromatinmasse vollständig erhalten bleibt, oder es erfolgt zwar die zweite Reduktionsteilung, aber der zweite Richtungskörper vereinigt sich (analog einem Spermatozoen) wieder mit dem Ei(vor)kern, wodurch die normale Chromosomenzahl wieder hergestellt wird. Bei der Drohne, die bekanntlich aus unbesamten Eiern sich entwickelt, werden zwei Richtungskörper gebildet und ausgestoßen, so daß bei den ersten Teilungen die halbe Chromosomenzahl (und -masse) vorhanden ist (aber später auf noch unbekannte Art auf die normale Chromosomenzahl auswachsen soll).

Kann die Frage, ob die Eizelle allein genügt, damit eine Entwicklung erfolgen kann, nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen bejaht werden, so ist das gleiche für die Spermazelle (das „Spermatozoon“) noch nicht direkt erwiesen. Meines Wissens sind Versuche, Spermatozoen ohne Eindringen in Eier zu Kernteilungen zu veranlassen, nicht ausgeführt worden. Hingegen zeigen eine Reihe von Versuchen, daß der Spermakern imstande ist, den Eikern zu ersetzen; daß also der Eikern für die Entwicklung des Eies nicht unerläßlich ist. Mechanisch kann die Entkernung des Eies entweder durch Schütteln und Heraussuchen der kernlosen Schüttelfragmente oder durch direkten Schnitt erzielt werden. Das Sperma dringt in solche kernlose Eistücke, wenn nur die verwendeten Eier reif waren, wie in ganze Eier ein und die Furchungszellen enthalten die halbe Chromosomenzahl. Diese von Boveri zuerst an Seeigeln beobachtete Erscheinung, ist von Delâge auch für Dentalium und Lanice beschrieben und „Mero-gonie“ genannt worden. Derselbe betont, daß man von männlicher Parthenogenese (wie Giard und Le Dantec es taten nicht reden soll, weil ja das Ei-plasma erhalten geblieben war. Hier seien noch die Versuche von Rawitz über „Ephobogenese“ erwähnt; derselbe fand, daß unreife Eier von Seeigeln und Seewalzen durch chemische Mittel zur Ausstoßung des ganzen Kernes getrieben

werden können: daß sie dann von weit auseinanderliegenden Tierformen (Seewalzeneier durch Seeigelsperma) besamt werden und sich weiter entwickeln, wobei die männliche Kernsubstanz in den Furchungszellen immer mehr abnimmt; eine Bestätigung von anderer Seite liegt jedoch nicht vor.

Mit den Merogonieversuchen ist eine weitere der von uns formulierten Fragen bezüglich der Zeugung angeschnitten worden: nämlich nach den notwendigen Zellteilen. Wir sehen, daß der Kern des Eies entbehrlich ist, falls er durch einen Spermakern ersetzt wird; wir sahen auch, daß Eibruchstücke besamt zur Entwicklung gelangen, also nicht das gesamte Eiplasma notwendig ist. Es bleibt noch zu erledigen, wie sich ungekernte Eier oder Eibruchstücke verhalten, wenn ihnen kein anderer Kern zugeführt wird. Durch die Loeb'sche osmotische Befruchtung war die Möglichkeit gegeben, diesen Versuch auszuführen: während gekernte Bruchstücke von Seeigeltieren nach Behandlung mit den betreffenden Lösungen sich zu furchen begannen und endlich schwimmende Larven lieferten, zeigten ungekernte zwar Strahlungsfiguren, wie sie Teilungsvorgänge begleiten, furchten sich jedoch nicht und gingen bald zugrunde. Wie Wilson<sup>1)</sup> eingehend untersucht hat, können tieffärbbare Granulae, ähnlich den Centrosomen gekernter Eier von neuem auftreten und bei Diasterbildung sich teilen: daß wirklich kein Nukleus gelassen war, wurde an Schnitten nachgeprüft. Zur Bildung von Astrosphaeren ist also ein Kern nicht notwendig (und auch kein „präformiertes“ Centrosom), wohl aber zur Teilung und weiteren Entwicklung.

Zur Entwicklung eines einzelligen Keimes ist also notwendig ein Stück Plasma mit einem Kerne, der weniger Chromosomen enthalten darf, als normal, und ein äußerer Entwicklungsanstoß, der in Besamung und Konzentrationserhöhung oder einem besonderen anderen äußeren Faktor bestehen kann.

Worauf läßt sich nun die Einwirkung dieser Befruchtungsauslöser zurückführen? Die Konzentrationserhöhung und ebenso das Eindringen des wasserärmeren Spermatozoon in das Ei werden jedenfalls dem Ei Wasser entziehen; vielleicht könnten auch die spezifischen chemischen Mittel und die Abkühlung so

<sup>1)</sup> Wilson, E. B., *Experimental Studies in Cytology. I. A. Cytological Study of Artificial Parthenogenesis in Sea Urchin-Eggs.* Arch. f. Entwmech. XII. Bd. 1901. p. 529 ff. p. 533 bis 534. pl. XIV.

wirken. Loeb hat diese Konsequenz selbst gezogen;<sup>1)</sup> später hat er die folgende weitergehende Theorie<sup>2)</sup> aufgestellt und durch überraschende Versuche gestützt: Da die Eier auch nicht in der Natur parthenogenetischer Tiere sich bei längerem Liegen zu furchen beginnen (Hertwig u. a.), so müssen Prozesse fortwährend vor sich gehen, die einerseits eine Entwicklung des Eies zu erreichen zielen, andererseits das Absterben desselben. Gehen nun die ersteren zu langsam vor sich, so erhalten die Absterbevorgänge die Oberhand und die Eier gehen zugrunde. Was durch das Spermatozoen oder den künstlichen Reiz erzielt wird, ist als eine Beschleunigung des laufenden Entwicklungsprozesses anzusehen. Substanzen, die chemische oder physikalische Prozesse, welche ohne sie auch vor sich gehen würden, beschleunigen, heißen nach Ostwald Katalysatoren. Loeb ging nun von der Idee aus, daß auch die zum Tode führenden Prozesse spezifisch katalytische seien, nicht etwa negative Lebensprozesse (nach Paulis Ausdrucksweise „heterodrome Gegenprozesse“); sollte dies richtig sein, so mußte eine Hemmung dieses Gegenprozesses durch Substanzen, die Katalyse bei Lebensprozessen zu verhindern pflegen, auch möglich erscheinen: Loeb fand ein solches Mittel im Zyankalium.

Nach Versuchen von Loeb und Lewis verlieren nämlich unbefruchtete Seeigeleier in normalem Seewasser allmählich ihre Entwicklungsfähigkeit, nach 23 Stunden besamt, erreichen sie selten mehr das Pluteusstadium und nach 48 Stunden nicht einmal Furchung. 100 Teile Seewasser + ein Teil  $\frac{n}{10}$  KCN (Zyankali) verlängert nun die Entwicklungsfähigkeit (durch Samen- oder osmotische Befruchtung). Noch günstiger wirkt allmähliche Verringerung des KCN durch Verdunstung in offenen Gefäßen oder Übertragen in immer schwächere Lösungen. Plutei wurden noch nach 112 Stunden Verweilen in KCN, Beginn der Entwicklung noch in 168 Stunden erzielt. Bei höherer Konzentration als  $\frac{n}{500}$

<sup>1)</sup> Vgl. auch neuerdings: Spaulding, E. G., The special Physics of Segmentation as shown by the synthesis, from the Standpoint of universally valid Dynamic Principles, of all the artificial Parthenogenetic methods Biol. Bullet. Feb. 1904. vol. VI. Nr. 3. p. 97 bis 122.

<sup>2)</sup> Loeb, J., Experiments on Artificial Parthenogenesis in Annelids etc. American Journ. of Physiol. IV. 1. Jan. 1901. Nr. 9. p. 456.

oder  $\frac{n}{300}$  KCN werden die Eier dauernd geschädigt. Sauerstoffmangel prolongiert wenig oder gar nicht das Leben unbefruchteter Eier; Temperaturerniedrigung ist weit weniger wirksam als KCN. Diese Versuche lassen es also in der Tat als wahrscheinlich erscheinen, daß es sich nicht bloß um eine Unterbindung der Lebensvorgänge, sondern auch um eine noch stärkere Verlangsamung der mortalen Prozesse handelt.

## 7. Die notwendigen Stoffe.

Wir haben gesehen, daß eine Zelle oder selbst ein Teil einer Zelle hinreicht, um als Keim ein neues Exemplar eines Tieres aus sich hervorgehen zu lassen. Infolge der Loslösung des Keimes von einem bestimmten Tiere enthält derselbe organische Verbindungen sowie einen Vorrat anorganischer Stoffe, die jedoch nicht hinreichen, die Entwicklung zu vollenden. Das mit der Entwicklung des Keimes verbundene Wachstum geht vielmehr auf Kosten neu hinzukommender Stoffe vor sich, die der Umgebung des Keimes entzogen werden. Während bei höher organisierten Formen, namentlich wenn dieselben zum Landleben von vornherein befähigt sein sollen, dem Keime solche Reserve-substanzen bereits bei seiner Loslösung mitgegeben werden (Nahrungsdotter der Reptilien und Vögel und Insekten) oder sogar durch sekundäre Anheftung des Eies innerhalb der Mutter (Placenta der Säugetiere u. ä.) fortwährend aus dem Blute derselben zugeführt werden (später dann durch die Milch), finden wir die Eier der niederen Seetiere (Medusen, Stachelhäuter, Würmer u. a.) auf den Bezug von Stoffen aus dem umgebenden Seewasser angewiesen. Hier läßt sich am einfachsten ermitteln, welche Stoffe zur Entwicklung notwendig sind, welche Rolle die einzelnen Stoffe bei der Formbildung spielen und wieweit ähnliche Stoffe für einander eintreten können. Um Mißverständnisse zu vermeiden, muß darauf hingewiesen werden, daß es sich hier nicht um die Aufnahme assimilationsfähiger Nahrung handelt — mangels geeigneter Öffnungen oder resorbierender Flächen ist dies den Eiern nicht möglich — sondern um Endosmose von Gasen, Wasser und Salzen (namentlich anorganischer Natur).

In exakter Versuchsanordnung sind solche Experimente nur von Herbst und Loeb an Seeigeleiern durchgeführt worden. Der folgenden Darstellung sind hauptsächlich die Herbstschen geradezu als klassisch zu bezeichnenden Arbeiten zugrunde gelegt. Die Loeb'schen Versuchsbeschreibungen leiden vielfach an der Verquickung mit theoretischen Spekulationen und werden bloß dort berücksichtigt werden, wo seitens Herbst keine Angaben vorliegen. So gleich bezüglich des Sauerstoff. Loeb<sup>1)</sup> schreibt: „Bringt man frisch befruchtete Seeigeleier in eine Gaskammer und leitet man einen kräftigen Wasserstoffstrom durch, so findet stets eine, manchmal auch zwei Furchungen statt. Treibt man aber vor Beginn des eigentlichen Versuches allen zur Furchung nötigen Sauerstoff aus den Eiern und der Gaskammer, so findet keine Furchung statt, auch wenn man 3 bis 4 Stunden lang wartet. Setzt man aber dann solche Eier der Luft aus, so tritt die Furchung in etwa 40 bis 50 Minuten ein.“ Befinden sich Eier von *Arbacia*, nachdem aller Sauerstoff ausgetrieben ist, im Zwei- oder Vierzellenstadium, so verschwinden die Zellgrenzen in etwa 3 Stunden: „zunächst nehmen die Zellen unter dem Einfluß des O-Mangels Wasser auf, ihr Volumen nimmt zu und der Binnenraum der Membran wird alsbald von dem Protoplasma der Furchungskugeln lückenlos ausgefüllt. Dann verschwinden die Zellgrenzen und das Ei sieht so aus, als ob es ungefurcht wäre. Läßt man später den Sauerstoff wieder Zutreten, so furchen sich die Eier wieder – falls man nicht allzulange wartet. In vielen Fällen treten die alten Furchen wieder auf, aber durchaus nicht immer.“ Hühnereier, denen Sauerstoff durch Überziehen mit Lack abgeschnitten wird, gehen zugrunde.<sup>2)</sup>

Herbst<sup>3)</sup> stellte zunächst bei seinen Versuchen künstliches Seewasser her, um die Eliminierung und Ersetzung von Stoffen in der Hand zu haben. Anschließend an eine Analyse Forchhammers, die sich auf eine zwischen Sardinien und Neapel ge-

<sup>1)</sup> Loeb, J., Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. Arch. f. Physiologie, 1896. p. 249 bis 294.

<sup>2)</sup> Dareste, C., Recherches sur les productions artificielles des monstruosités ou essais de Tératogénie expérimentale. 2. Aufl. Paris, Reinwald, 1891.

<sup>3)</sup> Herbst, C., Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorgan. Stoffe, ihre Rolle und Vertretbarkeit. I. Teil. Die zur Entw. notw. anorg. Stoffe. Arch. f. Entw. V. 1897. p. 649 bis 793. 3 Tabs.

schöpfte Probe bezieht, wurden in 1000 Teilen destilliertem Wasser gelöst: 30 Gewichtsteile Na Cl, 0.7 K Cl, 5 Mg Cl<sub>2</sub>, 2.6 Mg SO<sub>4</sub>, 1 Ca SO<sub>4</sub>; dann zu 1000 cm<sup>3</sup> eine Messerspitze phosphorsaurer Kalk hinzugefügt und nach 15 Stunden abfiltriert (Ca H PO<sub>4</sub>), und schließlich eine Messerspitze gefälltes Kalziumkarbonat zugesetzt, 1/2 bis 1 1/2 Stunden Kohlensäure durchgeleitet, die Lösung 12 Stunden verschlossen stehen gelassen, filtriert, mit Luft geschüttelt und in flachen Glasschalen 24 bis 48 Stunden überdeckt mit nassem Filtrierpapier aufgehoben. Sollte die Notwendigkeit eines Stoffes geprüft werden, so wurde dieselbe Herstellungsart angewandt, nur an Stelle der betreffenden Verbindung eine mit derselben äquimolekulare (also isotonische) gewählt, die den zu prüfenden Stoff nicht enthält. Es zeigte sich, daß von Beginn der Entwicklung an Cl, OH, Na, K und Ca vorhanden sein mußten, während SO<sub>4</sub>, CO<sub>3</sub> und Mg erst auf späteren Stadien der Larve zur Verfügung stehen mußte; P und auch Fe scheinen zur Entwicklung überhaupt nicht notwendig zu sein, obwohl das erstere stets im natürlichen Seewasser vorhanden ist. Zur Eliminierung des Chlor wurde Na Cl durch Natrium formicium (3.07<sup>0</sup>/<sub>10</sub> H C O O Na äquimol. 3<sup>0</sup>/<sub>10</sub> Na Cl), K Cl und Mg Cl<sub>2</sub> durch Sulfate (0.12<sup>0</sup>/<sub>10</sub> K<sub>2</sub> SO<sub>4</sub> · 0.4<sup>0</sup>/<sub>10</sub> Mg SO<sub>4</sub>) ersetzt; die Furchung verlief nicht bis zu Ende und auch auf späteren Entwicklungsstadien erwies sich Cl-hältiges Wasser (es wurden selbstredend stets Kontrollkulturen mit dem vollständigen Seewasser angesetzt) in bezug auf Erhaltung der Entwicklungs- und Lebensfähigkeit dem Cl-freien weit überlegen.

Herbst<sup>1)</sup> fand ferner, daß zur normalen Befruchtung und Entwicklung der Seeigellarven ein bestimmter Alkalinitätsgrad notwendig sei, ja Loeb<sup>2)</sup> konnte sogar die Entwicklung von *Arbacia pustulosa* durch Zusatz einer geringen Quantität Na OH zu gewöhnlichem Meerwasser beschleunigen. Ferner ist die Alkalinität von bedeutendem Einfluß auf die regelmäßige Ausgestaltung der Larvenform,<sup>3)</sup> „wie an den knitterigen und

1) Herbst, C., Über zwei Fehlerquellen beim Nachweis der Unentbehrlichkeit etc. Arch. f. Entw. 7. 1898. p. 500 bis 501.

2) Loeb, J., Über den Einfluß von Alkalien u. Säuren auf d. embryonale Entw. etc. Arch. f. Entw. 7. 1898. p. 631.

3) Herbst, C., Vorl. Übers. üb. d. Rolle d. z. Entwicklung d. Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe. Verh. Naturhist. mediz. Ver. Heidelberg N. F. VII. 3. Heft. 1902. p. 372.

faltigen Larven zu erkennen ist, welche in Wasser von ungenügendem Alkalinitätsgrad sowohl in Sphaerechinus- wie Echinuskulturen entstehen." „Bei Erhöhung der Alkalinität des Wassers kommen die Falten in Wegfall".<sup>1)</sup> Auch Größenzunahme kann durch Alkalizusatz gesteigert werden; endlich ist Alkali für die Wimperbewegung notwendig. Die Wirkungsweise der Alkalien ist nach Loeb auf die befördernde Wirkung desselben auf Oxydationsprozesse, nach Herbst vielleicht außerdem auch noch auf Enzymwirkungen zurückzuführen.<sup>2)</sup>

Ohne Natrium erfolgt zwar Furchung, aber meist abnorm, höchstens bis 48 Zellen; statt NaCl war bei diesem Versuche isotonisches MgCl<sub>2</sub> (zirka 3% Titration) verwendet worden; daß die ungünstigen Ergebnisse nicht etwa auf die Vermehrung des MgCl<sub>2</sub>-gehaltes zurückzuführen ist, wurde durch einen Parallelversuch erwiesen, wo 1:34% MgCl<sub>2</sub> noch zum NaCl-haltigen Seewasser zugesetzt wurde; trotz der dadurch erfolgten Erhöhung des osmotischen Druckes fand Gastrulation und Anlage des Urmundes statt. Die Rolle des Natrium ist vielleicht in Auflockerung des Zellverbandes zu suchen; Herbst führt hierfür an, daß allgemein NaCl den Zellverband aufzulockern befähigt sei, was er an Kiemen junger Aale beobachtete, die in destilliertem Wasser keine Auflockerung erfuhren. Dies könnte auch die Erklärung der Loeb'schen Befunde an Eiern des Fisches Fundulus liefern, er fand, daß die Eier desselben in destilliertem Wasser sich zu entwickeln vermögen, nicht aber in reiner NaCl-Lösung. Wurde dieser Ca zugeführt, so wurde die beobachtete „giftige" Wirkung des NaCl aufgehoben.<sup>3)</sup> Nach Herbst's Versuchen findet dieses antagonistische Verhalten von Ca zu Na jedoch eine andere Deutung, indem kalkfreie Seewasserlösungen in Betracht gezogen werden. In solchen Lösungen verläuft zwar die Furchung regelrecht bis zu Ende ab, aber der Zusammenhalt der Zellen ist gestört.<sup>4)</sup>

<sup>1)</sup> p. 373.

<sup>2)</sup> p. 375.

<sup>3)</sup> Loeb, J., Über den Einfluß der Wertigkeit u. möglicherw. d. elektr. Ladung von Ionen auf ihre antitoxische Wirkung. Arch. f. Physiol. 1901. Bd. LXXXVIII. p. 68. — Studies on Physiological Effects of the Valency and possibly the electrical charges of ions, etc. Americ. Journ. of Physiol. VI. 1902. p. 411 bis 433.

<sup>4)</sup> Herbst, C., Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebszellen im kalkfreien Medium. Arch. f. Entw. 9. 1900. p. 424.



Zwar werden normal besamte Eier wegen der dicken Dotterhaut zusammengehalten, schüttelt man diese jedoch ab (oder verwendet man parthenogenetisch gemachte), so zerfallen die Eier in die Blastomeren und jede Furchungskugel bekleidet sich mit Wimpern und schwimmt umher, einige Zeit ohne weitere Differenzierung am Leben bleibend. Auch nach einem Aufenthalte gewisser Dauer in Seewasser erwies sich der Zusammenhalt der Zellen nicht ein- für allemal fixiert, sondern der Verband der Furchungszellen konnte durch Übertragen in kalkfreies Wasser wieder gelöst werden. Auch Gewebe anderer Tiere zeigten bei Entfernung des Ca aus dem Medium ähnlichen Zerfall in einzelne Zellen: so die wimpernden Larven von *Polymnia nebulosa*, Köpfchen von *Tubularia mesembryanthemum*, geschwänzte Larven von *Ciona intestinalis*. Jedoch löst sich nur der Verband der Epithel-, nicht der der Muskelzellen. Werden Seeigeleier, die in Ca-freiem Wasser in einzelne Furchungskugeln zerfallen sind, in kalkhaltiges gebracht, so bleiben die Furchungszellen bei weiteren Teilungen beisammen, ja solche, die auch nur noch locker zusammenlagen, können sich wieder aneinanderschließen.

Herbst macht auf die Analogie dieses Vorganges mit der Faserstoffgerinnung aufmerksam: das „Fibrinogen“ geht bei Anwesenheit des Ca<sub>2</sub> in Fibrin über, ohne daß etwa das Ca<sub>2</sub> im Fibrin gebunden wäre. Außer für den Zellzusammenhalt ist Kalzium für die Kontraktion, wie Ringer<sup>1)</sup> und dann Herbst an *Tubularia*, kleinen Medusen von *Obelia*, *Amphioxus* und *Aseidien* nachweisen konnten, notwendig. Über die Notwendigkeit des Kalzium für die Ausbildung des Pluteusskelettes liegen schon ältere Versuche von Pouchet und Chabry<sup>2)</sup> vor. Dieselben fanden bei chemischer Untersuchung von Eiern aus 15 Ovarien nur Spuren von Kalzium; da die Larven in ihrem künstlichen Ca-freien Seewasser stets zugrunde gingen, suchten die genannten Forscher das Ca in natürlichem Seewasser durch Ammonium-

<sup>1)</sup> Ringer, Journ. of physiol. Bd. IV. 1883. p. 29, 222 u. 370.

<sup>2)</sup> Pouchet, G. et Chabry, Sur le developpement des larves d'Oursin dans l'eau de mer privée de chaux. Compt. Rend. Soc. Biol. Ser. 9. I. 1. 1889. p. 17, 20. — De la production des larves menstueuses d'Oursin par privation de chaux. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. 108. 1889. p. 196 bis 198. — L'eau de mer artificielle comme moyen tératogénique. Journ. de l'ana. et de la phys. Nr. 3. p. 298.

Kalium- oder Natriumoxalat zu fällen; nur bei der letzteren Fällung konnte das Pluteusstadium überhaupt erreicht werden; die Plutei waren jedoch sphärisch ohne Skelett. Nach Herbst ist Kalziumkarbonat (kohlensaurer Kalk) unentbehrlich zur Erlangung der Pluteuskalknadeln (Sphaerechinus, Echinus), auch bei Anwesenheit von Kalziumsulfat oder Kalziumchlorid. Die Blastulae haben aus  $\text{CaCO}_3$ -freien Mischungen zusammengefaltetes Aussehen namentlich bei Sphaerechinus. Je später die Larven in die  $\text{CaCO}_3$ -freie Lösung gebracht werden, desto runder wird der Pluteus, aber nie das Kalkskelett ausgebildet; ja bei ausgebildeten Pluteis schwindet dasselbe in denselben Lösungen, in welchen Larven des gleichen Seeigels (Echinus) aus Eiern, die seit Besamung in der Lösung gewesen, rudimentäre Skelette aufwiesen und dieselben auch nicht nachträglich verloren.

Das Kalium steht mit der Wasseraufnahme (beim Wachstum) im Zusammenhang. So sah Loeb<sup>1)</sup> Frosegastroknemien in einer KCl-Lösung um 45·7% ihres Gewichtes innerhalb 18 Stunden zunehmen, während die Zunahme in einer äquimolekularen NaCl-Lösung bloß 6% betrug. Brachte Herbst Seeigeleier in K-freies Seewasser, so starb Echinus gleich ab; Sphaerechinus fürchte sich zwar, bildete aber kleine und trübe Blastulae, was eben auf die mangelnde Wasseraufnahme zurückzuführen ist. Mit demselben Umstand ist das Ausbleiben der Wimperbewegung<sup>2)</sup> (und der Kontraktilität) in Zusammenhang. Auf späteren Stadien ist das Kalium unbedingt notwendig.

Schwefel ist unentbehrlich zur normalen Entwicklung über Blastula und Gastrula hinaus. Die im Seewasser wirksamen Sulfate ( $\text{SO}_4$ ) zeigen sich von Wichtigkeit namentlich für die Ausgestaltung und Richtung des Darmes, für die Pigmentbildung, für die Regelmäßigkeit des Skelettes, für die Architektonik der Larvenform (Bilateraltät, Lage des Wimperringes u. a.); alles dies wird nämlich bei Abwesenheit von  $\text{SO}_4$  gestört. Das Kalkspatgerüst der Plutei enthält auch  $\text{SO}_4$ -Spuren und hiermit steht die Notwendigkeit für normale Skelettbildung in Einklang. Im  $\text{SO}_4$ -freien Medium tritt auch eine abnorme unregelmäßige Lagerung der

<sup>1)</sup> Loeb, J. Pflügers Arch., Bd. LXXV. 1899. p. 303.

<sup>2)</sup> Herbst zitiert hierfür: Engelmann, Protoplasma- und Flimmerbewegung. Hermanns Handbuch. Bd. I. I. p. 397.

Kalkbildner ein, die sonst bilateral rechts und links vom Urdarm am vegetativen Pole in einiger Entfernung vom After in Form zweier Dreistrahler angeordnet sind. Sie bleiben mehr oder weniger nahe an ihrem Entstehungsort liegen, so daß sie den Urdarm dicht umlagern, anstatt daß sie entfernt von ihm dem Ektoderm angeschmiegt sind.

„Noch auffallender wird die Störung der normalen bilateralen Anordnung der Skelettbildner, wenn die Keime aus dem  $\text{SO}_4$ -freien in  $\text{SO}_4$ -haltiges Wasser zurückgebracht werden. Dann wandern nämlich die Kalkbildungszellen vom Urdarm fort und ordnen sich — im optischen Querschnitt gesehen — an der Peripherie unter dem Ektoderm in Form von mehr als zwei Dreistrahlern an.“ Schließlich fällt dem  $\text{SO}_4$  noch die Rolle zu, eine Hypertrophie des Wimpersehopes der Echinuslarve zu verhindern, die durch Ca stark befördert wird. Diese Steigerung kann soweit gehen, daß über die Hälfte der Larve mit langen Wimpern bedeckt sein kann.

Magnesium ist zur Darmgliederung und Wimperbewegung normaler Seeigelkeime notwendig (Mg und K können ohne erhebliche Konzentrationsänderung einfach in Wegfall kommen). Auch bei der Skelettbildung muß dem Mg ein Anteil zugeschrieben werden. Am wichtigsten für den Skelettaufbau sind die Karbonate des Kalziums  $\text{CaCO}_3$ ; die Seeigellarven bekommen ein Kalkspatskelett.

Was die Vertretbarkeit verschiedener Stoffe untereinander betrifft, so kam Herbst<sup>1)</sup> zu dem Resultat, daß Sulfate durch andere Schwefelverbindungen nur dann ersetzt werden konnten, wenn aus diesen Sulfate entstanden. Selenate und Tellurate konnten an Stelle von Sulfaten auch nicht Verwendung finden, obzwar Selen und Tellur die dem Schwefel ähnlichsten Elemente sind. Wurde Chlor durch eine äquimolekulare Menge Brom ersetzt (3% NaCl durch 5.28% NaBr usw.), so konnte dürftige Entwicklung stattfinden; äquimolekulares Jod konnte Chlor nicht ersetzen. Dasselbe galt für Polypen von *Tubularia mesembryanthemum* und Eier des Fisches *Lupus labrax*. Kalzium

<sup>1)</sup> Herbst, C. Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe usw. II. Teil; Die Vertretbarkeit der notwendigen Stoffe durch andere ähnlicher chemischer Natur. Arch. f. Entw. XI. 1901. p. 617 bis 689. H. XXIII.

ist weder durch Magnesium noch Strontium (Sr) oder Baryum (Ba) bei der Skelettbildung vertretbar, ebensowenig bei Seeigeln, wie bei Wirbeltieren.<sup>1)</sup> Interessant ist der Einfluß von Rubidiumchlorid und Caesiumchlorid an Stelle des Kaliumchlorides. Verwendet man äquimolekulare Mengen (0·08% KCl mol. — 0·13% RbCl mol. — 0·18% CsCl), so erhält man nicht das jeweils günstigste Resultat, weil die Wirkungsstärke äquimolekularer Lösungen von KCl, RbCl und CsCl mit dem steigenden Molekulargewichte dieser Verbindungen zunimmt. Außerdem sind die Optima für die verschiedenen Prozesse der Entwicklung verschieden: wenn die für die Größenzunahme und das normale, helle Aussehen der Larve günstigste Konzentration erreicht ist, ist die für die Gerüstabscheidung bereits überschritten, so daß sonst sehr gut entwickelte Plutei in solchen Lösungen nur rudimentäres Skelett aufweisen.

Wie durch das Fehlen normalerweise im Seewasser vorhandener Stoffe andere ein Übergewicht erlangen können, das zur Modifikation der Formbildung führen kann — es sei z. B. an die Larven mit überwiegender Wimpersehpfzone erinnert — so können auch Stoffe, die gar nicht an normaler Entwicklung beteiligt zu sein brauchen, die Richtung der Formbildung verändern. Am interessantesten ist das Verhalten von Lithium.<sup>2)</sup> Die Lithiumlösungen üben ihre Wirkung nur aus, wenn befruchtete Eier bis etwa noch zum 64-Zellenstadium in dieselben gebracht werden; bei späteren Stadien, Blastulis, Gastrulis und Pluteis tritt nur Verzögerung oder Hemmung der Kalkbildung ein. Bei 14 bis 15<sup>o</sup> müssen Larven von *Sphaerechinus* etwa 36 Stunden in 97·5 Teilen Seewasser — 2·5 Teilen LiCl verbleiben, um folgende Gestaltung anzunehmen, wenn sie dann wieder in normales Seewasser zurückversetzt werden: diese „typischen Lithium“-larven bestehen aus einer dickwandigen Blase (dem ausgestülpten Urdarm), einer dünnwandigen Blase (Gastrulawand), zwischen die ein kleines Verbindungsstück eingeschoben wird (Enddarm): der dünnwandige Teil besitzt eine Wimperplatte, der normalen Wimpersehpfur ent-

<sup>1)</sup> Lit. Herbst, p. 674 bis 676.

<sup>2)</sup> Herbst, C., Experimentelle Unters. üb. d. Einfluß d. veränderten chem. Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. T. I. Versuche an Seeigeleiern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. 1893. p. 440 bis 518.

sprechend (unerklärt bleiben die manchmal vorkommenden seitlichen Ausstülpungen der Urdarmabschnitte; die am Ende des Urdarmes manchmal abgesehnürten Bläschen könnten vielleicht der Vasoperitonealblase homolog sein). Während bei Sphaerechinus auch im normalen Zustande ein vakuoliges Stadium der Blastula (namentlich am Mikromerenpole) vorkommt, ist dasselbe bei Echinus microtuberculatus nur bei sehr energischer Lithiumwirkung vorhanden. Sphaerechinus schnürt die beiden Blasen vollständig ab, wogegen sie bei Echinus bisweilen in Kommunikation bleiben. Durch die Einwirkung des Lithiums findet in verschiedenen Fällen eine allmähliche Zunahme des Entoderms, und Hand in Hand damit, eine sukzessive Reduktion des Ektoderms statt, bis dasselbe gar nicht mehr nachweisbar wird. Diese „Holtentoblastulae“ unterscheiden sich von den gewöhnlichen durch bedeutendere Größe, kleinere, dichter stehende Flimmerhaare u. a. Bei Anwendung verschiedener Lithiumsalze nimmt die Wirkungsstärke bei Salzen einbasiger Säuren mit steigendem Molekulargewicht ab: Lithiumchlorid (42 $\frac{1}{2}$  Gew.) wirkt stärker als Lithiumbromid (87); dieses stärker als Lithiumjodid (131). Die Lithiumwirkung ist keine spezifische, an die Anwesenheit dieses Elementes gebundene: die gleiche Entwicklungsänderung kann auch durch andere Faktoren zustande kommen; so traten Larven mit „Lithium“-richtung in magnesiumfreien<sup>1)</sup> Mischungen auf (die auch kein Lithium enthielten). Auch auf Seesterneier und auf Froscheier ist eine formverändernde Wirkung des Lithiums nachgewiesen worden. Neuerdings ist von Gurwitsch eine große Anzahl durch LiCl entstehender Formbildungen am Frosch- und Krötenei beschrieben worden, unter anderem eine radiärsymmetrische Gastrula.<sup>2)</sup>

Am Schlusse dieses Abschnittes sei noch der merkwürdigen Einwirkung von 2.5% Äther, der auf Seeigeleier (Toxopneustes) nach der ersten Teilungsfigur, durch Wilson<sup>3)</sup> zur Einwirkung gebracht wurde, gedacht: die Astren schwinden; es geht Kern-

<sup>1)</sup> Herbst, C., Üb. d. zur Entw. notw. Stoffe. Arch. f. Entw. 5. 1897.

<sup>2)</sup> Gurwitsch, A., Üb. d. formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums etc. Arch. f. Entw. III. 1896. p. 217 bis 257 (226). Tb. XIV. XV. 5 Figs.

<sup>3)</sup> Wilson, E. B., A Study of the Phenomena of Fertilization and Cleavage in Etherized Eggs. Biol. Bulletin. 1901. II. Nr. 6. p. 343.

teilung ohne Cytoplasmateilung vor sich; bei Verdunsten des Äthers können Strahlen wiedererscheinen; daß Ei sieht einem Syncytium gleich; bei Rückversetzung in frisches Seewasser können aus einem solchen 4- bis 32-Kernstadium normale Blastulae entstehen, die ähnliche Furchungsart zeigen, wie sie normalerweise bei Arthropoden, Coelenteraten und Renilla vorkommt.

## 8. Der Eibau.

Sind in vielen Fällen anorganische Stoffe im äußeren Medium zur Entwicklung von Embryonen notwendig, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß jene chemischen Verbindungen, die die bestimmte Entwicklungsform und spätere Gestalt einer jeden Tierart veranlassen, im Ei selbst seit seiner Ablösung vorhanden sind oder aus vorhandenen allmählich entstehen. Leider ist die physiologische Chemie sehr wenig in diese Verhältnisse eingedrungen, so daß wir die Formeln bestimmter organischer Verbindungen, die für bestimmte Entwicklungsformen verantwortlich gemacht werden können, noch nicht analytisch angeben können. Wir müssen uns zunächst mit der Frage begnügen, ob im ungefurchten Ei verschiedenartige chemische Substanzen gesondert nachweisbar sind, die, bei der Furchung auf verschiedene Furchungszellen sich verteilend, für das spätere Geschick derselben als differenzierende Agentien von Wert sein können. Diese Frage nach dem Eibau könnte deskriptiv beantwortet werden, wenn nicht meist die die Eier zusammensetzenden Stoffe ein so ähnliches Lichtbrechungsvermögen besäßen, daß ihre Unterscheidung ohne Anwendung besonderer Hilfsmittel nicht gelingt. So hat auch im Anfange der entwicklungsmechanischen Eiversuche die Frage nach dem Eibau eine andere Bedeutung gehabt als jetzt, man dachte nicht an chemisch differente Plasmateile, sondern an einen bausteinartigen Aufbau des Plasmas, das durch ungleiche Kernteilungen (Kernspezifikation — Weismann, Roux) verschieden „determiniert“ werden sollte.

Die Entwicklung sollte eine Art „Mosaikarbeit“ (Roux) abgeben, z. B. durch die erste Furche beim Froschei die rechte und linke Hälfte gesondert werden. Der Kern der rechten Blastomere

würde also „rechte“, der andere „linke“ Organe determinieren. Diese Ansicht fand eine scheinbare Stütze in den Versuchen von Roux<sup>1)</sup>: wurde im zweizelligen Stadium eine der beiden Blastomeren mit einer heißen Nadel angestochen, so entwickelte sich die andere Blastomere zu einem Hemiembryo, einer Halbbildung. Erst nachträglich wurde die fehlende Hälfte regeneriert, ein Vorgang, den Roux mit „Postgeneration“ bezeichnet hat. Schon die Postgeneration erschwert sehr die dem Versuche gegebene Deutung: es muß der Kern der einen Blastomere nicht nur die Gebilde der einen Seite determinieren können, sondern auch „latent“ „Determinanten“ für die andere Seite enthalten. Obzwar die Hemiembryonen von Barfurth, Walter und Endres ebenfalls beobachtet wurden, so zeigten bald Versuche von O. Hertwig und O. Schultze, daß eine einzelne Blastomere von vornherein eine, natürlich dann verkleinerte Ganzbildung zu liefern imstande ist. Bedingung ist die Möglichkeit, daß die unverletzte Zelle sich umzuordnen imstande ist. Hertwig sah an seinen Froscheiern eine Drehung eintreten, so daß die unverletzte Blastomere statt seitlich, nach oben zu liegen kam. Schultze preßte Froscheier zwischen horizontalen Glasplatten und drehte sie nach der ersten Furchungsteilung um: die Teilchen zeigten dann das Bestreben, sich der Schwerkraft entsprechend, wieder umzuordnen, so daß die pigmentierte Partie, welche am Froschei normalerweise nach oben gewendet ist, aufzusteigen, die weiße Dottermasse abzusinken bestrebt ist. Nun tritt hierbei eine Lockerung des Zellverbandes ein und ein Dotterstreifen dringt zwischen die Blastomeren. Als Folge tritt eine selbständige Umordnung in jeder Blastomere auf und es entstehen Doppelblastulae und Zwillingsembryonen halber Größe. Es müßte also der Kern der einen Blastomere von vornherein auch imstande sein, statt „rechtsseitiger“ verkleinerte beiderseitige Gebilde zu determinieren. Was wir in der Tat sehen können, ist, daß das Plasma eine ursprüngliche Polarität (hellerer der Erde zugewandter Pol - - dunklerer, der Erde abgewandter Pol) wieder herstellt und wo eine solche Umordnung durchgeführt werden kann, ein ganzer Embryo entsteht (wenn nur aus einer

<sup>1)</sup> Literatur über Eiversuche: Maas, Otto, Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte. Wiesbaden, Bergmann, 1903. — Driesch, H., Resultate u. Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Erg. Anat. Entwgesch. VIII. 1898 und XI. 1901.



Blastomere eine verkleinerte Ganzbildung). Driesch<sup>1)</sup> nennt die Gesamtheit dessen, was aus einem gegebenen Keimteile ontogenetisch werden kann, dessen morphogene prospektive Potenz, kürzer nur seine „prospektive Potenz“ und „das, was wirklich im Laufe einer gegebenen Ontogenese aus einer Zelle wird, ihre prospektive Bedeutung;“ „sie bezeichnet also ihr wirkliches Schicksal“. „Ist die prospektive Potenz aller Konstituenten (Zellen) eines betrachteten Keimteiles dieselbe, was nur durch das Experiment konstatiert werden kann“, so redet er „von einem äquipotentiellen System; das Entgegengesetzte bedeutet die Bezeichnung inäquipotentiell System“. Ein Furchungsstadium irgend einer Tierart stellt also dann ein äquipotentielles System dar, wenn jede einzelne Blastomere isoliert je ein zwar verkleinertes, jedoch ganzes Tier hervorzubringen imstande ist.

Obzwar also die ersten zwei Blastomeren des Froscheies (nach Rouxs Untersuchungen wenigstens) die prospektive Bedeutung der linken und rechten Körperhälfte besitzen würden, so ist die prospektive Potenz jeder derselben gleich, sie können nämlich jede für sich einen ganzen Frosch bilden; das Zweizellenstadium des Frosches würde also ein äquipotentielles System bilden. Ein günstigeres Beobachtungsobjekt als das Froschei wurde von v. Ebner, Endres, Herlitzka und Spemann<sup>2)</sup> im Tritonei zu Experimenten verwendet. Diese Eier lassen sich durch Einschnürung mit einem feinen Haare auf verschiedenen Stadien in zwei Teile zerlegen, furchen und entwickeln sich dann gut weiter. Namentlich durch die Versuche Spemanns hat es sich gezeigt, daß es zwei verschiedene Arten der Zerlegung bereits bei dem Auftreten der ersten Furche gibt: wurde nämlich die Haarschlinge in die erste Furche sanft angelegt und später erst weiter angezogen, eventuell bis zur Durchschnürung (der letzte Zusammenhalt wurde durch eine heiße Nadel zerstört), so konnte in der Mehrzahl der Fälle konstatiert werden, daß die dorsale Hälfte des Tieres von der ventralen durch die erste Furche getrennt

<sup>1)</sup> Driesch, Hans, Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. v. Merkel-Bonnet. VIII. 1898. p. 697 bis 846 (p. 721) und derselbe, neue Antworten u. neue Fragen der Entwicklungsphysiologie ebenda. XI. Bd. 1901. p. 783 bis 945.

<sup>2)</sup> Spemann, Hans, Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei. III. Arch. f. Entwmech. XVI. 1903 (p. 37). Lit. p. 6 5.

worden war und in diesem Falle konnte nur die isolierte Dorsalhälfte einen ganzen Embryo liefern, während die ventrale Hälfte zwar sich auch, aber sehr defekt weiterbildet. Rich. Hertwig schreibt dies der stärkeren Anhäufung des Dotters in der ventralen Partie zu.

Anders verhält es sich mit einer Minderzahl von Fällen, wo durch die erste Furehe normalerweise die rechte und linke Körperhälfte geschieden werden; hier, wie beim Frosch, scheint dann eine Umordnung jeder Blastomere zu einer Ganzbildung eintreten zu können; die prospektive Potenz der Blastomeren wäre in diesem Falle gleich und diese Tritoneier anfangs äquipotentielle Systeme. Wir sehen also, daß bei ein und derselben Art die prospektive Bedeutung (und dann auch die prospektive Potenz) der ersten zwei Blastomeren verschieden sein kann; was das eine oder andere Einschneiden der ersten Furehe bestimmt, ist nicht bekannt, aber jedenfalls ist damit erwiesen, daß keine bestimmte Reihenfolge der Zerlegung des Eimateriales in die Furchungskugeln für die gleiche Formbildung notwendig sei. Das gleiche lehren auch die vielfach ausgeführten Verlagerungsversuche von Blastomeren durch Druck; trotz der ganz verschiedenen gegenseitigen Anordnung der Furchungskugeln können (besonders bei Aufhebung des Druckes auf späteren Stadien) völlig normale Embryonen resultieren.

Als äquipotentielle Systeme, deren erste zwei Furchungszellen isoliert, sich zu verkleinerten Ganzbildungen zu entwickeln vermögen (wenn auch zunächst bruchstückartig gastrulieren — Seeigel) haben sich noch die Eier der Fische *Fundulus* (Abtötung einer Zelle des Zweizellenstadium durch heiße Nadel, Morgan), *Leuciscus* (Auseinandertreiben der Furchungszellen durch geänderte Wasserkonzentration Bataillon), *Petromyzon Planeri* (vollständige Isolation durch dieselbe Methode, Bataillon), von *Amphioxus* (direkt isoliert, Wilson, Morgan, Driesch), der Echinodermen, namentlich Seeigel (*Strongylocentrotus* — Deläge, Ziegler, Zoja, Morgan; *Sphaerechinus* und *Echinus* — Boveri, Driesch,<sup>1)</sup> Seeliger, [Morgan,]) der Medusen *Clythia*, *Laodice*, *Geryonia*,

<sup>1)</sup> Besonders gute Resultate lieferte die Methode Herbsts, durch Verweilen in Ca-freien Mischungen Furchungsstadien in Zerfall zu einzelnen oder Gruppen von Blastomeren zu bringen.

Liriope (Nadeltrennung -- Zoja) und Aegineta (totale Verlagerung durch Druck -- Maas) erwiesen, während bei Tunicaten keine reinen Resultate erzielt wurden. Chabry fand nämlich bei Abtötung einer Blastomere des Zweizellenstadiums, daß die Weiterentwicklung eine Halbbildung liefere; Driesch gibt hingegen den ebenfalls erhaltenen Defektbildungen eine andere Deutung: die Gastrulation sei schon keine halbe, sondern liefere bereits eine kugelförmige Blase; die Defekte des späteren Embryo seien durch allgemeine Schädigung (nicht durch Ausfall typischen Materiales) zu erklären und Driesch hat ähnliche Defekte (Ausfall des Otolithen u. a.) durch grelle Belichtung oder Verunreinigung des Wassers auch an ganzen Eiern erzielt.

Wesentlich verschieden von den genannten Tierreihen scheinen sich die Ctenophoren, Mollusken und Amelliden zu verhalten.

Isolierte Blastomeren von Rippenquallen (Bolina -- Chun, Driesch, Morgan, Fischel) furchen sich halb und bilden nur jene Anzahl von Rippen, die ihrem Keimwerte (Driesch), das ist der Bruchteil des Eies, dem sie entsprechen, zukommt. Durch Verlagerung der Blastomeren (Fischel) wird bereits eine Verlagerung der Rippen am Embryo erzielt. Ja auch asymmetrisch kurz nach der Befruchtung entzwei geschnittene Eier, von denen das kernhaltige Stück sich weiter entwickelte, zeigten einen entsprechenden Rippenausfall (Driesch und Morgan). Wird hierdurch der Anteil einer determinierenden Kernaufteilung unwahrscheinlich gemacht, so ist doch kein präformierter, mechanischer Bau des Plasmas anzunehmen, was aus Versuchen von Ziegler hervorgeht: wird jener Teil des Eies, nämlich der untere, der dem Kern gegenüberliegt, (symmetrisch) abgeschnitten, so bilden sich doch die normalen acht Rippen, obzwar diese beim unverletzten Ei gerade aus den aus der unteren Partie des Eies gebildeten Mikromeren hervorgehen.

An der Schnecke *Ilyanassa* fand Crampton, daß isolierte Blastomeren sich „halb“ furchen. (Isolation durch Wasserstrom.) Diese Eier besitzen schon im ungefurchten Zustand einen abgegrenzten Teil: den Dotterlappen. Im Zweizellenstadium isoliert, bleibt der Dotterlappen mit einer Blastomere in Verbindung und nur diese vermag die besonders geartete „Mesodermmikromere“ zu liefern. Die Blastomere ohne Dotterlappen kann sich zwar

weiterfurchen und zu einer kompakten Zellenmasse zusammenschließen, aber geht dann ohne Mesodermmikromerenbildung zugrunde. Wurde der „Dotterlappen“ vom Ei vor Einschneiden der ersten Furchung abgetrennt, so blieb zwar nicht die Bildung der Mesodermmikromerenzelle aus, aber dieselbe unterschied sich in nichts von anderen Zellen und obzwar Embryonen bis zum Auftreten von Wimperstreifen aufgezogen werden konnten (die jedoch vor dem Veligerstadium abstarben), so blieb doch die gesamte Mesodermbildung aus. Im Gegensatz zur Dottermasse, z. B. beim Fische *Fundulus*, wo Morgan fast den gesamten Dotter ablassen konnte, ohne daß sich die Form des Embryos verändert hatte, muß dem Dotterlappen der *Hyanassa* eine determinierende Potenz (Stoff?) innewohnen, die dem übrigen Ei abgeht.

Die genaue Beobachtung der Eier, welche zu den entwicklungsmechanischen Versuchen notwendig war, hat zur Aufindung der Anwesenheit verschiedener Plasmaarten in einzelnen besonders günstigen Objekten geführt, die ohne Experimente (deskriptiv) sichtbar sind.

Bei *Myzostoma* konnte Driesch eine deutliche, von der Schwerkraft unabhängige Schichtung am lebenden Ei wahrnehmen. Drei durch Farbe und Konsistenz verschiedene Plasmaarten werden bei der normalen Furchung in verschiedener Weise auf die Furchungszellen verteilt, je nach dem zukünftigen Schicksale derselben.

(Bei der Meduse *Aequorea* ist bei den Furchungszellen nach Maas eine dicke Schicht Exo- oder Rindenplasma von einem inneren Endoplasma zu unterscheiden; an Flächenberührungen der Zellen fehlt das Exoplasma, sobald aber der Verband aufgehoben wird, umkleidet sich die nunmehr freie Fläche mit Exoplasma.)

Für den Seeigel *Strongylocentrotus* wies Boveri eine Polarität nach, die bis auf die Oocyte zurückverfolgt werden kann. „Das gelbrote Pigment, welches größeren Massen von Eiern und auch den Ovarien die tief rote Färbung verleiht“, ist „nicht gleichförmig in der Eirinde verteilt, sondern zu einem Ring angeordnet, dessen weiter Rand nahezu mit einem größten Kreise des Eies zusammenfällt, dessen enger Rand eine ungefärbte Protoplasma-*kuppe* hervortreten läßt, deren Volumen etwa  $\frac{1}{20}$  von dem des Eies beträgt. Die Verfolgung der Entwicklung zeigte, daß die

durch den Pigmentring bedingte Eiachse mit der Achse des sich furchenden Keimes und mit der Achse der Gastrula zusammenfällt." „Bringt man Echinideneier in Seewasser, das mit Tusche versetzt ist, so erscheint um jedes Ei ein breiter lichter Hof; es ist dies die für gewöhnlich unsichtbare Gallerthülle, in welche die Tusche nicht eindringt." Boveri „fand nun, daß an jedem Ei ein dünner, annähernd zylindrischer Tuschestreifen bis an die Eioberfläche heranreicht, daß also die Gallerthülle in radiärer Richtung von einem Kanal durchsetzt ist. Dieser Kanal trifft ausnahmslos auf die Mitte der unpigmentierten Eihälfte". „Sein Vorhandensein gestattet, die erkannte Polarität des reifen Eies auf die des Ovarialeies (der Ovocyte erster Ordnung) zurückzuführen. Hier besteht unser Ring noch nicht, das Pigment ist ganz gleichmäßig in der Rinde verteilt; nur die Exzentrizität und Form des Keimbläschens ermöglicht die Konstruktion einer Achse." „Der Gallertkanal trifft stets auf den Punkt, dem das Keimbläschen am nächsten liegt... Es gibt also schon in der Ovocyte erster Ordnung eine feste, mit der des Eies übereinstimmende Polarität... „Durch das ganze Tierreich bezeichnet man denjenigen Pol der Ovocyte, dem das Keimbläschen angenähert ist, als den animalen; wenden wir diese Bezeichnung für *Strongylocentrotus* an, so haben wir.. auch den späteren Eipol, der der unpigmentierten Hemisphäre angehört, als animalen Pol zu bezeichnen, eine Benennung, die sich... durch die Schicksale der verschiedenen Eiregionen rechtfertigt." „Der erste Furchungskern liegt in der Eiachse. Die karyokinetische Ebene läuft dem „Ring" parallel. Aus dem Gesagten folgt unmittelbar, daß einer jeden der beiden primären Furchungszellen ( $\frac{1}{2}$  Blast.) die Hälfte des Pigmentringes zufällt." „Die vegetative unpigmentierte Kappe liefert das primäre Mesenchym und also auch das Larvenskelett, die pigmentierte Zone bildet den Darm und seine Derivate, die unpigmentierte animale Hälfte des Eies liefert den Ektoblast und seine Differenzierungen." Es ist als Beweis für den Wert der experimentellen Methode interessant, daß Driesch nach den Ergebnissen von Zertrennungsversuchen auf späteren Stadien, den animalen und vegetativen Pol gerade umgekehrt bestimmte, als es bis dahin üblich war und seine Deutung durch Boveris Befunde eine glänzende Bestätigung fand. Man hatte nämlich die Mikromeren und Makromeren des 16-Zellenstadiums für die animalen Zellen

gehalten, während Zoja und Driesch aus den isolierten Mesomeren langbewimperte, darmlose Bildungen erhielten.

Boveri konnte dann auf Grund des Pigmentringes als Marke feststellen, daß Streckungen und Abplattungen Deformation, nicht Zerreibung desselben bewirken; die Stellung der ersten Teilungsfigur ist abhängig vom „längsten Durchmesser“ (O. Hertwig) und der Eistruktur; eventuell bei gestreckten und gepreßten Eiern die Resultante dieser beiden Richtungen. Ist die vegetative Polkappe stark in die Breite gestreckt, so entsteht die Darm-einstülpung (manchmal doppelt) dennoch senkrecht zur Eiachse (die jetzt den kleinsten Durchmesser darstellt), in der Mitte der Längsseite. Die Furchung von Seeigeleifragmenten, die vor oder nach Befruchtung isoliert werden, erfolgt nur dann nicht als Bruchstückfurchung, wenn Eier senkrecht zur Achse gestreckt und durchgerissen werden; diese Art ergibt eine Abkugelung der Fragmente, so, daß dieselben wie Miniatureier aussehen, und dann erfolgt eben Ganzfurchung. Rein animale Fragmente konnten nur bis zur Blastula mit einseitiger Wandverdickung aufgezogen werden. Es ist demnach zwischen den Eiern der Seeigel, deren Furchungszellen fast beliebig durcheinander geworfen werden können, ohne daß die normale Form gefährdet wird und den streng determinierten Eiern, z. B. der Ctenophoren, doch nur ein gradueller, aber kein absoluter Unterschied, was Potenzen anbelangt.

Der Unterschied, ob bestimmte Zellen bereits auf Stadien der Furchung zu bestimmten Organanlagen „determiniert“ sind, oder nicht, ist von K. C. Schneider<sup>1)</sup> zur Grundlage eines Systems der Metazoen gemacht worden, das er durch embryonale und histologische Tatsachen stützt. Der phyletischen Reihe mit determinierter Furchung würden die Porifera, Ctenophora und Zygoneura (Scoleleida, Annelida, Arthropoda, Mollusca) angehören, während indeterminierte Furchung den Cnidariern (Hydrozoa und Scyphozoa), den Echinodermen, Enteropneusten, Tentakulaten, Tunicaten, Acranieren (Amphioxus) und Vertebraten zukäme. Ob der gewiß interessante Gesichtspunkt, die Verwandtschaft für ähnliche Potenzverhältnisse verantwortlich zu machen, eine

<sup>1)</sup> K. C. Schneider, Lehrbuch der Vergleichenden Histologie der Tiere. Jena, Fischer, 1902.

allgemeine Anwendung zuläßt, wird sich erst bei der Ausdehnung der deskriptiven und experimentellen Prüfung der Zellreihenfolge auf viele Formen erweisen; bislang liegen nicht einmal für alle oben angeführten größten Gruppen genügend analysierte Beispiele vor.<sup>1)</sup>

---

<sup>1)</sup> Neuerdings ist seitens zweier Beobachter Totipotenz bei den ersten Furchungszellen von Nemertinen experimentell ermittelt worden; da die Nemertinen zu den Zygoneura gestellt werden, würde hier bereits eine Ausnahme vorliegen: Wilson, E. B., Experiments on Cleavage and Localization in the Nemertine-egg (with 11 figures). Arch. f. Entwmech. XVI, 1903, p. 411 bis 460. — Yatsu, N., Experiments on the Development of Egg fragments in Cerebratulus. Biol. Bulletin. Feb. 1904. vol. VI. p. 122 bis 136.

## 9. Die Regeneration.

Mit der fortschreitenden Differenzierung der Furchungs- und später der Organzellen nimmt auch bei jenen Formen, die anfangs ein äquipotentielles System bilden, deren prospektive Potenz immer mehr ab. Während z. B. vor der Befruchtung zerschnittene Seeigeleier oder (vor dem 8-Zellenstadium) isolierte Blastomeren derselben Arten einen verkleinerten, aber ganzen Pluteus liefern, verhindert bereits auf dem 16-Zellenstadium die Isolation von Mikromeren oder Makromeren (wie wir bereits gesehen haben) die Ausbildung eines vollständigen Pluteus; doch liefern Blastulae und Gastrulae zerschnitten noch vollständige Plutei, wenn nur jedem Stücke vom verschiedenartigen Mikromeren- und Makromerenmaterial etwas geblieben war; nach Vollendung der Mesenchymbildung vermögen die Embryonen die entfernten Darm- und Mesenchymzellen nicht wiederzubilden; auch isolierte Archentera entwickeln sich nicht weiter; der sekundäre Urdarm ist nach Entfernung der Coelomsäcke nicht diese zu ersetzen imstande (Driesch<sup>1</sup>). Außer der festgelegten Spezialisierung besteht jedoch noch eine im Plasma gelegene Grenze für die prospektive Potenz von Eibruchstücken, nämlich die (absolute) Größe des Fragmentes. Diese Frage nach der „Teilbarkeit der Eisubstanzen“ wurde zuerst von Loeb<sup>2</sup>) aufgeworfen. Derselbe brachte Seeigeleier durch kurzes Verweilen in verdünntem Seewasser zum Platzen und

<sup>1</sup>) Driesch, H., Resultate u. Probleme d. Entwickl. phys. d. Tiere. Erg. Anat. u. Entwgesch. Merkel-Bonnet VIII. 1898 u. Neue Fragen XI. 1901 m. Lit.

<sup>2</sup>) Loeb, J., Über die Grenzen der Teilbarkeit der Eisubstanz. Pflügers Arch. 59. 1894. p. 379. — (On the limits of Divisibility of Living Matter. Biological Lectures Woods Holl. Summer 1894. Boston, Ginn 1895. p. 55.)



bestimmte dann die Größe der ausgetretenen „Extraovate“, die weitere Entwicklungsstadien zu bilden imstande waren, wenn sie wieder in normales Seewasser zurückversetzt wurden.

Er fand, daß  $\frac{1}{8}$  des befruchteten Eies noch einen Pluteus, kleinere Fragmente eine Blastula zu bilden imstande waren, und zwar alle, die überhaupt noch ein Kernstück enthielten. Vor der Befruchtung geschüttelte Eier lieferten (Boveri) noch Plutei von  $\frac{1}{20}$  der Eigröße, Blastulae aus  $\frac{1}{40}$  bis  $\frac{1}{50}$  (Morgan). Driesch<sup>1)</sup> „konnte nachweisen, daß die aus  $\frac{1}{32}$ -Blastomeren von Echinus gezogenen Larven die letzten sind, welche zu gastrulieren vermögen;  $\frac{1}{64}$ -Larven tun dies nicht mehr, und auch Eibruchstücke sind mit Erreichung des 32. Teiles ihres Volumens an der Grenze der Gastrulationsfähigkeit angelangt“.

Welchen Faktor können wir für das „Keimesminimum“ verantwortlich machen? Die befriedigendste Antwort hierauf gibt die von Driesch aufgestellte Idee der „fixen Zellgröße“, welche durch zahlreiche Tatsachen gestützt wird. Wenn aus einer geringeren Protoplasmamasse eine verkleinerte Ganzbildung hervorgehen soll, so könnte dies auf zweierlei Art geschehen: entweder es werden die Zellen in der gleichen Anzahl gebildet, wie normal, und dann müßte die Größe der einzelnen Zellen entsprechend verkleinert sein — oder es werden die Zellen bloß in einer dem Bruchteil der verwendeten Eimasse („Keimwert“) entsprechenden Anzahl gebildet, so daß die Organe immer nur aus einer geringeren Anzahl von Zellen als normal bestehen, dann können die einzelnen Zellen dieselbe Größe wie normal aufweisen. Driesch ermittelte nun durch sorgfältige Zählungen der Elemente der Chorda von Phallusia, des Mesenchyms von Echinus- und Sphaerechinus- sowie von geometrisch ähnlichen Darmregionen von Asterias an ganzen und aus  $\frac{1}{2}$  (bei den Seeigeln auch  $\frac{1}{8}$  und  $\frac{1}{16}$  Keim, sowie durch Verschmelzung  $\frac{1}{2}$  Keim). daß die letztere Alternative zutrifft: die Organzellen sind ebenso groß bei den aus Eiteilen hervorgegangenen, wie bei normalen Embryonen, aber proportional dem „Keimwerte“ an Zahl geringer (respektive bei der Verschmelzung größer).

Während der verzögerten Furchung von Eifragmenten können die Zellen vorübergehend kleiner erscheinen. Weitere Versuche

<sup>1)</sup> A. a. O. II. p. 935.

an ganzen und zerteilten Eiern, von Morgan an Amphioxus, Herlitzka an den Myotomen von Triton ergaben vorwiegend Bestätigung der „fixen Zellgröße“. Stehen nun dem Ei nur mehr wenige Zellen zur Verfügung, so wird es endlich die notwendigen Organe nicht mehr zu bilden imstande sein und dann würde das „Keimesminimum“ erreicht werden.

Das Gesetz der fixen Zellgröße findet seine Anwendung nicht nur auf die künstlichen Eierzwerge, sondern auch auf verschieden große Exemplare einer und derselben Tierart. Conklin<sup>1)</sup> fand bei Zwergen der Schnecke *Crepidula*, die bis nur  $\frac{1}{25}$  des Volumens von Riesen derselben Art besaßen, daß trotzdem deren Epidermis-, Nieren-, Leber-, Darmkanalzellen und Zellen anderer Gewebe die gleiche Größe aufwiesen, und nur weniger an Zahl waren. Die Eier der geschlechtsreifen Zwerge sind auch von normaler Größe und nur entsprechend geringer an Anzahl. Analoge Angaben machte Rabl<sup>2)</sup> für die Wirbeltierlinse. Die Größe der Zellen ist bei jeder Tierart eine ganz bestimmte, also ein „spezifisches“ Merkmal. (Vgl. z. B. die außerordentliche Größe der Blutzellen von *Proteus anguineus*). Vielleicht steht jedoch auch das Gesetz der fixen Zellgröße in Zusammenhang mit der Erscheinung, daß bei sehr kleinen Arten sonst größer auftretender Tiergruppen, z. B. Säugetieren (Mäuse, Spitzmäuse etc.) und Vögeln (Kolibris, Zaunkönig) einzelne Körperteile unverhältnismäßig groß erscheinen, namentlich der Kopf, der so verschiedenartige und kompliziert zusammengesetzte Organe aufzunehmen imstande sein muß. Hierzu ist eine gewisse Anzahl von Zellen notwendig und könnte bei dieser Tiergruppe die Zelle ein bestimmtes Maß nicht mehr unterschreiten, so käme es dann weniger auf die spezifische (chemische?) Potenz der Art, als auf die allgemeine physikalische Unmöglichkeit, gegenüber der Oberflächenspannung u. dgl. unter einer gewissen Größe, Zellen zu bilden, an. Es ist einleuchtend, wie trügerisch unter solchen Umständen das relative Hirngewicht als Marke der Intelligenzhöhe wäre!

Nach diesem Exkurse an die physikalischen und psychologischen Grenzen unserer Wissenschaft, verfolgen wir die Teilbar-

<sup>1)</sup> Conklin, E. G., Cell-size and Body-size: Rept. of Am. Morph. Soc. Science, III. Jan. 10. 1896.

<sup>2)</sup> Rabl, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. 3. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67. 1899. p. 1.

keit des tierischen Protoplasmas weiter und wenden wir uns von Versuchen an Eiern zu solchen an entwickelten Tieren. Wird ein entwickeltes Tier, etwa ein Infusor oder ein Süßwasserpolymp, in Stücke geschnitten, so können manche derselben, obzwar bereits differenzierte Teile entfernt wurden, wieder die ursprüngliche ganze Form herstellen. Man nennt diese abermalige Bildung verloren vergangener Teile einer morphologischen Einheit: *Regeneration*.<sup>1)</sup>

Über die Regeneration der einzelligen Tiere, der Protozoen, liegen übereinstimmende Versuche vor, wonach nur solche Stücke regenerieren, denen ein Kern oder ein Kernstück belassen wurde, während kernlose Stücke eine runde Gestalt annehmen und ohne Regeneration absterben (*Cyrtostomum*, *Trachelius*, *Prorodon* — *Balbiani* 1888; *Stentor* — *Gruber* 1893, *Lillie* 1897; *Polystomella crispa* — *Verworn* 1888; *Thalassicola* — *Verworn* 1892 usw.) Der Nucleolus ist nicht hinreichend zur Regeneration (*Paramaecium putrinum* — *Gruber* 1883) und kann selbst aus dem Kerne, wenn er abgeschnitten worden, regeneriert werden (*Ciliata* mit einem *micronucleus* — *Le Dantec* 1897). Kerne isoliert gehen durch Kontakt mit dem umgebenden Wasser zugrunde (*Actinosphaera* *Brandt* 1877; *Thalassicola* — *Verworn* 1892). Geringe Kernfragmente genügen zur Regeneration (*Stentor* — *Gruber* 1885) doch ist eine Minimalgröße für kernhaltige Stücke zu finden (*Amoeba proteus* — *Hofer* 1890). Durch Schütteln erhaltene Stücke von *Stentor* (*polymorphus* und *coeruleus*) regenerieren nach *Lillie* (1897) auch bei Anwesenheit eines Kernstückes dann nicht vollständig, wenn sie in Kontraktion weniger als  $80 \mu$  als mittleren Durchmesser zeigten, d. i. etwa  $\frac{1}{27}$  des Gesamtvolumens. Kleinere Bruchstücke können noch eine unvollkommene Regeneration zeigen. *Morgan* hat später<sup>2)</sup> eine sehr ähnliche Minimalgrenze für *Stentoren* gefunden, obzwar er größere Normaltiere zur Verfügung hatte und diese Stücke daher einem noch geringeren

<sup>1)</sup> *Przibram*, H., *Regeneration*, *Erg. Physiol.* *Asher-Spiro*, I. 1902. p. 74. — *Morgan*, Th. H., *Regeneration*. New-York. Macmillan. 1901. — *Driesch*, H., *Die organischen Regulationen*. Leipzig. Engelmann, 1901. — *Barfurth's* Referate üb. Reg. u. Involution: *Merkel-Bonnets Erg. d. Anat. u. Entwicklgesch.* (jährlich).

<sup>2)</sup> *Morgan*, T. H., *Regeneration of Proportionate Structure in Stentor*, *Biol. Bull.* vol. II. Nr. 6. 1901. p. 311 bis 328. p. 325.

als dem 27. Teil entsprechen haben mögen. Es scheint hier also tatsächlich eine minimale Größe zu geben, unter der die vollständige Rekonstruktion der Zelle unmöglich ist.

Bei Vielzelligen (Metazoa) ist eine Minimalgröße für Regeneration bei dem Süßwasserpolyphen Hydra (Peebles 1897) und bei Planarien (Lillie 1900) festgestellt worden. Es sind stets mehrere Zellen (mit Kernen) notwendig und es erhebt sich die Frage, ob jede Zelle jede andere bei der Regeneration zu ersetzen vermag oder ob nur Zellen einer bestimmten Gewebsart einander zu ergänzen vermögen. Für Hydra wies Nußbaum (1887, 1890) nach, daß bei Regeneration aus dem Ektoderm bloß Ektoderm, aus dem Entoderm bloß Entoderm hervorgehen kann und durch „Umkehrungsversuche“ wurde von Ishikawa und Weismann (1896) ebenfalls die Konstanz dieser Schichten nachgewiesen. Die Hydra stellt auch in anderer Hinsicht kein „äquipotentiell System“ dar es sind nämlich einzelne abgeschnittene Tentakel nicht imstande, ganze Hydras zu regenerieren.<sup>1)</sup> mit der Erreichung ihrer Bedeutung als Tentakel verlieren die hierzu verwendeten Zellen die Potenz zur Rumpfbildung. (Dasselbe gilt für Aktinien.) Von Peebles (1897) und Rand (1899) wurde der merkwürdige Vorgang beobachtet, daß ein Tentakel von Hydra viridis von einem Stücke, das aus zwei oder mehr Tentakeln und einem kleinen Hypostomstück bestand, durch Einwanderung von Entoderm aus dem Hypostome zum Leibe umgebildet wurde. Bei den Hydroidpolyphen Tubularia penella und Cordylophora werden Hydranten im Perisark ebenfalls durch Umbildung der vorhandenen Zellen gebildet (Bickford 1894; Driesch 1897). Driesch unterscheidet diese Art der „Restitution“ als „Reparation“ von der eigentlichen „Regeneration“ (s. str.), bei der die zu ergänzenden Teile durch Sproßung (unter Kernteilung) sich bilden.

Zur Reparation wäre demnach auch der Wiederherstellungsvorgang bei den Protozoen zu rechnen. Am überraschendsten sind die Reparationsvorgänge bei Planarien: sehr kleine aus dem Körper einer Planarie herausgeschnittene Stücke wandeln sich gänzlich in einen dem ursprünglichen Tiere proportionalen, ver-

<sup>1)</sup> Lit. bei Przißram, Reg. p. 91. Die einzige abweichende Angabe Engelmanns, der doch aus isolierten Tentakeln ganze Hydras erhalten haben will, dürfte darauf zurückzuführen sein, daß doch ein Stück Rumpf mit abgeschnitten war.

kleinerten Wurm um, wofür Morgan den Namen: „Morphallaxis“ eingeführt hat (1899 bis 1901). Diese Umbildung erfolgt ohne Nahrungsaufnahme, was Lillie durch Ausführung der Versuche in sterilisiertem Wasser nachwies (1900). Ritter und Congdon (1900) beobachteten bei *Stenostoma*, wenn sie der natürlichen Teilung zuvorkamen, wobei sie ein Schwanzstückchen des Vorderzoides am Kopfe des Hinterzoides ließen, Verlagerung des Hirnes in das frühere Schwanzstückchen (1900). Nach Child<sup>1)</sup> würde es sich jedoch lediglich hierbei um Resorption des Schwanzstückchens handeln.

Bei der Regeneration entzwei geschnittener Planarien fand Schultz keine Mitosen (1900). Bei den Regenerationen im engeren Sinne sind sonst stets Kernteilungen gefunden worden, und zwar meist mitotische; nach Towle (1901) sollen jedoch bei der Regeneration von Amphibienmuskeln anfangs amitotisch geteilte Kerne sich erst später mitotisch teilen.

Nicht alle Metazoen besitzen die Fähigkeit, aus kleinen Teilstücken zu regenerieren. Im allgemeinen nehmen die regenerativen Potenzen um so mehr ab, je weiter sich das betreffende Tier vom einfachen Baue der Einzelligen entfernt (Fraisie 1885, Nußbaum 1886, Barfurth in den Erg., Loeb 1895/96, Przibram 1899).

Ich<sup>2)</sup> habe es versucht, die Abnahme der Regenerationskraft im Schema der phyletischen Verzweigung eines Tierstammbaumes graphisch anschaulich zu machen und dabei die folgenden sechs Regenerationsklassen unterschieden:

1. Regeneration aus jedem kernhaltigen Stücke (Regeneration der Zelle): Protozoa.

2. Zur Regeneration sowohl Ektoderm als auch Entoderm notwendig, sonst keine Organe (Regeneration der Primitivorgane): Hydra und die übrigen Hydrozoa.

3. Regenerieren vollständig selbst Kopf und Zentralnervensystem, wenn alle Gewebsarten vorhanden (Regeneration der Körperabschnitte und Organsysteme): Scolecida (Planarien), Annelida (excl. Hirudinea), (Pantopoda?), Echinodermata (viell. excl. Echinidae), Bryozoa, Tunicata

<sup>1)</sup> Child, C. M., Studies on Regulation. Arch. f. Entwm. XVII. 1903. p. 1 bis 40. II. Regulative Destruction of Zooids and Parts of Zooids in *Stenostoma*.

<sup>2)</sup> Przibram, H., Die Regeneration b. d. Crust. Arb. Zool. Inst. Wien. 1899. XI. (tb. IV.)

4. Regenerieren Gliedmaßen, Schwanz, einzelne Sinnesorgane, aber nicht Kopf oder Zentralnervensystem (Regeneration der Extremitäten): Nemertini, Crustacea, Arachnida, Myriopoda, Gastropoda, Cephalopoda, Pisces, Amphibia urodela.

5. Regenerieren (außer Gewebdefekten äußerlich) nur Schwanz (Regeneration des Schwanzes; Eidechsen (Lacertidae) und Krokodile (Crocodilia).

6. Regenerieren (äußerlich) bloß Gewebdefekte: regenerative Wundheilung (Regeneration der Gewebe): Insecta (Imagines), Amphibia anura, Varanidae, Chamaeleontidae, Amphisbaenidae und Chelonii, Aves, Mammalia.

Neben der allgemeinen Organisationshöhe scheint auch eine besondere einseitige Anpassung, wie z. B. die Ausbildung des Schwanzes als Wehr- (Waran), oder Greiforgan (Chamäleon) die regenerative Potenz herabzusetzen. Réaumur, Lessona (1868/9) und auf Grund der Zuchtwahllehre Weismann (1892, 1899) und Beldrage (1898) haben den Gedanken geäußert, daß die Regenerationsfähigkeit eines Gliedes von der Gefahr des Verlustes und der Wichtigkeit des Organes abhängig sei. Eine besondere Stütze bot dieser Theorie die Erscheinung der Autotomie, d. i. die Selbstzerstückelung mancher Tiere, wodurch ein angegriffenes Glied abgeworfen und so das Tier selbst in die Lage gesetzt wird, zu entfliehen. So trennen die Dekapoden Crustaceen an einer bestimmten, präformierten Naht angegriffene Scheren oder Beine durch eine reflektorisch erfolgende Muskelkontraktion ab. Daß jedoch die präformierten Bruchstellen das Sekundäre darstellen und die regenerative Potenz nicht im Zusammenhang mit der Autotomie entstanden oder verstärkt worden ist, geht aus Versuchen von Morgan (1898, 1900) und Przibram (1899) hervor. Es regenerieren nämlich die Extremitäten der Krebse auch von proximal oder distal der präformierten Bruchstelle gelegenen Querschnitten (Palaemon — Przibram, Eupagurus — Morgan); ferner regenerieren die rudimentären Beine der Einsiedler ebenso schnell wie die übrigen, obzwar sie bedeutend weniger der Verletzungsgefahr ausgesetzt sind.

Dafür, daß wir es bei der Abnahme der Regenerationskraft mit einer Abhängigkeit von der zunehmenden Spezialisierung zu tun haben, dafür spricht sehr beredt der Einfluß des Alters jedes einzelnen Tierexemplares. Im allgemeinen ist die Regeneration

um so vollständiger, je jünger das Tier ist. Eben ausgeschlüpfte Fisch-Embryonen (*Salmo fario*) regenerieren die kaudale Partie, selbst vor dem Anus durchschnitten (Nußbaum und Sidoriak 1900); im Alter von drei bis acht Tagen, wo der Dottersack noch nicht resorbiert ist, wird der Schwanz (von *Salmo Trutta*) noch inklusive drei bis vier Wirbeln und Chorda regeneriert (Bert 1863, 4), ältere Fische regenerieren nur die Flossen (Morgan 1900). Jene Formen, deren Entwicklung mit einer Metamorphose abschließt, die ihnen eine bedeutend höhere Organisation als ihren nächsten Verwandten gewährt, verlieren die Fähigkeit, Organe zu regenerieren, vollständig: so Frösche die Fähigkeit, Augen und Gliedmaßen zu regenerieren, was die Urodelen Amphibien im geschlechtsreifen Zustand können. Interessanterweise regenerieren Larven von *Rana fusca*, die den Schwanz bereits abzustoßen begannen, diesen, wenn er abgeschnitten wird, wieder (Barfurth 1887): (zu dieser Zeit entsprechen sie also unserer fünften Klasse). Die Insekten regenerieren Beine und Fühler nur, wenn sie noch im Larvenzustande verletzt werden.<sup>1)</sup> (Als Larven entsprechen sie also der vierten Klasse, wo die meisten übrigen Arthropoden auch später verbleiben.) Von Driesch sind zwei Bedenken gegen die Allgemeingiltigkeit der stärkeren Regenerationskraft jüngerer Stadien erhoben worden: „nach einmal stattgehabter Coelombildung liefert das im übrigen gleich gebliebene Entoderm der Asteriden bekanntlich nicht noch einmal Coelom“, der metamorphosierte Seestern hat aber starkes Regenerationsvermögen (unserer dritten Klasse entsprechend; manche Arten regenerieren selbst aus einem Arm: „Kometenform“). Dieser Fall scheint mir nicht als Einwand verwendbar, weil ja eine Entfernung der coelombildenden Schichten an den zur Regeneration gelangenden Fragmenten der Seesterne nicht stattgefunden hatte, aber auch bei den Larven ein sehr geringer Rest der Coelomtaschen nach Drieschs eigenen Angaben zur Regeneration genügt.<sup>2)</sup> Bedenklicher ist der zweite Fall;<sup>3)</sup> während junge, aber bereits ent-

<sup>1)</sup> Die Apterogenea sind jedoch nicht genügend untersucht.

<sup>2)</sup> Driesch, H., Zur Analysis der Potenzen embryonaler Eizellen. Arch. f. Entwmech. II. 1896. p. 186 bis 187.

<sup>3)</sup> Driesch, H., Über Änderungen der Regulationsfähigkeit im Verlauf der Entw. Arch. f. Entw. XVII. 1903. p. 54 bis 63.

wickelte Ascidien ein erhebliches Restitutionsvermögen besitzen<sup>1)</sup> und ein solches auch dem frühen „Bechergastrulastadium“ zukommt, wurde an dem dazwischenliegenden „Streckgastrula“-stadium kein Regenerationsvermögen bemerkt: senkrecht zur Längsachse entzweigeschnitten, entwickelte sich das vordere Stück zu einem typischen Kopf-, das hintere zur Schwanzhälfte. Nach 48 Stunden starb diese ohne Regulation ab. Driesch selbst schreibt die ausbleibende Regulation der zu starren Konsistenz des Plasmas (die direkt wahrnehmbar sei) zu, worauf er auch das mangelnde Regulationsvermögen der Ctenophorenblastomeren zurückführt. Es würde sich also nicht um ein Erlöschen der Regulationsfähigkeit, sondern um eine durch einen mehr mechanischen Faktor bedingte Hemmung handeln. Daß bei den Ctenophorenblastomeren dies sehr wahrscheinlich ist, geht aus den merkwürdigen Befunden von Chun hervor. Derselbe beobachtete eine postembryonale Postgeneration der aus einer Blastomere des Eies hervorgegangenen Halblarve (*Eucharis multicomis* und *Bolina hydantina*) nach seiner Geschlechtsreife zugleich mit der weiteren Metamorphose zum Imago, wo dann zum zweiten Male Geschlechtsreife eintrat (Dissogonie). Vielleicht liegt es an der Unmöglichkeit des Kopfes oder Schwanzes der Ascidienlarve, allein die Metamorphose durchzuführen, daß keine Regeneration eintritt. Die während durchgreifender Metamorphosen möglichen Umordnungsvorgänge kommen auch zum Ausdruck im Wiedererscheinen von noch in dem letzten Larvenstadium abgeschnittenen Beinen im Imago von *Alytes obstetricans* (der Geburtshelferkröte — Ride-wood 1898), Käfern (*Coccinella 7-punctata*, *Galeruca tanacetii*, *Diaperis boleti* — Gadeau de Kerville 1890; *Tenebrio molitor* — auch Tornier 1901) und Schmetterlingen (*Sericaria* — Melise 1879, *Platysamia cecropia* u. a. Watson 1891, *Yponomeuta malinella*, *Noctua xanthographa*, *Aretia urticae*, *Orgyia antiqua*, *Saturnia pavonina*, *Vanessa Jo*, *Papilio podalirius* — Gadeau de Kerville 1890; *Vanessa Jo* und *urticae* — Newport 1844, 1847), und zwar auch bei den Insekten in der Form des Imago.

<sup>1)</sup> Lit. in ob. Arb. und in Studien über d. Regulationsvermögen d. Org. 6. Die Restitutionsen der *Clavellina lepadiformis*. A. f. Entwmech. XIV. 1902. p. 247 u. über ein neues harmonisch-äquipot. Syst. A. f. Entwmech. XIV. 1902. p. 227.



## 10. Die Teratogenese.

Nicht immer gleicht ein Regenerat dem verloren gegangenen Organe: es kann ein „zu wenig“, oder „etwas anderes“ oder ein „zu viel“ produziert werden, welche atypische Regenerationen als defektive Regeneration, Heteromorphose und Superregeneration unterschieden werden. Defektive Regenerationen stehen mit dem allmählichen Erlöschen der regenerativen Potenzen im Zusammenhang, sei es nun, daß die Nähe der „Minimalgröße“ diese zu bedingen scheint, wie, wenn aus *Hydra viridis* geschnittene Kugeln von  $\frac{1}{6}$  mm Durchmesser bloß einen Tentakel, solche aus  $\frac{1}{5}$  bis  $\frac{1}{3}$  mm aber bereits zwei Tentakel zu bilden imstande sind (Peebles 1897, Rand 1899<sup>1)</sup>) oder daß mit Erreichung eines älteren Stadiums die weitere Ausbildung eines Regenerates eingestellt wird; so bilden die zwischen vorletzter und letzter Häutung verlorenen Palpen der ♂♂ Spinnen keine Sexualorgane nach ihrer Regeneration bei der letzten Häutung aus, während dieselben an diesen Stellen bei normalen oder vor der vorletzten Häutung verloren gewesen und dann regenerierten Palpen bei der Geschlechtsreife auftreten (Blackwall 1844).

Oft tritt bei längsgegliederten (sogenannten metameren) Tieren oder Organen bei Abschnitt einer Anzahl von Gliedern im Regenerate eine geringere Anzahl auf, wobei jedoch das Endglied typisch ausgebildet erscheint; so regenerieren der Regenwurm (*Lumbricus*) und andere Anneliden an Stelle von 5 bis 19 abgeschnittenen bloß 2 bis 5 Kopfsegmente (Morgan 1895, Hescheler 1896, Bülow 1898, Haase 1899) und verschiedene Orthopteren regenerieren an Stelle von fünf, regelmäßig vier Tarsen (Blatta nach Brindley 1897, 1898; Mantidae nach

<sup>1)</sup> Lit. Nachweise b. Przi Bram, Reg. Erg. d. Physiol. I. 2, 1902.

Bordage 1897 bis 1899; Bacillus nach Godelmann 1901; doch bei ganz jungen auch hier mit allen fünf. Raupen regenerieren abgeschchnittene Beine im Schmetterling mit weniger Gliedern stets, wenn dieselben erst eine bis zwei Häutungen vor der Metamorphose amputiert waren (Newport 1844, 1847).

Einige Forscher (Giard 1897, Bordage 1899, Weismann 1899) sprechen den vier Tarsen eine atavistische Bedeutung zu, da die ältesten Insekten (die lebenden Apoda und die fossilen von Brogniart 1893 beschriebenen geflügelten Formen) vier Tarsen besessen hätten. Das Zurückbleiben der Regenerate hinter dem gegenwärtig von den betreffenden Tieren normalerweise erreichten Typus nennt Giard „Hypotypie“. Analoge Fälle kommen bei der Regeneration der Schwänze gewisser Eidechsen und anderer Reptilien vor, indem die Beschuppung der Regenerate der älterer Gruppen ähnlich sieht (Boulenger 1888, 1891, Werner 1896, Lydekker). Gegen die atavistische Interpretation wendet sich Tornier (1897), indem er die Bildung zu vieler und zu großer Schuppen bei Geckoniden als alleiniges Produkt von Hypertrophie ansieht. Für diese Auffassung spricht auch die von Werner hervorgehobene Tatsache, daß oft die für das normale Schwanzende charakteristische Beschuppung auftritt. Ferner besitzen die regenerierten Schwänze keine Wirbel, sondern einen Knorpelstab (Perrault 1688), wie er in sehr geringer Ausdehnung auch am normalen Schwanzende der Lacertiden nachweisbar ist (Fraisse 1880, 1885); bei den Geckonen (Ascaloboten) reicht zwar am normalen Schwanz die Verknöcherung bis ans Ende (Fraisse 1885), aber die Wirbel sind überhaupt ohne Gelenke und oft viel Knorpelsubstanz vorhanden (Gegenbauer 1862), so den regenerierten Schwänzen ähnlich.

Die Verschiedenheit der Anlage und Entwicklung eines Organes bei Regeneration und bei direkter Entstehung aus dem Ei ist nicht auf die hypotype Regeneration beschränkt. Während bei dieser zwar die distalen Teile zuerst angelegt werden, wie übrigens auch in Fällen typischer Regeneration, wo dann durch Einschiebung von Gliedern das Endresultat erreicht wird (Ruderantennen der Daphniden — Przibram 1899, Fühler der Myriopoden Newport 1844 u. a.), jedoch wenigstens der Ursprung der Gewebsschichten aus den analogen der Stammpartie sich nachweisen läßt, ist dies in anderen Fällen nicht so. Am

meisten Aufsehen haben die Untersuchungen über die Regeneration der Augenlinse aus dem Gewebsmateriale der Iris bei Tritonen gemacht (Colucci 1891, Wolff 1894 bis 1896, 1901, E. Müller 1896, Fischel 1898), weil bei der direkten Embryonalentwicklung die Linse von anderen Ektodermsschichten abgeschnürt wird. Gehört die Iris doch noch demselben Keimblatte wie die Linse an, so wurde bei den normalerweise ektodermalen Mund- und Afterpartien der Anneliden behauptet, daß dieselben aus dem Entoderm des Mitteldarmes regenerieren. Obzwar es sich herausgestellt hat, daß bei Mund und After doch ein späteres Einwuchern des Ektoderms stattfindet, scheint durch Kröber (1900) festgestellt zu sein, daß der bei direkter Entwicklung ebenfalls ektodermale Pharynx tatsächlich aus dem Materiale des Entoderms regeneriert. Diese Tatsache erscheint vielleicht etwas weniger befremdlich, wenn wir uns daran erinnern, daß bei Fortpflanzung durch Knospung die Knospen nicht stets sämtlichen Keimsschichten ihre Entstehung verdanken, sondern eine Gewebsart des Muttertieres nicht beteiligt zu sein braucht (so nach Bonnevie 1895 bei der Ascidie *Distaplia magnilarva* kein Entoderm).

Bei den bisher besprochenen atypischen Regenerationen war schließlich dasselbe, wenn auch auf abnormalem Wege oder in geringerer Ausbildung, reproduziert worden, was verloren gegangen war. Wenden wir uns zu jenen Fällen, bei denen ein anderes Organ, als das abgeschnittene, gebildet wird und die als „Heteromorphosen“ bezeichnet werden (Loeb 1891).

Die Heteromorphosen betreffen entweder die Umkehr der Polarität des Tierstammes, indem z. B. an Stelle des Kopfes ein Schwanz (oder umgekehrt) wächst, oder das Auftreten eines Sinnes- oder Anhangsorganes an Stelle eines anderen (homöotische Variation). Die Umkehr der Polarität rief Loeb (1891) bei den pflanzenartigen Stöckchen mancher Hydroidpolypen durch Inversion der Lage des Stöckchens hervor: wurde *Aglaophenia* umgekehrt aufgehängt, so sproßten am früheren Oralpole Wurzeln hervor; *Plumularia*, nahe der Wurzel abgeschnitten und umgekehrt, bildete Köpfchen am Basalende. *Eudendrium* bildete auch ohne Verletzung am aboralen Pole Köpfchen, wenn das Stammstück allseitig umspült war, während die Wurzeln durch Kontakt mit festen Körpern entstehen. Vielfach ist beobachtet worden, daß ganz kurze Querstücke die Tendenz besitzen, an beiden

Schnittflächen einen Kopf zu erzeugen: so bei *Tubularia* (Driesch 1897; u. a. Peebles 1900), *Parypha* (Morgan 1898), *Planaria* (Morgan 1898) und durch Pfropfung kurzer Querstücke in inverser Richtung auf längere Stammstücke kann die Umkehr der Polarität des kurzen Stückes erreicht werden: so bei *Hydra* (Wetzel 1898, Peebles 1900) und beim Regenwurm (Kopf am Oralpol: Hazen 1899). Während bei *Planaria* die Tendenz zur bipolaren Kopfbildung von der Lage des Querstückes im ursprünglichen Tiere unabhängig (Morgan 1904<sup>1)</sup>), bei *Tubularia* für das Zustandekommen des zweiten Kopfes die Lage gegen das Oralende vorteilhaft ist (Driesch 1897), bilden sehr weit nach dem Schwanz zu gelegene Stücke des Regenwurmes auch oralwärts einen Schwanz (Morgan 1899). Wir werden mit Morgan<sup>1)</sup> das Hervortreten einer bestimmten Tendenz bei kleinen Stücken auf eine eben durch das unzureichende Bildungsmaterial bedingte Schwächung der Polarität zurückführen können.

Heteromorphosen, die nicht die Polarität des Hauptstammes betreffen, sind fast ausschließlich von den Arthropoden bekannt. Vor allem das merkwürdige Wachstum einer ersten Antenne an Stelle eines Auges bei den stielägigen Crustaceen (*Astacus* — Chantran 1873).

Als Bedingung für das Zustandekommen dieser früher als „Atavismen“ gedeuteten Monstra (*Astacus* — Hofer 1894, *Palinurus* — Milne Edwards 1864, Howes 1887) fand Herbst die Zerstörung des Augenganglions (*Palaemon* 1895/6; *Palaemonetes* 1896; *Astacus*, *Palinurus* u. v. a. 1899/1900), während bei Erhaltung desselben das Auge als solches regeneriert. Die heteromorphotischen Antennulae bestehen nur aus den endständigen Teilen, die Otocyste fehlt; sie können bei Häutungen an Gliederzahl zunehmen und auch regenerieren; sie sind also definitive Bildungen. Hingegen gelang es mir (Przibram 1901) die von Richard beschriebenen (1893) „schreitbeinähnlichen Bildungen an Stelle von Maxillipeden“ als Stadien in der Regeneration des dritten Maxillipedes der Krabben experimentell nachzuweisen; andere bekannte Monstrositäten, z. B. das Auftreten einer Schere an einem Maxilliped bei einem Taschenkrebs (*Cancer pa-*

<sup>1)</sup> Morgan, T. H.. The Control of Heteromorphosis in *Planaria maculata*. A. f. Entwmech. XVII. 26. I. 1904. p. 683 bis 695.

gurus),<sup>1)</sup> eines Fußendes an einem Fühler bei zwei Hymenopteren (*Cimbex axillaris*, *Bombus variabilis*),<sup>1)</sup> eines rechten Schreitbeines an der linken Seite des sonst beinlosen sechsten Abdominalsegmentes eines Taschenkrebses (*Carcinus maenas*)<sup>2)</sup> dürften ebenfalls auf regenerative Prozesse zurückzuführen sein, doch fehlen zur Zeit noch experimentelle Beweise.

Hingegen ist es durch die Versuche über Regeneration außer allen Zweifel gestellt, daß die Monstra mit „überzähligen“ Bildungen zum weitaus überwiegenden Teile auf Superregeneration zurückzuführen sind.

Erfolgt nämlich durch eine Verwundung keine vollständige Durchtrennung des betroffenen Organes oder ganzen Tieres oder Tiereies, und verwachsen die so geschaffenen doppelten Wundflächen nicht sofort wieder miteinander, so kann jede derselben ein Regenerat aus sich hervorgehen lassen. Die gewöhnlichsten sind die Doppelbildung durch Spaltung der Längsachse (nach), wobei jedes halbabgelöste Stück sein Spiegelbild wieder erzeugt und die Dreifachbildung durch Spaltung senkrecht zur Längsachse (Bruch!), wobei aus der dem näheren Achsenpol anliegenden Wundfläche ein Spiegelbild desselben, aus der gegenüberliegenden ein dritter, dem ursprünglichen jedoch auch gleichsinniger Achsenpol wächst. Diese Stellungsgesetze überzähliger Gliedmaßen, welche Bateson<sup>3)</sup> für eine große Anzahl im Freien gefundener Monstrositäten als die „diskontinuierlicher Variationen“ aufgestellt hat, finden ihre Erklärung in der Äquipotenz der betroffenen Teile unter Zuhilfenahme der an schiefen Queramputationen zuerst von Barfurth (1891) aufgestellten Regel: „Immer steht die Achse des Regenerationsstückes senkrecht zur Schnittebene.“ (Coelenterata — Peebles 1900, Driesch 1896, Morgan 1900<sup>1)</sup>, Seesternarm — King 1898, Planarien — Morgan, Bardeen 1901, Regenwürmer — Hescheler 1896; Daphnidenantennen — Przibram 1899; Octopusarm — Brock 1887; Tritonschwanz — Tornier 1900; Kaulquappenschwanz — Barfurth 1891.) Für

<sup>1)</sup> Bateson, *Mat. f. th. Study of Variation*. London 1894. p. 149, 147. Figs. 18, 16. — Das. andere zweifelhafte Fälle.

<sup>2)</sup> Bethe, A., Ein *Carcinus maenas* mit einem rechten Schreitbein an der linken Seite des Abdomens. *A. f. Entw. III*. 1896. p. 301 bis 316. *Tb. XVIII*.

<sup>3)</sup> *Mat. f. the Study of Variation*.

niedere Tiere,<sup>1)</sup> (z. B. Seesternarm — King 1898), für Krustaceen (Przibram,<sup>2)</sup> für Tritonenextremitäten und Eidechsenchwänze (Tornier), für verschiedene Eier (auch Hühnchen d. heiße Nadel

Peebles 1898) liegen direkte Experimente vor, während für die Insekten (Käfer),<sup>3)</sup> Vögel und Säugetiere Tornier durch genaue Analyse der Verbildung nach den Gesetzen der Technik („Biotechnik“)<sup>4)</sup> nachweisen konnte, daß auch hier verbiegende und spaltende Kräfte Regeneration, natürlich auf frühen Stadien<sup>5)</sup> auszulösen vermocht haben.

Zwillingsbildungen sind also meist Spaltungs-, nicht Verschmelzungsbildungen, obzwar solche, wie wir später sehen werden, auch möglich sind. Zunächst soll noch kurz erörtert werden, welche Mittel dem Tiere, falls dasselbe keine volle Regeneration eines bestimmten Organes mehr zu leisten imstande ist, zu Gebote stehen, um doch ein funktionsfähiges Ganze zu erhalten. Als Kompensation tritt z. B. bei der Exstirpation einer Mamma bei erwachsenen Kaninchen eine Hypertrophie der Gegenseite ein (Ribbert 1894/5), während bei jungen Tieren noch regeneriert wird. Kompensatorische Hypertrophie wurde von Ribbert noch an folgenden Organen der Säugetiere beobachtet: Niere, Hoden, Leber (hier Vergrößerung eines verbleibenden Lappens).

Bei *Alpheus*, einer Krebsform, deren Scheren rechts und links verschieden ausgebildet sind, regeneriert die stärker differenzierte „Schmalz-“ (oder „Knack-“)schere, wenn sie allein abgesehritten wird, in der Form der weniger differenzierten anderen

<sup>1)</sup> Vgl. die Tabelle b. Przibram, *Regeneration. Erg. d. Phys.* I. 2. 1902. p. 119.

<sup>2)</sup> Przibram, H., Außer den in der Reg. angeführten Arbeiten: *Exp. Studien über Reg.* II. *Arch. f. Entwmech.* XIII. 1902, p. 508. Tb. XXXI. Fig. 1 bis 5.

<sup>3)</sup> Tornier, G., Über Entstehen v. Käfermißbildungen. *A. f. Entwmech.* IX. p. 501 bis 562. Tb. XX u. 32 Fig. 1899/1900.

<sup>4)</sup> Tornier, G., Überzählige Bildungen u. d. Bedeutung der Pathologie f. d. Biotechnik. Sonderabdr. a. d. *Verh. d. V. internat. Zool. Congr. Berlin 1901, 1902.* — Entstehen eines Schweinehinterfußes mit fünf Zehen. *Arch. f. Entwmech.* XV. 1902. p. 327 bis 353. — Entst. v. Vorderfußhyperdakt. *Morphol. Jahrb.* XXX. 1903. p. 453 bis 504.

<sup>5)</sup> Ausführl. Darstllg. in: Barfurth, D., *Die Erscheinungen d. Regen.* b. Wirbeltierembryonen. Sonderabz. a. Hertwig, *Handb. d. Entwickl.* Bd. III. 3. Jena, Fischer, 1903.

Schere (Zwiekschere). Diese „Hypotypie“ der einen Seite kann jedoch dadurch kompensiert werden, daß die gar nicht operierte Schere der Gegenseite sich bei eingetretener Häutung zu einer „Schmalzschere“ umbildet! („Kompensatorische Hypertypie“, Przi Bram 1901). Ähnlich verhalten sich manche Krabben, während der Hummer die Knaackschere direkt regeneriert.<sup>1)</sup> Seitdem von mir die kompensatorische Hypertypie aufgefunden wurde, ist bloß ein weiterer ähnlicher Fall, von Zeleny<sup>2)</sup> für *Hydroides dianthus*, experimentell festgestellt worden: bei diesem Röhrenwurm trägt die Kiemenkrone normalerweise zwei hervorragende opercula, von denen jedoch die der einen Seite rudimentär ist; bei Abschnitt der voll differenzierten entwickelt sich nun die rudimentäre zur funktionierenden, während der stehen gelassene Stiel des abgeschnittenen Operculums abfällt und nun an dessen Stelle ein rudimentäres Operculum hervorsproßt.

Daß es sich in diesen Fällen nicht um einen Einfluß der Funktion, sondern um die An- oder Abwesenheit eines Organes handelt, dafür mag bloß angeführt werden, daß bei *Alpheus* nach beiderseitiger Amputation sofort verschieden differenzierte Scheren (und zwar annähernd<sup>3)</sup> gleicher Größe) hervorsprossen und sich die opercula von *Hydroides* analog zu verhalten scheinen. Korrelative Beeinflussung von der Operationsstelle weit entfernter Organe tritt sonst noch bei der Kastration<sup>4)</sup> auf. So beobachtete Giard, daß durch Anwesenheit des Parasiten *Sacculina* die Geschlechtsdrüsen von Krustazeen fast zum Verschwinden gebracht werden und durch diese „Parasitäre Kastration“ eine Verschiebung sekundärer Geschlechtscharaktere gegen die des anderen Geschlechtes hin stattfindet (das Abdomen des ♂ wird z. B. bei *Stenorhynchus* dem des ♀ ähnlicher, beim ♀ werden wiederum die eiertragenden Abdominalfüße reduziert). Analoges wies Rörig für das Geweih

1) Przi Bram, Exp. St. üb. Reg. II.

2) Zeleny, Ch., A case of Compensatory Regulation in the Regeneration of *Hydroides dianthus*. Arch. f. Entwmech. XIII. 1901/2. p. 597 bis 609.

3) Vgl. neuerdings: Wilson, E. B., Notes on the Reversal of Asymmetry in the Regeneration of the Chelae in *Alpheus heterochelis*. Biol. Bull. vol. IV. 1903. p. 197 bis 210. Fig.

4) Foges, A. Verb. d. Physiol. Klubs in Wien. Zentralbl. f. Physiol. 18. III. 1898. Heft 26. „Zur Hodentransplantation bei Hähnen“ m. Lit.) konnte eine Abnahme der sekundären Geschlechtscharaktere bei einem kastrierten Hahne feststellen, obzwar demselben ein Testikel wieder in den Bauch eingeheilt war.

der Hirsche nach: Totale Kastration eines jugendlichen Cerviden-♂, das noch keine Stirnbeinzapfen entwickelt hat, verhindert die Entwicklung von Geweihen, während Kastration oder Atrophie der Testes im späteren Alter zur Entstehung verschiedenartiger abnormaler Geweihe (z. B. auch namentlich beim Reh, des sogenannten „Perückengeweihs“) Veranlassung gibt. Andererseits kann Erkrankung der Reproduktionsorgane der die Ursache von Geweiherzeugung werden. Auch an die Kapaune<sup>1)</sup> und „hahnenfedrigen“ sterilen Hennen<sup>2)</sup> an die Ochsen und die menschlichen Kastrate sei erinnert. Der einzige bisher der Verallgemeinerung der Veränderung der sekundären Geschlechtscharaktere nach Kastration entgegenstehende Fall — es sollen nach Oudemans als Raupen kastrierte Schmetterlinge von *Oeneria dispar* ihre höchst auffallenden sekundären Geschlechtscharaktere beibehalten — dürfte auf die zu spät erfolgte Operation zurückzuführen sein.

Daß die Anwesenheit einer Keimdrüse eines bestimmten Geschlechtes auf die Ausbildung der Leitungswege des Geschlechtsapparates von Einfluß ist, dafür lassen sich die Zwitterbildungen anführen, z. B. zwei von Boas untersuchte Rehe, welche rechts ein Ovarium, links einen atrophischen Hoden besaßen, und am Uterus rechts ein normales Uterushorn mit Eileiter, links ein rudimentäres ohne Eileiter aufwiesen.

Auf Regeneration von Gliedmaßen hat nach Versuchen von Tornier<sup>3)</sup> an weiblichen Tritonen vollständige Exstirpation der Geschlechtsorgane keinen Einfluß.

Bedeutenden Einfluß auf die funktionsfähige Erhaltung und vollständige Regeneration von Organen haben die zu demselben hinführenden Nerven: die Resektion der betreffenden Nerven hat nicht nur das Aufhören der Funktion und die Atrophie von Sinnesorganen, Drüsen und Muskeln zur Folge, sondern verhindert auch vollständige Differenzierung bei Regeneration, wie Rubin<sup>4)</sup> für die Vordergliedmaße vom Axolotl, Wolf für die Hintergliedmaße bei Tritonen nachwies. King beobachtete am Seestern

<sup>1)</sup> Literatur bei Herbst, *Formative Reize der tierischen Ontogenese*, Leipzig, Georgi, 1901, p. 69 bis 99, und Verz. p. 120 bis 125. Das. auch Diskussion über die Frage der Thymusdrüse (Schilddrüse).

<sup>2)</sup> Lit. s. Przibram, *Regeneration*, Erg. 1902.

<sup>3)</sup> Rubin, R. *Versuche über die Beziehung des Nervensystems zur Regeneration*. Arch. f. Entwmech XVI. 1903. p. 21 bis 73 mit Literatur.



(Asterias), daß nur jene Seite des Armes zu regenerieren imstande ist, in welcher der Armnerv verläuft und bei Crinoiden sah ich nur den Kelch, in dem das Zentralnervensystem liegt, die Scheibe, nicht aber die Scheibe den Kelch regenerieren, obwohl derselben regenerative Potenzen nicht durchaus abgehen, wie sich darin zeigte, daß die im Zusammenhange mit dem Kelche belassene Scheibe abgeschnittene Afterpapillen wohl zu regenerieren imstande war. Planarien regenerieren nur aus Stücken, in denen eine Nervenzelle erhalten ist (Monti, Bardeen), und wie bereits erwähnt, regenerieren die Krebse das Auge als solches bloß bei Erhaltung des Ganglions.<sup>1)</sup> Hingegen kann während der Embryonalentwicklung eine weitgehende „Selbstdifferenzierung“ (Roux) einzelner Organe stattfinden:

Bei Froschlarven kann das Zentralnervensystem durch queren Abschnitt entfernt werden, ohne daß die Weiterentwicklung und Differenzierung des Rumpfes aufhören würde (Schaper);<sup>2)</sup> abgeschnittene Schwänze werden von diesen gehirnlosen Embryonen regeneriert (Rubin)<sup>3)</sup> und selbst die abgeschnittenen Schwänze können Regeneration beginnen (Vulpian).<sup>4)</sup>

Die Unfähigkeit kleiner oder zu weit entwickelter Organe für sich am Leben zu bleiben und daher auch sich selbst zu differenzieren, kann durch die Methode der Transplantation<sup>4)</sup> wettgemacht werden. Gerade an Froschembryonen sind von Born und dann nach seiner Technik von anderen ausgedehnte Versuche gemacht worden, die die Selbstdifferenzierung fast beliebiger Partien junger Embryonen ergaben;<sup>5)</sup> weder der Mangel von Gehirn, noch der des Herzens usw. beeinflusste Wachstum und Differenzierung. Hierbei zeigte sich die merkwürdige Erscheinung,

1) Nach Wilson, a. a. O. würde die Ausbildung der Scherenasymmetrie bei *Alpheus* durch Nervenunterbrechung verhindert werden.

2) Schaper, A., Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Arch. f. Entwmech. VI. 1898 p. 151 bis 197. Tb. VII bis XII u. 4 Fig.

3) Rubin, a. a. O.

4) Literatur Przi Bram, Reg. Erg. p. 89.

5) Neuerdings: Braus, H., Versuch einer experim. Morphologie (mit Demonstr. von Photographien u. Präparaten). Ber. d. Naturh. Mediz. Ver. Heidelberg. — Münchner mediz. Wochenschr. Nr. 47. 1903. (ref. A. f. Entwmech. XVII. 1904. Roux). Selbstdifferenzierung einer kaudal neben die hintere Extremität implantierten, anscheinend noch indifferenten Anlage der vorderen Extremität von Bombinatorembyonen beschrieben.

daß gleichartige Gewebe zueinander hinwuchsen, so daß Nerv mit Nerven, Darm mit Darm, Blutgefäß mit Blutgefäß sich zu vereinigen trachtete. Natürliche Transplantationen dürften auch einige als „Parasiten“ bezeichnete Mißgeburten darstellen, sowie die verschiedenen entfernten Körperteilen angehörige Gewebsarten (z. B. Zähne, Haare) enthaltenden Tumoren.

Vielleicht gehört auch der merkwürdige Fall des Vorhandenseins einer hypotypen Antenne an einem Vorderbeine einer Mücke (*Dilophus tibialis*), die von Wheeler<sup>1)</sup> gefangen wurde, hierher?

Daß Verschmelzung von Embryonen vorkommen kann, wissen wir durch die genaue Verfolgung des Entwicklungsganges der gelegentlich vorkommenden „Rieseneier“ von *Ascaris megalocephala* durch Zur Strassen<sup>2)</sup> und die Versuche von Driesch,<sup>3)</sup> Seezeleier zur Verschmelzung zu bringen. In beiden Fällen fand manchmal eine solche Vereinigung der analogen Zellengruppen statt, daß ein einheitlicher, vergrößerter Embryo zustande kam, indem z. B. die Urgeschlechtszellen oder Darmzellen sich je zu einer Gruppe zusammengeschlossen hatten. (Drieschs Versuche waren unter Benutzung einer von Herbst gelegentlich seiner Salzeinwirkungsversuche gemachten Beobachtung angestellt, daß sechs Tropfen  $\frac{1}{2}^0$  iger Natronlauge auf 20  $cm^3$  kalkfreies Seewasser membranlose Eier zu sehr engem Haften aneinander veranlasse. Während von bloß geschüttelten Eiern nur 2 bis 3 unter 1000 verschmolzen, geschah dies bei den so behandelten bei etwa 20% „...“)

1) Wheeler, N. M. An Antenniform Extra Appendage in *Dilophus tibialis* Loew. A. f. Entwmech. III. 1896. p. 261 bis 268. Tb. XVI.

2) O. L. Zur Strassen. Geschichte der T-Riesen von *Ascaris megalocephala*. Teil I Zoologica von Chun: Heft 10. I. XVII. Bd. 1. Lfg. mit 5 Tafeln u. 12 Fig. im Text. 1903.

3) Driesch, H. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. A. f. Entwmech. X. 1900. p. 411 bis 434. 31 Fig.

## 11. Die spezifische Bestimmung.

Bei den Transplantationsversuchen geht die Vereinigung der Wundstümpfe nicht in allen Fällen mit der gleichen Leichtigkeit vor sich. Abgesehen davon, daß bloß ähnliche Gewebsarten miteinander leicht verwachsen, gelingen die „autoplastische“ Transplantation, d. i. eine Vereinigung von Teilen desselben Tierexemplares, und die „homoplastische“,<sup>1)</sup> d. i. eine Vereinigung von Teilen zweier Tierexemplare, die jedoch derselben Art (Spezies) angehören, unvergleichlich leichter als die „heteroplastische“, d. i. die Vereinigung von Teilen zweier, zwei verschiedenen Arten angehörigen Tierexemplaren. Heteroplastische Vereinigungen sind jedoch bei Anwendung besonderer Methoden, um die Komponenten aneinander zu drücken, zwischen folgenden verschiedenen Tierarten erzielt worden.<sup>2)</sup>

Hydra fusca mit grisea oder viridis, von Zoja durch Aufreihung auf eine Schweinsborste; verschiedenen Lumbriciden, von Joest durch Aneinandernähen (auch von Rabes); Schmetterlingspuppen, die von Crampton in verschiedener Weise auseinander geschnitten und durch Paraffin dicht aneinander befestigt wurden; Rana esculenta und Bombinator igneus oder Triton von Born, mit Impflanzette durchgeschnitten und mit Silberdrähten fixiert und nach dessen Methode von Harrison und Morgan je zwei verschiedene Froscharten.

Drückt sich schon in der schwereren Vereinigung bei heteroplastischer Transplantation eine verschiedene spezifische Reaktion

<sup>1)</sup> Giard, Y-a-t'il antagonisme entre la „greffe“ et la „regeneration“? Compt. rend. séance. Soc. de Biologie, Paris 1896, Febr. p. 180.

<sup>2)</sup> Lit. s. Przi Bram, Reg. Erg. p. 89, und für Vertebrata haupts.; Marchand 1901, „Transplantation“ in Kap. XVII der „Deutschen Chirurgie“.

auch homologer Gewebe verschiedener Spezies aus, so kommt die spezifische Verschiedenheit bei dem weiteren Schicksale der transplantierten Stücke noch deutlicher zum Ausdruck: kleine Stücke eines artfremden Gewebes, ja selbst anders gearteten Gewebes derselben Spezies, werden allmählich wieder abgestoßen;<sup>1)</sup> größere Komponenten trennen sich oft wieder voneinander unter Regeneration des fehlenden (Transplantation steht vielleicht<sup>2)</sup> zur Regeneration in einem gewissen Gegensatz); bleiben jedoch die Komponenten dauernd vereinigt, so pflegt kein Einfluß der einen auf die spezifischen Charaktere der anderen wahrnehmbar zu sein: so konnte Harrison sogar an heteroplastisch vereinigten Kaulquappen von *Rana virescens* (Kopf) und *Rana palustris* (Schwanz) feststellen, daß nach der Metamorphose im vorderen Körperabschnitt die spezifischen Artcharaktere der *Rana virescens*, im rückwärtigen die der *Rana palustris* entsprechend den verwendeten Kaulquappenkomponenten zum Vorschein kamen. Ein analoges Ergebnis lieferten Cramptons heteroplastische Puppentransplantationen: nur in zwei bis drei Fällen, bei zwei Saturnidenarten, nahm ein kleines Pfropfstück die Farbe des Stockes an; bis eine eingehendere Untersuchung vorliegt, ist es wohl erlaubt, an ein Eindringen von Farbstoff aus dem einen in das andere Pfropfstück während des ziemlich flüssigen Puppenstadiums zu denken. Die Aufrechterhaltung der Spezifität bei Transplantation ist durch Regenerationsversuche am besten zu demonstrieren: Morgan schnitt heteroplastischen Vereinigungen von *Rana palustris* und *silvatica* in verschiedener Weise Partien des Schwanzes ab und fand stets, daß das Regenerat jene Artcharaktere erhielt, die der Ausgangsstelle eigen gewesen waren.

Daß die Pfropfkomponenten auch bei homoplastischen Vereinigungen ihre unterscheidenden Merkmale beibehalten, ließ sich an verschiedenfarbigen Exemplaren von *Antedon* demonstrieren (Przibram<sup>3)</sup>): es genügt, die Scheiben von zwei verschiedenfarbigen Exemplaren abzuheben und rasch umzutauschen; die

<sup>1)</sup> Loeb, Leo. Über Transplantation von weißer Haut auf einen Defekt in schwarzer Haut und umgekehrt am Ohr des Meerschweinchens, A. f. Entwicklungsmech. VI. 1897/98. p. 1 bis 44. tb. I bis III. 2 Fig. — Über Regeneration des Epithels, ebenda p. 297 bis 364 tb. XV bis XXII. 9 Fig.

<sup>2)</sup> Vgl. Giard a. a. O.

<sup>3)</sup> Przibram, Exp. Stud. I. A. f. Entwmch. XI. 1901. p. 339.

Tiere schließen die Cirrhen sofort wieder über der neuen, andersfärbigen Scheibe und nach einer Woche ist die Verwachsung eine sichere: schneidet man nun Armspitzen ab, so werden dieselben regeneriert, und zwar übte die Farbe der Scheibe keinen Einfluß auf das Regenerat (obzwar die Scheibe die Verdauungsorgane enthält). Bekanntlich ist auch durch Bluttransfusion<sup>1)</sup> kein Einfluß auf die spezifischen Charaktere zu nehmen; selbst bei Eiern, welche Heape<sup>2)</sup> einem Angorakaninchen 32 bis 42 Stunden nach stattgehabter Befruchtung entnahm und einem Weibchen einer anderen Rasse, nämlich einem belgischen Kaninchen in die Eileiter implantierte, stellte sich beim Wurf kein Einfluß der neuen Nährmutter heraus, es wurden echte Angorakaninchen geboren. Die Einflußlosigkeit fremden Blutes darf nicht etwa so aufgefaßt werden, als ob das Blut verschiedener Tiere dieselbe chemische Beschaffenheit besäße: von Huppert<sup>3)</sup> wurde darauf hingewiesen, daß in der verschiedenen Kristallform der Hämoglobine verschiedener Tiere sich ein spezifischer Charakter kundgebe. Eingedrungenes, fremdes Blut geht vielmehr bei einander nicht sehr nahe stehenden Tieren zugrunde; bei sehr nahe verwandten Gattungen ist dies jedoch nicht der Fall, und Friedenthal<sup>4)</sup> konnte auf diese Art einen experimentellen Nachweis der Blutsverwandtschaft zwischen Mensch und Menschenaffen führen.

Weitere Beweise für die gradweise spezifische Verschiedenheit des Blutes bei verschiedenen Tierarten hat die moderne Immunitätslehre geliefert. Bekanntlich sind nicht alle Tiere gegenüber allen Infektionserregern empfänglich; da nun die Infektionserreger durch Produktion von Giften (Toxinen) einwirken,<sup>5)</sup> so werden wir die verschiedene Immunität der Tiere auf chemische Art-

1) Landois, Zur Lehre von der Bluttransfusion, Leipzig 1875. Transfusion bei Schmetterlingspuppen: Fischer, E., Neue exper. Untersuchungen. Berlin, Friedländer, 1896. p. 36 bis 37.

2) Heape, W., Preliminary note on the transpl. a. growth of the mammalian ova within a uterine foster-mother. Proc. Roy. Soc. 1890. vol. XLVIII. p. 457. — Further note etc. Proc. Roy. Soc. 1898. vol. LXVII. p. 178.

3) Huppert, Über die Erhaltung der Arteigenschaften. Vortrag geh. b. d. Installation des Rektors. Univ. Prag, 16. Nov. 1895.

4) Friedenthal, Exper. Nachw. d. Blutsverwandtschaft. Arch. f. Anat. Phys. 1899. p. 531; 1900. p. 494.

5) Dungern, E. v., die Antikörper, Resultate früherer Forschungen und neue Versuche. Jena, Fischer, 1903.

verschiedenheit zurückführen: sehr nahe verwandte Arten verhalten sich wieder demselben Gifte gegenüber ähnlich, weshalb Ehrlich<sup>1)</sup> vorschlug, dem Menschen näher stehende Arten zur Immunisierung zu verwenden.

In der Tat gelang es in neuester Zeit Roux und Metschnikoff<sup>2)</sup> Chimpansen mit Lues zu infizieren, einer Krankheit, die man bisher vergeblich vom Menschen auf andere Tiere zu übertragen versucht hatte. Man darf nun hoffen, daß es durch Tierversuche gelingen werde, ein Immuneserum gegen diese schreckliche Seuche herzustellen. Immunisierung geschieht durch Einverleibung nicht gefährlicher Dosen eines Giftes, worauf das Blut mit der Bildung von Gegengiften („Antitoxinen“) reagiert. Für die Spaltpilze (Bakterien), welche die häufigste Ursache der Intoxikationen sind, gilt (ebenso wie für die befallenen Tiere) die gradweise spezifische Verschiedenheit: „Das Typhusimmuneserum wirkt auch auf manche dem Typhusbazillus verwandte Stämme des Bacterium coli etwas stärker abtötend als Normalserum, aber niemals ebenso intensiv wie auf die zur Immunisierung verwandten Typhusbazillen selbst.“<sup>3)</sup> Ähnlich der raschen Abtötung von Bakterien im Blute vorher immunisierter Tiere, erfährt auch die abtötende Wirkung von Tierblut (Agglutination) einem fremden Blute gegenüber eine beträchtliche Steigerung, wenn das Tier mit dem fremden Blute „vorbehandelt“ gewesen ist.<sup>4)</sup> Auch hier ist gradweise spezifische Verschiedenheit bemerklich: wird ein Kaninchen mit Hühnerblut vorbehandelt, so wirkt dessen Blut dann nicht nur auf Hühnerblut, sondern auch auf Taubenblut stärker ein als normales (Dungern). Eine ähnliche Gruppe, wie Huhn und Taube, bilden Ziege, Schaf und Rind (Ehrlich.<sup>5)</sup> Die bisher angeführten Versuche hatten als Nachweis der Antitoxinbildung Veränderungen an den intakten Blutzellen benutzt. Eine spezifische Verschiedenheit in vorbehandelten Tieren auftretender Stoffe (jedoch nur bei Warmblütern — Dungern),<sup>6)</sup> je nach der

1) Ehrlich, Croon. Lect. Roy. Soc. London 1900.

2) „Roux u. Metschnikoff im Inst. Pasteur gelang es, die Chimpansin Edwiga mit Lues zu infizieren und es zeigten sich auch sekundäre Symptome“. (Ber. d. Morgenblätter 3, X, 1903)

3) Löffler u. Abel, Zentralbl. f. Bakt. 1895, Nr. 19. Zitiert aus Dungern p. 54, wo. weitere Fälle mit Lit.

4) Lit. b. Dungern, p. 26. — 5) p. 54. — 6) p. 79 und Alligator n. Metschnikoff

zur Vorbehandlung verwendeten Tierblutart, läßt sich auch am klaren Filtrate des von den Blutkörperchen befreiten Blutersums dadurch konstatieren, daß nunmehr zugesetztes Blut der zur Vorbehandlung verwendeten Art einen starken Niederschlag bildet („Präcipitat“; Tschistawitsch, Bordet u. v. a.)<sup>1)</sup>. Wird ein Kaninchen mit Menschenblut oder Menschenserum vorbehandelt, so erzeugt später zugesetztes menschliches Blut in dem klaren Serum des Kaninchens einen Niederschlag. Die Methode kann zur Erkennung von Menschenblut für gerichtliche Zwecke angewendet werden (Uhlenhuth, Wassermann und Schütze, Stern)<sup>1)</sup> und ist außerordentlich empfindlich. Doch ist dieselbe deshalb nicht vollständig zuverlässig, weil auch das nahestehende Affenblut<sup>2)</sup> (Pavian — Wassermann und Schütze; Kronen- und Javaaffe — Stern) einen Niederschlag in dem mit Menschenserum vorbehandelten Blute hervorruft. Dabei ist wieder ein gradueller Unterschied zwischen den entfernteren Neuwelts- und den näher stehenden Altweltsaffen zu konstatieren (Nuttall), bis bei den Anthropomorphen (Schimpanse, Gorilla, Orangutang — Grünbaum) eine weitgehende Gleichartigkeit der „Präzipitine“ nachzuweisen ist.

Die gradweise Verschiedenheit der Präzipitate benutzte Nuttall<sup>3)</sup> auch weiterhin zum Zwecke der Erforschung verwandtschaftlicher Beziehungen der Tiere, namentlich der Wirbeltiere; Dunge rn<sup>4)</sup> fand in analoger Weise, daß auch die Verwandtschaft der einzelnen Krebsarten bei der Präzipitierung in mit Meerospinnenblut vorbehandeltem Kaninchenserum bis zu einem gewissen Grade deutlich wurde, indem die Blutlösungen aller kurzschwänzigen Dekapoden durch Majapräzipitin viel stärker niedergeschlagen wurden, als die anderer Krebse, welche Maja squinado entsprechend ferner stehen. Innerhalb der Gattung Maja, zwischen Maja squinado und verrucosa konnte überhaupt kein Unterschied bemerkt werden.

Daß es sich bei den „Antikörpern“ verschiedener Tierarten wirklich um chemisch verschiedene Stoffe handelt, wurde von Pick<sup>5)</sup> für die Diphtherieantitoxine und Typhusbazillenagglutinine bei Ziegen und Pferden durch deren verschiedenes Verhalten.

<sup>1)</sup> p. 62. — <sup>2)</sup> p. 63.

<sup>3)</sup> Nuttall, Brit. Med. Journ. 1902. vol. 1. p. 825. (zit. n. Dunge rn p. 64).

<sup>4)</sup> D., p. 78.

<sup>5)</sup> D., p. 60.

höheren Temperaturen und Fällungsmitteln gegenüber, festgestellt.

Für größere Tiergruppen können wir den direkten Nachweis führen, daß homologe Gewebe chemisch verschieden sind<sup>1)</sup> und diese Verschiedenheit dem nach morphologischen Gesichtspunkten aufgestellten Verwandtschaftsgrade entspricht. Dies gilt vor allem für die Muskelsubstanz, die noch das besondere Interesse in Anspruch nehmen kann, der einfachsten kontraktilen Substanz, dem „Protoplasma“ im engeren Sinne am nächsten zu stehen. Bei Wirbeltieren hat v. Fürth<sup>2)</sup> vier Muskeleiweißkörper scharf charakterisiert: 1. Das Myosin, Koagulationspunkt 47 bis 50°, bei halber Sättigung mit Ammonsulfat fallend; 2. das Myogen, Koagulationspunkt 55 bis 65°, bei Ganzsättigung mit Ammonsulfat fallend, das allmählich in 3. lösliches Myogenfibrin mit 20° niedrigerem Koagulationspunkt übergeht, und 4. das Myoproteid, das erst bei Auskochung der Eiweißlösung und Zusatz von Essigsäure bei hoher Azidität ausfällt. Es hat sich nun durch eine vergleichende Untersuchung einer ganzen Reihe von Repräsentanten der verschiedenen Tierklassen (Przibram<sup>3)</sup>) herausgestellt, daß das Myosin allen Tiermuskeln zukommt, hingegen der Besitz von Myogen die Wirbeltiere vor den wirbellosen Tieren auszeichnet; das Myoproteid kommt den Anamniern (Fischen und Amphibien) unter den Wirbeltieren zu und fehlt den Amnioten (Reptilien, Vögeln und Säugetieren) und diese zwei Gruppen sind auch noch dadurch unterscheidbar, daß den Anamniern lösliches Myogenfibrin bereits im Leben (oder jedenfalls sofort bei der Untersuchung) zukommt, während dasselbe bei den Amnioten sich erst am zweiten oder dritten Tage aus dem Myogen bildet. Es ist also für die Verteilung der Muskeleiweißkörper nicht die Kalt- oder Warmblütigkeit, Fleisch- oder Pflanzennahrung, oder der Teil, von welchem der Muskel genommen wurde (selbst gestreifte und glatte Muskeln

<sup>1)</sup> Krukenberg, C. F. W., Vergleichend physiolog. Studien etc. I. und II. Reihe und vgl. physiolog. Vorträge 1886.

<sup>2)</sup> Fürth, O. v., Zur Gewebechemie des Muskels. Asher-Spiro, Erg. d. Phys. I. 1. 1902. p. 110 mit Lit.

<sup>3)</sup> Przibram, H., Versuch zur chem. Charakterisierung einiger Tierklassen des natürlichen Systems auf Grund ihres Muskelplasmas. Hofmeisters Beiträge z. chem. Physiol. 11. 1902. p. 143.



verhalten sich an derselben Tierart ähnlich), sondern der Formenkreis maßgebend, dem das Tier entstammt.

Daß sich auch in verschiedenen Geweben ein und desselben Tieres gemeinsame chemische Komponenten finden, die eben die Spezifität bestimmen, dafür läßt sich z. B. namhaft machen, daß ein statt mit Blut mit Eiereiweiß gewonnenes Präzipitin auch auf das Blutserum der Art, welcher das Eiereiweiß angehörte (wenn auch schwächer) reagiert.<sup>1)</sup> Beiläufig sei bemerkt, daß die z. B. mit Hühnereiweiß hergestellten Präzipitine nicht nur auf Hühnerklar, sondern auch auf dasjenige von Perlhühnern, Gänsen und Enten, schwächer auch auf das der Tauben einwirken und ein mit Gänseeiweiß erzieltes Immunserum auch im Entenklar einen starken und im Eiereiweiß von Huhn, Perlhuhn und Taube einen schwachen Niederschlag hervorrief (Uhlenhuth).<sup>2)</sup> Auf Menschenblut wirkendes Immunpräzipitin ließ sich auch durch eiweißhaltigen Harn, Pleuraexsudat u. a. m. erzielen.

Auf Spermatozoen von Echinodermen wirkende Immunkörper konnte Dungern<sup>3)</sup> nicht nur durch Vorbehandlung von Kaninchen mit Echinodermisperm, sondern auch mit Eiplasma erhalten.

Nicht nur verschiedene Arten, auch Individuen derselben Art lassen sich durch chemische Mittel unterscheiden; Ehrlich und Morgenroth<sup>4)</sup> injizierten Ziegen mit größeren Mengen von Blut anderer Ziegen und erhielten so Ziegenblut, das die Fähigkeit besaß, das Blut anderer Ziegen zu zersetzen („Isolysin“). Auf feine chemische Differenzen bei verschiedenen Menschen deuten z. B. die merkwürdigen Ausschläge, welche bei manchen bald nach dem Genuß von Erdbeeren, bald von Krebsen, bald von Spinat auftreten.

Es fragt sich nun, ob diese individuellen chemischen Verschiedenheiten den Tieren vom Ei an bereits zukommen oder ob äußere Faktoren dieselben erst hervorrufen. Herbst fand gelegentlich seiner Untersuchungen über die Rolle der im Seewasser vor-

<sup>1)</sup> Dungern, p. 65 m. Lit. vgl. auch: F. Hamburger, *Arteigenheit und Assimilation*. Leipzig u. Wien, Deuticke, 1903. (p. 17 ff.)

<sup>2)</sup> Uhlenhuth, *Deutsche med. Wochenschr.* 1901. Nr. 17. (zit. Dungern p. 64 bis 65.)

<sup>3)</sup> Dungern, p. 55.

<sup>4)</sup> Ehrlich u. Morgenroth, *Berl. klin. Wochenschr.* 1900. Nr. 21. (zit. Dungern, p. 26 bis 27.)

handenen Salze für die Entwicklung von Echinodermeneiern,<sup>1)</sup> daß nicht nur verschiedenen Klassen angehörige Eier (Seeigel — Seestern) und solche verschiedener Gattungen (Sphaerechinus — Echinus,) sondern auch Eier, die ein und demselben Seeigelweibchen<sup>2)</sup> entnommen wurden, sich einem bestimmten Stoffe gegenüber verschieden verhalten konnten.<sup>3)</sup>

Es können also jedenfalls unter Geschwistern von Anfang an individuelle chemische Verschiedenheiten bestehen und als Ursache derselben ist uns die zweierlei Zeugung sehr naheliegend. (In der Vermischung „Amphimixis“ der beiden Geschlechtsprodukte wollte Weismann<sup>4)</sup> einst sogar die einzige Quelle der Variabilität erblicken.) Ehe wir zur Besprechung der scheinbaren gegenseitigen Beeinflussung der durch das männliche und weibliche Geschlechtsprodukt mitgebrachten individuell-charakterisierten Stoffe, der „Vererbungsphysiologie“, übergehen, mögen hier einige Worte über die künstliche Beeinflussung des Geschlechtes eingeschaltet werden.

Das Problem wurde bis vor kurzem dahin formuliert, durch welche Mittel man ein Ei veranlassen könnte, männlich oder weiblich zu werden, indem der oftmalige normale Befund zuerst doppelt angelegter Leitungswege für die Geschlechtsorgane (z. B. bei den Wirbeltieren) oder die abnormalen Fälle der Zwitterbildung und das Hervortreten sekundärer Charaktere des anderen Geschlechtes nach Kastration (s. oben) auf eine ursprüngliche „Zwitterbildung“ hinzudeuten schienen. Als ausschlaggebende Faktoren für das Entstehen der ♂♂ wurden für manche Tiere Temperaturerniedrigung oder Nahrungsmangel, für die Biene aber das Ausbleiben der Befruchtung angesehen. Es war nämlich durch Dzierzon (1842), Siebold (1856) und

<sup>1)</sup> Herbst, C., Üb. d. zur Entwickl. d. Seeigellarven notwendigen anorg. Stoffe etc. III. T. Die Rolle d. notwend. anorg. Stoffe. A. f. Entwm. XVII. 1904. p. 305. — <sup>2)</sup> p. 324. — <sup>3)</sup> p. 333. — <sup>4)</sup> p. 499.

<sup>5)</sup> Vgl. auch Standfuß, Handb. d. paläarkt. Großschmetterl. Jena, Fischer, 1896. p. 201: Albinistisch gefärbte Larven von *Arctia caja* und *Lasio-campa pini* lieferten, trotzdem sie von klein auf mit einer Masse von Individuen gleicher Art aufgezogen wurden, allein albinistische Falter; die verschiedene Veranlagung war also vom Ei an vorhanden.

<sup>6)</sup> Weismann, A. Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. 1891. Jena, Fischer.

Leuckart (1858)<sup>1)</sup> nachgewiesen worden, daß die Bienenkönigin befruchtete und unbefruchtete Eier ablegt und daß letztere sich zu Drohnen entwickeln. Zu Drohnen entwickeln sich alle abgelegten Eier, wenn die junge Königin durch Abschneidung der Flügel zum Hochzeitsfluge und daher zur Paarung untauglich wird (Bessels) oder wenn die Königin durch Absterben des Spermas im Receptaculum „drohnenbrütig“ wird, was im Alter geschieht und von v. Berlepsch<sup>2)</sup> durch Eintragen der Königin in eine Eisgrube künstlich hervorgerufen werden konnte. So zwingend die willkürliche Determination des Geschlechtes seitens der Bienenkönigin zu sein scheint, so ist doch gegen die Deutung dieser Verhältnisse in neuester Zeit von Lenhossek,<sup>3)</sup> dem sich Morgan<sup>4)</sup> angeschlossen hat, ein schwerwiegender Einwand vorgebracht worden: es wäre möglich, daß von vorneherein zweierlei Eier, nämlich solche, aus denen Weibchen, und solche, aus denen Männchen hervorgehen müssen, vorhanden sind und bei Abwesenheit von Spermatozoen eben nur die, welche nicht einer Befruchtung bedürfen, das sind die der Drohnen, zur Reife und Ablage gelangen; normalerweise würde nicht die Königin durch Beifügen des Spermas das weibliche Geschlecht der Eier bestimmen, sondern eben nur bei den ohnehin als Weibchen determinierten die zur Entwicklung notwendige Befruchtung ausführen, während bei den Drohneneiern die überflüssigen (oder vielleicht schädlichen?) Spermatozoen von der Königin durch Verschließen des Receptaculum seminis zurückbehalten werden.<sup>4)</sup> Das Vorkommen verschiedener Eier für Männchen und Weibchen wurde z. B. von Korschelt für *Dinophilus apatris* (einem Wurm) beschrieben: die Eier, aus welchen Männchen schlüpfen, sind von Anfang an kleiner. Das Rädertier *Hydatina senta* hat sogar dreierlei Eier,

1) Lit. b. Lenhossek, M. v., Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Fischer, Jena, 1903. (p. 22.) — u. O. Schultze, Zur Frage der geschlechtsbildenden Ursachen. A. f. mikr. An. Bd. LXIII. 1903. (1. Heft), p. 197 bis 257.

2) Lenhossek p. 24.

3) Morgan, T. H., Recent Theories in Regard to the Determination of sex. the Popular Science Monthly. Dez. 1903. p. 97 bis 116. (p. 104.)

4) Die gelegentlich der Besprechung der Parthenogenese (6. Vorlesung) erwähnten Reifungsvorgänge bei den Drohneneiern unterstützen jedoch diese Hypothese nicht, da sie keine auf parthenogenetische Entwicklung abzielende Einrichtung erkennen lassen.

und zwar wird nur je eine Art von einem Weibchen abgelegt; es gelang Nußbaum nachzuweisen, daß die Ernährungsverhältnisse des Weibchens zwischen dem Ausschlüpfen desselben und der Ablage des ersten Eier für das Geschlecht aller von demselben produzierten Eier maßgebend ist: bei schlechter Ernährung während dieser Zeit werden nur kleinere Eier abgelegt, aus welchen stets ohne Befruchtung schlüpfen; bei günstiger Ernährung werden hingegen größere Eier abgelegt, die entweder nach Befruchtung (Wintereier) oder ohne Befruchtung wieder Weibchen erzeugen.

Der Ernährungszustand des Weibchens bestimmt also hier, ob männliche oder weibliche Eier produziert werden, aber eine spätere Beeinflussung des Geschlechtes gelingt nicht. Ähnliche Verhältnisse treffen wir bei den Arthropoden, die auch die Erscheinung der Heterogonie, des Abwechselns parthenogenetischer Generationen mit sexuellen (im Herbst) aufweisen (Aphiden — Kyber: Daphniden — Leydig<sup>1)</sup> etc.). Auch hier werden jedoch nicht die bereits angelegten Eier zu Männchen durch die mit abnehmender Temperatur ungünstiger werdenden Ernährungsbedingungen determiniert, sondern diese bewirken, daß in den Weibchen an Stelle der Eier für parthenogenetische „Ammen“, solche für sexuelle Individuen, und zwar sowohl Männchen, als auch Weibchen angelegt werden (welch letztere dann die befruchtungsfähigen Wintereier anlegen<sup>2)</sup>). Alle Versuche, das Geschlecht bereits angelegter Eier bei niederen oder höheren Tieren, bis einschließlich dem Menschen hinauf zu beeinflussen, sind vollständig mißglückt.<sup>3)</sup>

Die maßgebenden Faktoren für die Ausbildung verschiedener Geschlechter bleiben ganz unklar; das bei vielen Tieren nachgewiesene konstante Zahlenverhältnis zwischen Männchen und Weibchen (bei vielen ist dieses „Geschlechtsverhältnis“ nicht weit

<sup>1)</sup> Lit. b. Lenhossek, p. 68 bis 69.

<sup>2)</sup> Morgan, p. 103. Nach Lenhosseks Darstellung (p. 69) würden jedoch bei den Daphniden nur Männchen entstehen, die die bereits vorhandenen (früher also parthenogen.) Weibchen zur Ablage hartschaliger Wintereier veranlassen würden. Die Beobachtungen stammen von A. Weismann, Aufsätze über Vererbung u. verwandte biolog. Fragen. Jena 1892. p. 291.

<sup>3)</sup> Vgl. Lenhossek, auch Cohn, L., Die willkürliche Bestimmung des Geschlechtes. Würzburg, Stuber, 1898.

von 1 : 1<sup>1)</sup> unter verschiedenen Existenzbedingungen (z. B. auch beim Menschen) spricht für eine bereits vorbestimmte Anlage einer Anzahl „weiblicher“ und „männlicher“ Eier mit einer die spezifische Verschiedenheit durchkreuzenden stofflichen Anlageverschiedenheit. Die von Zeit zu Zeit gemachten Angaben, daß die Eier verschiedenen Geschlechtes bei Wirbeltieren auf die beiderseitigen Eierstöcke verteilt seien, sind von (Gönnert<sup>2)</sup> definitiv widerlegt worden, indem von ihm einseitig kastrierte Kaninchen dennoch Junge beiderlei Geschlechtes warfen.

---

<sup>1)</sup> Meist 100 ♀♀ : 106 ♂♂. Vgl. Standfuß, Handb. paläarkt. Schmetterl. Jena 1896. p. 189 ff.

<sup>2)</sup> Lit. b. Lenhossek.

---

## 12. Die Vererbung.

Unter „Vererbung“ ist die Übertragung der spezifischen und individuellen Charaktere von einer Generation zur anderen, auf dem Wege der Keimzellen, zu verstehen. Unter gleichbleibenden äußeren Faktoren wird eine unveränderte Vererbung aller Charaktere am getreuesten bei fortgesetzter parthenogenetischer Fortpflanzung erwartet werden dürfen, doch ist nach Weismann bei Cypris<sup>1)</sup>, nach Warren bei Daphniden und Aphiden<sup>2)</sup> auch hier Variabilität vorhanden; ungleichmäßiger fallen die Produkte der Fortpflanzung bei zweierleiher Zeugung aus, und zwar in verschiedenem Maße, je nachdem die vereinigten Keimprodukte in engerer oder weiterer Verwandtschaft zueinander stehen.

Stammen Ei und Sperma von demselben Individuum, sind also gewissermaßen beide Eltern in einer Person vereinigt, so spricht man von Selbstbefruchtung. Dieselbe kommt normalerweise im Tierreiche nicht vor, obzwar es bekanntlich an normalen hermaphroditischen Arten nicht fehlt: bei den Tunikaten lassen sich jedoch Eier mit Samen, die demselben Tiere entstammen, mit gutem Erfolge befruchten (*Phallusia mammillata*, *Cynthia* — Driesch;<sup>3)</sup> *Molgula* — Morgan<sup>4)</sup>) und von einer Art dieser Tiergruppe, *Ciona intestinalis*, bei der nach Selbstbefruchtung bloß

<sup>1)</sup> Weismann, A., Das Keimplasma. p. 451 ff.

<sup>2)</sup> Warren, E. An Observation on Inheritance in Parthenogenesis. *Proc. Roy. Soc. LXX.* 1899. p. 154 bis 158. — Variation and Inheritance in the parthenogen. generations of the Aphis etc. *Biometrika*, vol. I. Jan. 1902. p. 129 bis 154.

<sup>3)</sup> Driesch, H., Neuere Beiträge zur exakten Morphol. in engl. Sprache III. *A. f. Entwmech.* V. 1897. p. 146.

<sup>4)</sup> Morgan, T. H., Recent Theories in Regard to the Determination of sex, the *Popular Science Monthly*. Dez. 1903. p. 112.

eine geringe Anzahl Eier sich weiter zu entwickeln pflegen (10% nach Castle)<sup>1)</sup>, konnte Morgan durch Stimulierung der Spermatozoen mit Äther alle Eier weiterbringen.

Im Gegensatz zur Selbstbefruchtung (besser: Selbstbesamung) steht die Kreuzung, d. i. die Vermischung der Keimprodukte zweier verschiedener Personen (Eltern). Stammen die Keimprodukte von zwei Eltern, die jedoch Geschwister (oder sonstige nahe Blutsverwandte) sind, so wird dies Inzucht genannt; unter Erhaltung der Gleichförmigkeit der Rasse führt dieselbe jedoch endlich zu Degenerationerscheinungen<sup>2)</sup> (Abnahme der Fruchtbarkeit, erbliche Krankheiten, Albinismus usf.). Ebenso wie der Inzucht sind der Bastardierung oder Hybridisation,<sup>3)</sup> d. i. der Vermischung von Angehörigen verschiedener Arten (oder weit auseinander stehender Rassen) gewisse Grenzen gezogen, die durch künstliche Mittel stark erweitert werden können:

a) Die verschiedene Reifezeit von zwei Froscharten konnte Pflüger<sup>4)</sup> dadurch ausgleichen, daß er die am gleichen Ort später laichende Art aus dem Süden, die früher laichende aus dem Norden bezog und dann etwa noch vorhandene Verschiedenheit der Brunstzeit durch Dunkelheit und mäßige Temperaturerniedrigung ausglich.

b) Die Abneigung zweier Arten gegen die Kreuzung kann durch Täuschung zur Zeit der Brunst<sup>5)</sup> überwunden werden; um die Abneigung der Stute gegen den Esel zu überkommen, führen die Maultierzüchter derselben zuerst einen Pferdehengst vor und verbinden ihr dann die Augen, worauf die Beschalung durch den Esel angenommen wird. Ein zweites Mittel ist es, die Tiere

<sup>1)</sup> Castle, W. E., The early embryology of *Ciona intestinalis* H. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. vol. XXVII. p. 201.

<sup>2)</sup> Vgl. z. B. G. v. Guaita, Vers. m. Kreuzungen v. versch. Rassen d. Hausmaus. Ber. Nf. Gs. Freiburg 1898. p. 317 bis 332; zweite Mitt. eb. XI. 1900. p. 131 bis 138.

<sup>3)</sup> A. Ackermann, Tierbastarde, Zusammenstellung d. bisher. Beob. (m. Lit.), Abh. u. Bericht XLII d. Vereins f. Naturk. Kassel. 1896 bis 1897. I. p. 103 bis 121 (Wirbellose). Abh. u. Bericht XLIII d. Vereins f. Naturk. Kassel 1897 bis 1898. II. p. 1 bis 79. (Wirbeltiere.)

<sup>4)</sup> Pflüger, Pfl. Arch. XXIX. 1882.

<sup>5)</sup> Vgl. über die in Natur vorkommenden Irrtümer brünstiger Schmetterlinge. Standfuß, M., Handbuch d. paläarkt. Großschmetterlinge. 2. Aufl. Jena 1896. p. 107 bis 109.

von Jugend auf aneinander zu gewöhnen; so verschwindet die Abneigung, wenn ein Esel einer Stute als Pflegekind zum Säugen gegeben wird.

c) Die mechanische, durch verschiedene Größe, Form der Genitalien u. ä. bedingte Unmöglichkeit der Begattung bei Tierarten mit innerer Befruchtung (Besamung) kann durch künstliche Einführung des dem ♂ entnommenen Spermas in die Geschlechtswege des ♀ umgangen werden; Millais<sup>1)</sup> erhielt Bastarde von Basset und Bluthund durch solche Einspritzung; diese Hundrassen können infolge ihres bedeutenden Größenunterschiedes sich nicht begatten.<sup>2)</sup>

d) Die Unfähigkeit von Spermatozoen im Ei einer weit abstehenden Tierart, die Entwicklung auszulösen, kann nach Loeb<sup>3)</sup> für die Besamung eines Seeigels (*Strongylocentrotus purpuratus*) durch einen Seestern (*Asterias ochracea*) mittels Veränderung der Salze des Meerwassers aufgehoben werden; in diesen Lösungen sind die Seeigeleier durch Sperma der eigenen Art nicht zu befruchten.

e) Das bedeutendste Hindernis für die Fortzucht von Bastarden ist deren Unfruchtbarkeit untereinander (wovon jedoch vielleicht die „Leporiden“, Hase  $\times$  Kaninchen eine Ausnahme machen);<sup>4)</sup> mit den Stammarten begatten sie sich jedoch manchmal fruchtbar (Yakbastard  $\times$  Shorthornrind ♂, Gayalbastard ♀  $\times$  Hausrind ♂ — J. Kühn;<sup>5)</sup> Bisonbastard — Hausrind — Rafinesque;<sup>4)</sup> Maultier — Pferd ♂ — Noll;<sup>4)</sup> Saturniaarten — Standfuß).<sup>5)</sup>

Aus der Kreuzung können sehr verschiedenartige Produkte hervorgehen. Bekanntlich gleichen die Kinder nicht immer den

<sup>1)</sup> Heape, W. The artificial insemination of Mammals and subsequent possible Fertilization of their Ova. Proc. Roy. Soc. London LXI. 1897. p. 52 bis 63. (Lit., auch Homo p. 62 bis 63.) p. 58.

<sup>2)</sup> Neuerdings erhielt E. J. Iwanoff (üb. d. künstl. Befruchtung von Säugetieren. Vorl. Mitt. Biol. Zentralbl. XXIII. 1903. p. 640 bis 646) einen Bastard aus weißer Maus ♀ mit weißer Ratte ♂.

<sup>3)</sup> Loeb, J. On a method by which the eggs of a sea-urchin can be fertilized with the sperm of a Starfish. University of California Publications. vol. 1. Nr. 1. pp. 1 bis 3. Apr. 27, 1903.

<sup>4)</sup> Ackermann, a. a. O. II. Kohlwey, II., Arten- u. Rassenbildung. Leipzig, Engelmann, 1897. p. 54 sagt: „die Leporiden sind wohl nur eine Kaninchenrasse“.

<sup>5)</sup> Standfuß. a. a. O. p. 112.



Eltern, sondern auch -- wenn auch seltener oder in geringerem Grade -- den Großeltern usf. Als die einfachste Wahrscheinlichkeitsformel für die Ähnlichkeit der Nachkommen mit den Aszendenten hat Galton<sup>1)</sup> folgendes Vererbungsgesetz aufgestellt: Die Hälfte der Kinder erbt nach den Eltern (je  $\frac{1}{4}$  nach jedem Elter), ein weiteres Viertel nach den Großeltern (je  $\frac{1}{16}$  jedem Großelter), ein weiteres Achtel nach den Urgroßeltern (je  $\frac{1}{64}$  jedem Urgroßelter) usf., so daß die Summe aller dieser Erbmassen sich immer mehr 1 nähert:  $\frac{1}{2} + \frac{1}{4} + \frac{1}{8} + \dots$  und endlich die ganze Erbmasse (1) ausmacht. Schreiben wir diese Formel<sup>2)</sup> als Reihe  $\frac{1}{2^1} + \frac{1}{2^2} + \frac{1}{2^3} + \dots + \frac{1}{2^n} = 1$ , so sehen wir, daß die Wahrscheinlichkeit für das Wiederauftreten von Charakteren der n-ten Aszendentengeneration und auch eines Deszendenten der n-ten Generation sich berechnen ließe.

Nun sind aber für die Verteilung der Erbmasse auf die Deszendenten dreierlei Hauptmodi möglich:

Erstens kann jeder einzelne Deszendent in allen seinen Teilen eine gleichförmige Mischung der Aszendenten darstellen: diese „Blendlinge“ s. str. („blendid inheritance“)<sup>3)</sup> gleichen nach dem Galtonschen Satz in gleicher Weise den beiden Eltern, halb so stark jedem Großelter usf. Besondere Anhaltspunkte für die Unterscheidung des Einflusses der ersten oder einer anderen Aszendentengeneration sind jedoch nicht gegeben. Ein „Blendling“ aus einer blauäugig-blondhaarigen und einer braunäugig-schwarz-

<sup>1)</sup> Galton, F., *Natural Inheritance*, Macmillan 1889. (Lit. p. 219) und *The Average Contribution of each several Ancestor to the total Heritage of the Offspring*. Proc. Roy. Soc. LXI. 1897. p. 401 bis 413.

<sup>2)</sup> Pierson, K. (*Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the law of ancestral Heredity*. Proc. Roy. Soc. LXII. 1898. p. 386 bis 412), betrachtet die Galtonsche Formel als eine erste Annäherung an die Wahrheit und gibt derselben durch Einführung eines noch zu bestimmenden Faktors („Taxe“) eine allgemeinere Form um eine Giltigkeit auch für den Fall zu sichern, daß nicht gerade die Hälfte nach den Eltern ginge, sondern ein anderer Bruchteil. — *The law of ancestral Heredity*. Biometrika. II. p. 211 ff.

<sup>3)</sup> Vgl. auch A. Thomson, *Facts of Inheritance*. Discourse Royal Inst. u. a. a. O. 30. März 1900. Abridged: Nature, vol. 62. Nr. 1605. 2. Aug. 1900. p. 331 bis 334. (p. 333.)

<sup>4)</sup> Davenport, C. B., *Mendels Law of Dichotomy in Hybrids*. Biol. Bull. vol. II. Nr. 6. 1901. p. 307 bis 310.

haarigen Rasse wäre braunhaarig mit grauen oder grünlichen Augen („Regression“).<sup>1)</sup>2)

Zweitens kann jeder einzelne Deszendent in seinen verschiedenen Teilen ausschließlich Charaktere je eines Vorfahren aufweisen: diese „Schecken“ („particulate inheritance“, „mixed“) würden z. B. aus der Vermischung der blauäugig-blondhaarigen mit der braunäugig-schwarzhaarigen Rasse entweder blauäugig-schwarzhaarig oder braunäugig-blond ausfallen, oder es könnte sogar ein Auge blau, eines braun sein usf. Galtons Gesetz würde in diesem Falle angeben, der wievielte Teil des Körpers (respektive auch der geistigen Eigenschaften) einem jeden Ahnen ähnlich sieht.

Drittens kann jeder einzelne Deszendent nur einem Vorfahren ähnlich sehen: diese „ausschließliche“ (exklusive, alternative) Vererbung kommt bei unserer Mischung des blonden mit dem schwarzen Typus darin zum Ausdruck, daß ein Teil der Kinder blond-blauäugig, ein Teil schwarz-braunäugig [ganz „der Vater“ oder ganz „die Mutter“ etc.] wird, und das Galtonsehe Gesetz gibt in diesem Falle an, in welcher Anzahl die vom Vater oder der Mutter, oder einem früheren Vorfahren ähnlichen Individuen wahrscheinlich vorhanden sein werden „Reversion“.<sup>1)</sup>

In diesem dritten Falle ist die experimentelle Nachprüfung der Giltigkeit der Galtonsehen Formel verhältnismäßig am einfachsten. Galton selbst benutzte die genau registrierten Zuchten von Everett Millais,<sup>2)</sup> die sich auf verschiedenen durcheinander gekreuzte Bassethunde beziehen. Dieselben sind entweder in bestimmter Ausdehnung weiß und gelb, oder weiß, gelb und schwarz.

1) Vgl. Pierson, K., Mathem. Contrib. to the theory of Evolution. On the law of „reversion“. Proc. Roy. Soc. LXVI, 1900, p. 140 bis 164. — Regression, heredity etc. Phil. Trans. vol. 187, ser. A, p. 253 bis 318.

2) V. Haecker (Zool. Jahrb., Suppl. VII, 1904, s. u.) teilt (p. 178) folgenden Fall mit: „Seit längerer Zeit wurden von Herrn Nill Bastarde zwischen *Ursus arctos*-♀ und *Ursus maritimus*-♂ gezüchtet. Die ausgewachsenen Bastardweibchen stellen in verschiedener Hinsicht eine wirkliche Zwischenform zwischen braunem Bär und Eisbär dar; wurden diese Bastardweibchen mit dem Eisbären, also mit dem eigenen Vater gekreuzt, so wurden Nachkommen erzeugt, welche, im ganzen betrachtet, die Merkmale des braunen Bären und Eisbären im Verhältnis von 1:3 aufweisen.“

3) Millais, Sir Everett, „The Basset Hounds Club Rules and Stud. Book 1874 bis 1896.“

Übergänge kommen nicht vor. Galton berechnete die Summe der Anteile, die auf schwarz-weiß-gelbe Vorfahren kommen sollte, auf 180; tatsächlich wurden in der letzten Generation 181 schwarz-weiß-gelbe Hunde geboren!<sup>1)</sup>

In zahlreichen Fällen ist jedoch beobachtet worden, daß bei Kreuzung zweier durch scharfe Merkmale unterschiedener Organismen der eine Elter weitaus überwiegt, daß (alle oder wenigstens) die Mehrzahl der Deszendenten bloß die Merkmale desselben in Erscheinung treten lassen.

Dieser besondere Vererbungsmodus, der als „Präpotenz“ bezeichnet wird, bildet nur eine scheinbare Ausnahme des Galton'schen Gesetzes. Auf botanischem Gebiete hat Mendel bereits 1865<sup>2)</sup> durch Experimente Regeln für solche Fälle aufgestellt.

1. Werden zwei stark verschiedene Rassen miteinander gekreuzt, so pflegt die erste Generation der Deszendenten gleichförmig zu sein und zwischen den beiden Rassen, jedoch der einen sogenannten dominanten meist viel näher, zu stehen.

2. Werden die Deszendenten der ersten Generation selbstbefruchtet oder untereinander gepaart, so treten nunmehr zwei verschiedenartige Deszendenten auf, die je einem Großelter gleichen und im Verhältnis von 3 : 1 vorhanden sind. Die Charaktere des Großelters, welche dreimal so oft erschienen sind, als die des anderen, werden als „Dominanten“ bezeichnet, die anderen als „Rezessive“.

3. Die „Rezessiven“ züchten nunmehr rein weiter; die „Dominanten“ hingegen ziehen nur zu einem Drittel rein fort, während zwei Dritteile (bei Selbstbefruchtung oder bei Kreuzung mit bei Selbstbefruchtung nicht rein fortzüchtenden Dominanten) wieder

<sup>1)</sup> Galton, F., The Average Contribution etc. Proc. Roy. Soc. LXI. 1897. p. 401 bis 413. — Vgl. auch Pierson, K., Mathem. Contrib. Proc. Roy. Soc. LXVI. 1900. p. 141 bis 164.

<sup>2)</sup> Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden. Verh. d. Naturforschervereines in Brünn. IV. p. 1. 1865. — Bezgl. (d. botan. u. d. viel geringeren) zool. Lit. vgl. Bateson, W. u. E. R. Saunders, Reports of the Evolution Committee. Roy. Soc. Lond. 1902. — W. F. R. Weldon, Mendels Laws of Alternative Inheritance in Peas, Biometrika, I. 1902 Jan. p. 228 bis 254 (tbs). — On the ambiguity of Mendels Categories, das. II. p. 44 bis 55. — Batesons Revisions of the Mendels Theory of Heredity. Biometrika. II. p. 286 bis 298. — Woods, F. A., Mendels Laws a. some records in rabbit Breeding; Biometrika. II. p. 299 bis 306. 1903.

im Verhältnis von 3:1 „dominante“ und „rezessive“ Nachkommen erzeugen, von denen wieder die „rezessiven“ rein fortzüchten usf.

Mendel gab bereits seinen Versuchen folgende Deutung: Bei der anfänglichen Kreuzung des präpotenten, „dominanten“ Ahnen (DD mit dem rezessiven (RR) wird jedem Nachkommen die Hälfte des Keimplasmas<sup>1)</sup> von einem und die Hälfte vom anderen zukommen (DR; im somatischen Plasma<sup>1)</sup> der ersten Deszendentengeneration addieren sich die Eigenschaften beider Eltern; im Keimplasma bleiben dieselben jedoch getrennt: für die neue Kreuzung (oder bei Selbstbefruchtung) sind daher folgende Kombinationen des Keimplasmas möglich: DD, DR, RD und RR. In dem somatischen Plasma der zweiten Generation tritt überall dort, wo der dominante Charakter überhaupt vertreten ist, derselbe allein in Erscheinung, während bloß in der Kombination RR der rezessive auftritt; daher das Verhältnis der Dominanten zu den Rezessiven wie 3:1, daher ferner das reine Fortziehen der einmal in Erscheinung getretenen „Rezessiven“, da dieselben überhaupt keine „Dominanten“ mehr enthalten; daher auch das verschiedene Verhalten der Dominanten: die reine Fortzucht des einen Drittels DD und die abermalige Aufsplitterung der übrig bleibenden (praktisch gleichen) Kombinationen DR und RD, welche den nämlichen Ausgangspunkt für eine dritte Generation, wie die erste Generation es für die zweite war, ergeben.

Als Beispiele für eine Mendelsche Vererbung seien die von Bateson ausgeführten Experimente mit Hühnern angeführt. Bei der ersten Kreuzung dunkler und heller Rassen war die erste Generation in der Farbe mittenstehend (z. B. „Brown Leghorn“ & „Indian game“<sup>2)</sup>) also „Blendlinge“<sup>3)</sup> oder abwechselnd aus hellen und dunklen Partien zusammengesetzt (z. B. „White Leghorn“ & „Indian game“<sup>2)</sup>) also „Schecken“<sup>3)</sup>) oder alle weiß („Dominanz“). Bei der zweiten Generation traten wieder getrennt helle und dunkle Hühner auf, und zwar 549 helle (dominante), 176 dunkle (rezessive), d. i. im Verhältnis 3(1): 1. In manchen Fällen treten bei der ersten Kreuzung Formen auf, die die gemeinsame Stamm-

<sup>1)</sup> (Jäger, G., Über Vererbung. Kosmos I. 1877.) — Weismann, A., Das Keimplasma. Jena, Fischer, 1892.

<sup>2)</sup> Bateson, a. a. O. p. 97.

<sup>3)</sup> p. 95.

form (Atavismus) der verwendeten Rassen darzustellen scheinen: so ergibt die Kreuzung von weißen mit gefleckten japanischen Tanzmäusen die wilde graue Hausmaus;<sup>1)</sup> die Maultiere besitzen oft eine an die Zebra gemahnende Streifung an den Beinen. Bei der Kreuzung Pferd  $\times$  Esel sehen wir eine weitere Komplikation der Vererbungsregel auftreten, indem die reziproken Kreuzungen Pferd  $\text{♀} \times$  Esel  $\text{♂}$  und Esel  $\text{♀} \times$  Pferd  $\text{♂}$  einander nicht gleichen, sondern in beiden Fällen, sowohl „Maultier“ als „Maulesel“ der Statur nach der Mutter folgen (während sie z. B. in der Stimme dem Vater gleichen).<sup>2)</sup> Driesch wies nach, daß bei Seeigelkreuzungen die Furchungsgeschwindigkeit, Färbung und Mesenchymzellenzahl nur von der Mutter bestimmt wird, offenbar weil direkt von dem plasmatischen Bau des Eies abhängig,<sup>3)</sup> (später treten Charaktere beider Eltern auf).

Wenn mit dem Eiplasma die künftige Größe gegeben ist, so ließe sich darauf der „Pferd  $\times$  Esel“-fall zurückführen.

Das bereits vorhandene, aus den Eltern stammende Plasma dürfte auch für das verschiedene Verhalten der ersten Kreuzungsprodukte verantwortlich sein: die „Dominanz“ kommt erst in der zweiten Generation voll zum Ausdruck, wo sie nicht mit bereits angelegtem Plasma zu kämpfen hat. Die „Atavismen“ der ersten Generation erklären sich aus einer zu 0 summierenden Mischung von Charakteren von einem bestimmten Stadium an, wenn die Stammarten in entgegengesetzter Richtung von dem gemeinsamen Verfahren sich differenziert hatten.<sup>4)</sup>

Wir haben angenommen, daß für die Verteilung der Keimmassen ein Wahrscheinlichkeitsgesetz maßgebend sei, das aus der

<sup>1)</sup> Haacke, W., Über Wesen, Ursachen u. Vererbung von Albinismus u. Scheckung etc. Biol. Zentralbl. XIV. 1895. p. 48 bis 78. — Guaita, G. v., Versuche über Kreuzungen von versch. Rassen d. Hausmaus. Ber. Natf. Ges. Freiburg. X. 1898. p. 317 bis 332; 2. Mitt. XI. 1900. p. 131 bis 138. — Davenport, C. B., Review of von Guaitas Experiments. Biol. Bull. II. 1900. p. 121 bis 128. — Pedigree mouse breeding. Science. N. S. vol. XII. Nr. 297. p. 371 bis 373. 1900. — Bateson, p. 145. — Vgl. auch: Darbishire, A. D., Note on the Results of Crossing Japanese Waltzing Mice with European albino races, Biometrika. II. p. 101, 165 u. 282. (Mendels Regel nicht in allen Fällen gilt.)

<sup>2)</sup> Ackermann, Tierbastarde. II. p. 39.

<sup>3)</sup> Driesch, H., Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. A. f. Entwm. VII. 1898. p. 65.

<sup>4)</sup> Vgl. auch H. Kohlwey, Arten- u. Rassenbildung. Leipzig, Engelmann, 1897. p. 63 u. Anm. 2)

Aufspaltung des Keimplasmas nach den Anteilen seiner Ahnen abgeleitet wird. Daß bei der zweielterlichen Fortpflanzung aus jedem Keimprodukte vor der Vereinigung mit dem Produkte des anderen Geschlechtes eine Halbierung erfolgt, ist auf histologischem Wege nachweisbar: Weismann<sup>1)</sup> charakterisiert die Amphimixis als einen Vorgang, durch welchen die halbe Zahl der Kernstäbchen (Chromosomen) einer Keimzelle entfernt und durch die gleiche Zahl von Kernstäbchen einer anderen Keimzelle ersetzt wird. Daß gerade der Kern für die Vererbung maßgebend sei, wollte Boveri<sup>2)</sup> dadurch direkt nachweisen, daß er enukleirte Eier von Seeigeln mit Sperma einer anderen Art befruchtete und nun Seeigel ohne mütterliche Charaktere erhielt. Leider stellte sich durch Untersuchungen von Seeliger, Morgan u. a.<sup>3)</sup> heraus, daß auch rein väterlich aussehende Produkte bei Belassung des Eikernes vorkommen; (wie es nach Vernon scheint, wenn die als Vater verwendete Spezies auf der Höhe der Reife steht). Ist demnach auch Boveris' Experiment kein zwingender Grund für die Annahme des Kernes als Vererbungsmasse, so sprechen hierfür sehr beredt die Gleichwertigkeit dieser Gebilde bei den Keimprodukten des ♂ und ♀ (es sei auch an die Merogonieversuche erinnert!), welche die Möglichkeit gleicher Einflußstärke des ♂ und ♀ gegenüber der sehr verschiedenen Plasmamasse des Eies und Spermas uns erklärlich erscheinen läßt.

In schönster Übereinstimmung mit den vorgetragenen Züchtungsexperimenten und Theorien stehen die neuesten Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns (Boveri).<sup>4)</sup> Bekanntlich enthält jeder Zellkern eine für jede Tierart konstante Zahl von Chromosomen. Die kleinste Zahl (2) ist von Boveri bei einem Spulwurm *Ascaris megaloccephala* (var. *univalens*), beobachtet worden. Betrachten wir zunächst diesen einfachsten Fall: während der Furchung führen die Teilungen des Kernes Längsspaltung der Chromosomen mit sich,

<sup>1)</sup> Weismann, Keimplasma. p. 33.

<sup>2)</sup> Boveri, Th., ein geschlechtl. erzeugter Organismus ohne mütterl. Eigensch. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. V. 1889. — Über d. Einfluß d. Samenzelle etc. A. f. Entwm. XVI. 1903. p. 339 bis 364.

<sup>3)</sup> Vgl. außer Boveri 1903: H. Steinbrück, Üb. d. Bastardbildung b. *Strongyloc. lividus*, A. f. Entwm. XIV. 1902. p. 1 bis 48 m. Lit.

<sup>4)</sup> Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromat. Substanz des Zellkerns. Jena, Fischer, 1904. 130 pp. 75 Abb. m. Lit. p. 125 bis 130.

so daß jede neue Teilzelle mit zwei Chromosomen halber Größe bedacht wird, die wieder auf die alte Kerngröße heranwachsen. Dabei ist das Verschwinden der Chromosomen während des Ruhestadiums bloß ein scheinbares,<sup>1)</sup> vor der nächsten Teilung treten sie genau in derselben Weise wieder auf, wie früher. In unserem Falle tritt jedoch bereits vor der zweiten Kernteilung für die zweite Furchung ein Unterschied in den beiden Blastomeren auf: die Chromosomen der einen Blastomere erleiden eine sogenannte Diminution, indem nur ihre mittlere Partie in die Teilungsfigur (zunächst Äquatorialplatte) eingeht, während ihre Enden an der Teilung nicht teilnehmen und allmählich verschwinden. Aus dieser Blastomere gehen nun die somatischen Zellen, aus der mit undiminuiertem Kerne die Keimzellen hervor. Bei der Reifung der Keimzellen tritt (nach Ausstoßung des ersten Richtungskörperchen, besser „Poleocyte“) eine Teilung des Kernes ein, die jedoch nicht zu einer Längsteilung der Chromosomen, sondern zur Ausstoßung des einen Chromosoms in die zweiten Richtungskörperchen führt. Einen ähnlichen Reduktionsprozeß hat das Spermatozoon durchgemacht, so daß bei der Vereinigung der Geschlechtskerne wieder die ursprüngliche Chromosomenzahl zwei hergestellt ist und der Zyklus von neuem beginnen kann. Bei einer Bastardierung zweier Tierformen mit bloß zwei Chromosomen wäre in den Körper- und Keimzellen der ersten Deszendentengeneration je ein Chromosom des einen (d), eines des anderen Elters (r) vorhanden; bei der Reduktionsteilung der reifenden Keimzellen bleibt jedoch nur je eines im Ei- und der Samenzelle zurück und es ergeben sich bei der Kreuzung der Tiere erster Generation untereinander die vier gleich wahrscheinlichen Möglichkeitskombinationen: dd, dr, rd und rr, was dem Mendelschen Gesetz entspricht,<sup>2)</sup> wenn einer der Eltern dominiert, da dann (wenn d das Chromosom des präpotenten Elters bezeichnet)

1) V. Häcker, Bastardierung u. Geschlechtszellenbildung, Zool. Jahrbücher, Suppl. VII. (Weismann-Festschrift) 1904. p. 161 bis 252 m. Abs. u. Lit. (mir erst während der Drucklegung bekannt geworden). führt das Verschwinden auf Aufquellung der Kernteile zurück und hält nicht die chromatische Substanz, sondern das achromatische Plasma für das die Kontinuität herstellende Prinzip.

2) Sutton, W. S., The Chromosomes in Heredity. Biol. Bull. vol. IV. 1903. p. 231 bis 248.

im Soma in den drei ersten Fällen die Dominanz zum Ausdruck kommt und nur im letzten die Rezessive usf.

Das Separiertbleiben des väterlichen und mütterlichen Chromatins ist an manchen anderen Objekten mit mehr als zwei Chromosomen direkt nachgewiesen (Copepoden — Rückert, Häcker; Crepidula — Conklin.)<sup>1)</sup>

Bei polychromosomen Formen, z. B. von Sutton an den Zellen des Geschlechtsapparates von Insekten, ist eine Verschiedenartigkeit der Chromosomen in der Art beobachtet worden, daß in jeder reduzierten Keimzelle fünf große und sechs kleine Chromosomen vorhanden sind, die also in den vereinigten Geschlechtszellen und somatischen Zellen eine doppelte Reihe von elf homologen Gliedern bilden, wobei je zwei Chromosome gleicher Größe sich einander gegenüber gruppieren.

Vereinfachen wir auf eine Form mit vier Chromosomen und es seien die zwei Chromosomen in der reduzierten Spermazelle des Vaters z. B. mit A, B bezeichnet, die homologen der reduzierten Eizelle der Mutter mit a, b, so sind in den unreduzierten Zellen der ersten Kreuzungsgeneration A, B, a und b vorhanden, wobei die homologen A und a, B und b sich einander gegenüber gruppieren.<sup>2)</sup> Bei der Reduktionsteilung wird eine Reihe ausgeschieden, also entweder AB oder ab, so daß die Reihe aus den anderen homologen Gliedern zurückbleibt: ab oder AB. Es ergeben sich wieder die vier Kombinationen für die Vereinigung zu den Keimen der zweiten Deszendenzgeneration:  $\begin{matrix} A - B \\ A - B \end{matrix}$  oder  $\begin{matrix} A - B \\ a - b \end{matrix}$  oder  $\begin{matrix} a - b \\ A - B \end{matrix}$  oder endlich  $\begin{matrix} a - b \\ a - b \end{matrix}$ ; repräsentieren die beiden Chromosomen des Stammvaters A und B Dominanten, so haben

<sup>1)</sup> Vgl. Boveri, Ergebnisse etc. p. 58 u. Lit.

<sup>2)</sup> Das Übersiehen dieser paarweisen Zuordnung veranlaßte J. H. Montgomery jun. (Biol. Bull. Feb. 1904. vol. VI. Nr. 3. p. 137 bis 158; p. 156) zu seiner abfälligen Kritik der Suttonschen Begründung der Mendelschen Gesetze durch Chromosomenbefunde, wenn die Chromosomenzahl höher als 2 ist. Würden nämlich die „homologen“ Chromosome sich nicht paarweise zuordnen, so wären die vier Kombinationen AB, ab, Ab, aB möglich, von welchen jede bei der Reduktionsteilung zurückbleiben könnte, wodurch die 16 Kombinationen für die 2. Desc. Gen. zustande kämen: AB, AB; AB, ab; AB, Ab; AB, aB; ab AB; ab, ab; ab, Ab; ab, aB; Ab, AB; Ab, ab; Ab, Ab; Ab, aB; aB, AB; aB, ab; aB, Ab; aB, aB. Es wäre also bloß  $\frac{1}{16}$ , nämlich AB, AB rein(gr.-)väterlich, und eines ab, ab rein(gr.-)mütterlich und anstatt 3 D: 1 r würden 15 D: 1 r herauskommen.



wir wieder für die Keimzellen den Fall: DD, Dr, rD, rr und für die Erscheinung der somatischen Zellen: 3 D : 1 r. Sind nicht beide Chromosome des Großvaters dominant, sondern bloß eines (A), hingegen statt des zweiten das „allelomorphe“ der Großmutter (statt B also b), so lassen sich bedeutende Komplikationen des Mendelschen Gesetzes berechnen, wie solche experimentell auch gefunden waren.

Endlich sind Fälle bekannt (auch unter Mäusen und Hühnern), wo ein allelomorpher Charakter bei Hybridisierung selbst eine Aufspaltung erfährt, wodurch eine große Mannigfaltigkeit von Kombinationen, darunter anscheinend ganz neue Formen zutage treten. Es wird dies offenbar der Fall sein, wenn das betreffende allelomorphe Chromosom von einem „Blendling“ stammt und wir werden daraus schließen dürfen, daß auch bei Fällen fortgesetzter Zucht homogener Blendlinge keine wirkliche Vermischung der elterlichen Chromosome stattzufinden braucht, sondern nur eine solche Verschmelzung, die eine Lösung unter gewissen Bedingungen, wie z. B. eben bei Bastardierung,<sup>1)</sup> wieder gestattet.

Am Ende dieses Abschnittes über Vererbung möge der unter Züchtern verbreiteten Ansicht Erwähnung geschehen, daß eine mit einem Männchen eingegangene Begattung nicht nur auf die daraus erzeugten Nachkommen, sondern auch auf die später mit anderen Männchen von demselben Weibchen gezeugte Nachkommenschaft von Einfluß sein könne. Das Bestehen dieser sogenannten „Telegonie“ ist von Ewart<sup>2)</sup> kritisch und experimentell widerlegt worden.

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu die Lit. über die bei Bastardierung auftretenden Unregelmäßigkeiten der Chromatinverteilung in d. Spermatogenese bei Bateson a. a. O. p. 149 (Zool. nam. Guyer, Science, XI. 1900. p. 248: Tauben) u. Ewarts (Sci. Trans. Roy. Soc. Dublin 1901. vol. VII. p. 360) Angaben über die Veränderlichkeit der Dominanz mit dem Alter der Mutter, die vielleicht nach Bateson a. a. O. p. 121 auf eine Aufspaltung eines Allelomorphes in den Muttergameten (die Mutter war selbst Blendling) zurückgeführt werden könnte. Über die Entstehung neuer Formen nach Kreuzung auf botanischem Gebiete vgl. die kurze Zusammenstellung von E. Tschermak, die Lehre von den formbildenden Faktoren (Variation, Anpassung, Selektion, Mutation, Kreuzung) etc. Jahrbuch für Pflanzen- und Tierzüchtung. 1903. 17 pp. m. Lit.

<sup>2)</sup> Ewart J. Cossar, The Penycuik Experiments. Black, 1899. — Guide to the Zebra Hybrids. Edinburgh, Constable, 1900. p. 41 ff. — für Mäuse vgl. Darbishire a. a. O. — Vgl. auch Everett Millais, Mittels künstlicher Besamung geführter Nachweis, daß von zwei verschiedenen ♂♂ im selben Wurf Junge (Hunde) gezeugt werden können, was den Anschein einer Telegonie erwecken kann. Heape, Proc. Roy. Soc. LXI. 1897. p. 58.

## 13. Die Artwandlung.

Die Paläontologie (Versteinerungskunde) liefert uns den Nachweis, daß die jetzt lebenden Tierarten nicht während des ganzen Bestandes unserer Erde unverändert vorhanden waren, sondern daß die höheren, differenzierten Formen aus weniger differenzierten hervorgegangen sein müssen, aus Formen ähnlich den jetzt noch auf frühzeitig abgesonderten Weltteilen (Australien, Madagaskar etc.) lebenden nächst niederen Formen (Beweise der Tiergeographie in Verbindung mit der Geologie) und den in dem Individualleben jedes einzelnen Tieres durchlaufenen Stadien („Biogenetisches Grundgesetz“, Rekapitulation der Phylogenese durch die Ontogenese, Beweise der Embryologie).

Die Tatsache der Entwicklung der höheren Tierarten aus niederen Formen wird deshalb nicht mehr bestritten, auch nicht von jenen, die mit dem weiteren, größtenteils spekulativen Aufbau der Deszendenzlehre sich nicht einverstanden erklären können.<sup>1)</sup>

Da der Natur ungeheuerere Zeiträume zur endlichen Entwicklung der jetzt lebenden Arten zur Verfügung standen, wir hingegen während der kurzen Zeit unserer Forschungen gerade der Konstanz der Spezifität in viel höherem Masse begegnen, als Formveränderlichkeit, könnte es erscheinen, als sei das Experiment am allerungeeignetsten in Fragen der Artveränderlichkeit und Abstammung mitzusprechen.

Die experimentelle Zugänglichkeit von Abstammungsproblemen beweist jedoch schon Ewarts<sup>2)</sup> Nachweis, daß eine Kreuzung von

<sup>1)</sup> Vgl. Virchow. Über den Transformismus. Tagebl. d. 60. Naturforschervers. Wiesbaden, 23. Sept. 1857. — Driesch, H., Kritisches u. Polemisches. Biol. Zentralbl. XXII. 1902. II. Zur Mutationstheorie. p. 182.

<sup>2)</sup> Ewart, J. C., The Wild Horse (*Equus Przewalskii* Poliakoff). Roy. Soc. of Edinb. 15. Juni 1903. Nature. London, 23. Juli 1903. Nr. 1760. vol. 68 p. 271 bis 274. 3 Fig.

Kiang und Pferd nicht ein Fohlen lieferte, das dem des wilden Przewalskischen Pferdes aus Zentralasien gleicht, mithin das letztere nicht, wie von mehreren Seiten geglaubt, durch Bastardierung von Kiang (Wildesel) und Pferd entstanden sei.

Umgekehrt ist es Kralik v. Meyerswalden<sup>1)</sup> durch Kreuzung des Birkhahnes mit einer Auerhenne gelungen, die Bastardnatur des in der Natur oft beobachteten und früher für eine eigene Art (*Tetrao medius*) gehaltenen „Rackelhuhnes“ zu beweisen.<sup>2)</sup> Für die Entstehung neuer Tierarten kommt übrigens Bastardierung (wegen der gelegentlich des Vererbungsproblemcs besprochenen Tatsachen) kaum in Betracht (der einzige angeblich in der Gefangenschaft fortgezüchtete Blendling, das Hasenkaninchen,<sup>3)</sup> ist meines Wissens niemals in der freien Natur gefunden worden).

Zuchtexperimente aber waren es auch, nämlich die lange geübte „künstliche Auslese“ bei der Zucht von Haustierrassen, welche Darwin<sup>4)</sup> zur Aufstellung seiner Lehre von der natürlichen Auslese“ im „Kampfe ums Dasein“ als Ursache für die Entstehung zweckmäßig organisierter Arten geführt haben. Darwins unsterbliches Verdienst ist es, der Deszendenztheorie überhaupt zum Durchbruche verholfen zu haben, seine besondere „Selektionslehre“ jedoch ist nicht imstande, die Bildung irgend eines Organes (oder gar einer Tierart) zu erklären, weil sie stets nur das „Überleben des Passendsten“ zuwege bringen, nicht aber die Anlage irgend einer Bildung veranschaulichen kann.<sup>5)</sup> Auch

<sup>1)</sup> In: v. Tschusi von Schmidhoffen. Mitt. d. ornitholog. Ver. Wien, Jahrg. VIII. 1884. (1 Abb.) — Lit. s. Ackermann, Tierbastarde II.

<sup>2)</sup> Vgl. auch: Wolterstorff, W., Über Triton blasii de l'Isle und den experimentellen Nachweis seiner Bastardnatur. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Syst. XIX. 1903. p. 41 bis 42.

<sup>3)</sup> Neuerdings versuchte Iwanoff (Biol. Zentralbl. XXIII. 1903. p. 640) durch künstliche Besamung vergeblich solche zu erhalten.

<sup>4)</sup> Darwin, Ch., Variation of Animals et Plants under domestication.

<sup>5)</sup> Weldon hat nachzuweisen versucht, daß bei *Carcinus maenas* während weniger Jahre eine Abnahme der Frontalbreite an der englischen Küste stattfand (Lit. vgl. Przibram, A. f. Entwm. XIII. 1902. p. 588); er schob dies auf eine „destruktive Selektion“, daß nämlich die Kiemen der breiteren Exemplare mehr der Verstopfung durch den feinen Meersand ausgesetzt seien. Versuche (Pres. Address; Report of 68. meeting Brit. Assoc. Bristol 1899. p. 887 bis 902; mir bei meiner Kritik 1902 leider unbekannt geblieben) mit in Aufwirbelung gehaltenem Ton bestätigten das Überleben der schmälere Krabben, während

ist die Wirksamkeit der „natürlichen Zuchtwahl“ in den zu ihrer Demonstration vorwiegend angeführten Fällen noch nicht induktiv erwiesen. So hat die Annahme der Heranzüchtung einer Schutzfärbung außer der Möglichkeit des Organismus überhaupt nach der betreffenden Farbe hin zu variieren, zur Voraussetzung,<sup>1)</sup> daß die betreffenden „Feinde“ die gleiche Farbenunterscheidung besitzen wie wir (bereits farbenblinden Menschen würden grüne oder rote Heuschrecken auf grünen Blättern gleich unterscheidbar sein können!), daß sie ihre Beute nach den Farben und nicht etwa vorwiegend nach der Bewegung als Beute erkennen, und endlich, daß sie überhaupt dieselbe mit dem Gesichtssinn und nicht etwa mit dem Geruch- oder Gehörsinn etc. ausfindig machen. Nach Erledigung aller dieser „psychologischen“ Fragen (deren Inangriffnahme ja mit den Hilfsmitteln der modernen Sinnesphysiologie möglich ist),<sup>2)</sup> wäre noch zu versuchen, ob das Auftreten z. B. von grünen und braunen Exemplaren einer Art, die in einem größeren Behälter der Dezimierung durch Feinde ausgesetzt sind, durch das Einwirken derselben geändert wird, ein Experiment, das meines Wissens nach in keinem einzigen Falle

isoliert in reinem Wasser gehaltene einen breiteren Durchschnitt ergaben (also ein der „Pan mixie“ Weismanns, Aufhören der nat. Zuchtwahl, entsprechendes Ergebnis).

<sup>1)</sup> Am einfachsten würde die Erklärung der Schutzfärbung in jenen Fällen sich gestalten, wo, wie z. B. bei manchen Raupen, die aufgenommene Nahrung direkt den Farbstoff zur Aufspeicherung liefern würde. Poulton. (The colours of animals). Intern. sciens. series. 68. 1890. p. 79 bis 80. p. 504. — Bei der verschiedenen Farbenannahme von Puppen mit versch. farbiger Umgebung könnte an farbenphotograph. Prozesse gedacht werden: E. B. Poulton, further experiments upon the colour. relation etc. Trans. Ent. Soc. Lond. 1892. pp. 326 bis 360 u. Abs. u. Wiener, Farbenphotographie durch Körperfarben u. mechanische Farbenanpassung in der Natur. Annalen der Physik u. Chemie. N. F. Bd. LV. p. 225 15. p. 267 m. Lit.) — Vgl. auch Lit. b. O. v. Fürth, chem. Physiol. 1903. p. 547.

<sup>2)</sup> Nach dem Pupillenspiel. — Vgl. Th. Beer, Über primitive Sehorgane. Wr. klin. Wochenschr. 1901. Nr. 11 bis 13. p. 1 bis 73. p. 8 bis 9 Lit. — Bezügl. Blumenbesuches der Insekten vgl. F. Plateau, Lit. Biol. Zentralbl. XXI. 1901. p. 650 (keine Anlockung durch farbenprächtige Blüten), XXIII. 1903. p. 224, 311, 557. — Daß die Fische die rote Farbe unterscheiden können und Wollfäden, oder sonst rote Gegenstände, für rote Würmer halten, hat N. v. Solotnitzky durch Versuche ermittelt: Unterscheiden Fische Farben? Natur u. Haus, Illustr. Zeitschr. f. alle Naturfreunde. Berlin, Gustav Schmidt, 1900. vol. 8. p. 311 bis 316.

zur Ausführung gelangt ist.<sup>1)</sup> Ähnlich verhält es sich mit den Fällen von Mimikry, der angeblichen Nachäffung sogenannter „geschützter“<sup>2)</sup> Formen durch ungeschützte, wie z. B. bei vielen Schmetterlingen, die andere, gemeinere Arten, weil dieselben „übel riechen“, nachahmen sollen; mit den „Warnfarben“ oder „Schreckfarben“: bei der Untersuchung von 15.000 Vogelmägen hat Judd<sup>3)</sup> nachgewiesen, daß Insekten mit lebhaften „Warnfarben“ durchaus nicht verschont werden; doch liegt hier ein günstiger Versuch von Marshall<sup>4)</sup> vor, der beobachtete, daß Hühner bunte Raupen verschmähen und wenn ihnen sonst wohlgeschmeckende in buntem Anstrich vorgehalten werden, sich vor denselben ebenfalls scheuen. Nach Darwins Vorstellung sollte ferner eine Steigerung eines Charakters dadurch erfolgen können, daß Faktoren, die auf bestimmte Teile des Tierkörpers einwirken, Veränderungen hervorrufen, die durch Abgabe von „Gemmulae“ aus jedem Organ in die Keimzellen vererbt werden können. (Pangenesis.<sup>5)</sup> Dabei

1) Während der Drucklegung geht mir das Heft I. Biometrika. vol. III. Jan. 1904. p. 58 bis 59. Fig. zu, in welchem A. P. Cesnola (a preliminary note on the Protective value of colour in *Mantis religiosa*) über erfolgreiche Experimente an braunen und grünen Gottesanbeterinnen berichtet: dieselben wurden im Freien (Neapel) teils auf gleichfarbigen, teils auf Büschen der anderen Farbe angebunden und es zeigte sich, daß nach einiger Zeit die auf verschiedenfarbigen Büschen namentlich von Vögeln gefressen wurden und nur die gleichfarbigen übrig blieben. Ferner bin ich durch eine Kritik S. J. Hicks (Nature, Lond. 17. III. 1904. vol. 69. p. 458), ein neues, den Mimikryannahmen skeptisch gegenüberstehendes Buch von M. C. Piepers (Mimikry, Selektion, Darwinismus; Leyden, Brill, 1903) betreffend, auf Versuche von E. B. Poulton und C. B. Saunders (Rep. Brit. Assoc. Bristol 1898. p. 906 bis 909 an experimental inquiry into the Struggle for Existence in certain common insects) aufmerksam gemacht worden: Puppen von *Vanessa urticae*, die auf Nesseln, Rinde, Zäunen, Gemäuer etc. befestigt wurden, verschwanden vor dem Ausschlüpfen in größerer Zahl, wo ihre Form leicht sichtbar war; Versuche mit verschiedener Farbe ergaben jedoch nicht immer günstige Resultate.

2) Vgl. z. B. die Kritik Standfuß (Handb. paläarkt. Großschm. Jena 1896. p. 294), über die von Weismann, A. (äußere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894. p. 18) angenommene Nachahmung von *Limenitis sibylla* durch *Van. prorsa* und die ebenfalls skeptische Ansicht von Staudinger gegenüber der Mimikry von Schmetterlingen.

3) Judd, American Naturalist. 1899. XXXIII. p. 461 bis 484.

4) Marshall, W., Plaudereien u. Vorträge. I. Leipzig, Twietmeyer, 1895. p. 77 bis 78.

5) Darwin, Ch., a. a. O. p. 367, 388, 398; Life et Letters, vol. III. p. 44.

wurde in Anlehnung an das von Lamarck<sup>1)</sup> aufgestellte Prinzip der funktionellen Umformung namentlich an die Vererbung von Folgen des Gebrauches und des Nichtgebrauches gedacht. Es ist ja bekannt, daß der entwickelte Organismus in weiten Grenzen imstande ist, auf eine größere Beanspruchung einzelner Organe mit deren Verstärkung zu antworten, und auf diese Art eine zweckmäßige Mechanik auch bei abnormalen Verhältnissen zu erreichen Roux.<sup>2)</sup>

Als Beispiel sei die Struktur der Knochen angeführt; die Architektur derselben ändert sich entsprechend der verschiedenen Beanspruchung im Sinne einer Verstärkung derjenigen Balken, welche der Beanspruchung ausgesetzt sind.<sup>3)</sup> Fuld<sup>4)</sup> stellte durch Versuche an Hunden, denen nach der Geburt die Vorderbeine exartikuliert wurden, und die dann auf zwei Beinen zu hüpfen lernten, durch genaue Messungen fest, daß bei den am meisten mit den Hinterbeinen hüpfenden und auf ihnen aufrecht sitzenden Hunden sich unter dem Einflusse dieser für sie abnormen Haltung und Lokomotionsweise eine Veränderung in den Längenverhältnissen von Femur und Tibia ausgebildet hatte, welche die relativen Maße dieser Knochen den entsprechenden Verhältnissen an normaler Weise häufig diese Haltung und Lokomotionsweise annehmenden Tieren (Känguruhs ähnlicher machte.<sup>5)</sup>

Obzwar die funktionelle Anpassung im Individualleben der Tiere eine formverändernde Gewalt ausüben kann, ist dieselbe dennoch für die Erklärung der Entstehung neuer Arten nicht direkt von Wert, da wir durch Weismanns Versuche gelernt haben, daß eine Vererbung an bestimmten Teilen des Somas vor

<sup>1)</sup> Lamarck, Philosophie zoologique. 2 vols. Paris 1809.

<sup>2)</sup> Roux, W., Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.

<sup>3)</sup> Lit. s. Gebhardt, W., Auf welche Art der Beanspruchung reagiert der Knochen jeweils mit der Ausbildung einer entsprechenden Architektur? A. f. Entwm. XVI. 1903. p. 377 bis 410. Tb. XVI. 5 Fig. Weitere Beispiele: Maas, O., Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte (Entwicklungsmechanik). Wiesbaden. Bergmann, 1903. p. 139 bis 152.

<sup>4)</sup> Fuld, E., Über Veränderungen der Hinterbeinknochen von Hunden infolge Mangels der Vorderbeine. A. f. Entwm. XI. 1901. p. 1 bis 64. Tb. I bis IV. 1 Fig. (auch Lit.)

<sup>5)</sup> Über Blutgefäße vgl. Hess, W., Eine mechanisch bedingte Gesetzmäßigkeit im Bau des Blutgefäßsystems. A. f. Entwm. XVI. 1903. p. 632 m. Lit. von Roux 1878 angefangen.

sich gegangener Veränderungen nicht stattfindet:<sup>1)</sup> Weismann züchtete Mäuse, denen stets gleich nach der Geburt die Schwänze abgeschnitten wurden, 19 Generationen lang,<sup>2</sup> erhielt aber nie Nachkommen mit fehlenden oder auch nur kürzeren Schwänzen. Dasselbe Experiment wird ja sehr lange bei Pferden und Hunden als Modesache ausgeführt. Die früher häufig namhaft gemachten Vererbungen von erworbenen Narben u. ä. haben sich als unstichhaltig erwiesen; da wir wissen, daß auch bei den höchsten Wirbeltieren die Embryonen noch ein bedeutendes Regenerationsvermögen besitzen,<sup>3)</sup> so ist es schon aus diesem Grunde höchst unwahrscheinlich, daß selbst bei Übertragungsmöglichkeit die Narbe noch am Kinde gesehen werden könnte.

Ferner liegen keine Experimente darüber vor, ob monströse Bildungen, die Regenerationsprozessen am Soma ihre Entstehung verdanken, sich vererben können. Die bekannten Fälle erblicher Mehrfachbildungen (Mensch, Katze)<sup>4)</sup> bei Vertebraten sprechen mehr für eine zuerst im Keimplasma auftretende Tendenz: dieselben pflegen an allen Gliedmaßen zugleich aufzutreten, hingegen bei den Nachkommen nicht genau in der gleichen Weise sich fortzuerben: so hatte eine sechszehige Katze sechszehige aber auch siebenzehige Nachkommen (später stets normal, vorn fünf, hinten vierzehige Junge).<sup>5)</sup> Ryder<sup>6)</sup> macht mechanische Erschütterungen für erbliche Doppelbildungen, wie z. B. die doppel-schwänzigen japanischen Goldfische es sind, verantwortlich, ohne jedoch experimentiert zu haben.

<sup>1)</sup> Vgl. Rohde, Fr., Über den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften u. Krankheiten. Jena, Fischer, 1895.

<sup>2)</sup> Weismann, A., Über die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen. Jena 1889. — Das Keimplasma, Jena 1892. p. 520. — Rizema-Bos u. Rosenthal, Biolog. Zentralbl. XI. 1891. p. 734 (auch Ratten).

<sup>3)</sup> Vgl. oben Vortrag 10.

<sup>4)</sup> Bateson, Mat. f. the Study of Variation. Lond. 1894. Mensch: p. 329. Katze: p. 323 bis 324. (Viele der von Bateson als diskontinuierliche Variationen beschriebenen sonstigen Mißbildungen sind sicher somatische Regenerate.)

<sup>5)</sup> Poulton, Nature, XXIX. 1883. p. 20. Fig. — ib. XXXV. 1887. p. 38.

<sup>6)</sup> Ryder, John, A., The Inheritance of Modifications due to disturbances of the early stages of development, especially in the Japanese domesticated races of gold-carp. Proc. Acad. Sc. Philad. 1893. I. (Kurze Kritik: Driesch, Arch. f. Entwm. I. 1894/5. p. 434.)

Vererbbar sind allgemeine Schädigungen, Infektionen<sup>1)</sup> u. dgl., welche zum Wiederauftreten einer an den Erzeugern vorgekommenen Läsion auch bei Nachkommenschaft führen können und so eine direkte Übertragung der betreffenden Verletzung vortäuschen — so z. B. bei den durch Hammerschlägen epileptisch gemachten Meerschweinchen und solchen, welche durch Gangrän nach Durchschneidung von Nerven oder ganzer Zehen Körperteile verloren haben.<sup>2)</sup> Hier kann eben das Keimplasma durch das somatische Plasma von dem schädigenden Faktor ebenso erreicht werden, wie somatische Zellen.

Auch bei anderen äußeren Faktoren, die im allgemeinen das Soma und zugleich auch die darin eingeschlossene Keimanlagen zu beeinflussen imstande sind, ist eine Vererbung „erworbener“ — nämlich während des Individuallebens der Eltern durch äußere Einflüsse hervorgerufener Eigenschaften durch Versuche nachweisbar.<sup>3)</sup>

Großes Aufsehen hatte seinerzeit die Beobachtung von Schmankewitsch<sup>4)</sup> gemacht, daß das brachiopode Krebschen *Artemia salina* in Salzwasser von abnehmender Konzentration bestimmte Varietäten bilde, welche eine deutliche Annäherung an die im Süßwasser vorkommende Gattung *Branchipus* darstelle, während umgekehrt die *Artemia salina* in stark salzigem Wasser allmählich die Eigentümlichkeiten der *Artemia milhausenii* annehme. Neuerdings hat jedoch Anikin<sup>5)</sup> durch Versuche festgestellt, daß

<sup>1)</sup> Vgl. z. B. Pasteur, L., *Etudes sur la maladie des vers a soie*. 2 vols. 1870. N. S. 1871.

<sup>2)</sup> Brown-Séquard, *Lancet*, Jan. 1875. p. 7 bis 8. — Weismann, Aufsätze über Vererbung. 1892. bemerkt, daß nicht angegeben wurde, ob überhaupt dieselben Zehen in den Eltern und Nachkommen verloren waren. — M. Sommer Die Brown-Séquardsche Meerschweinchenepilepsie. Inaug. diss. Jena 1900. (Negative Resultate.)

<sup>3)</sup> Unaufgeklärt ist noch das Verhalten psychischer Eigenschaften, weshalb nicht darauf eingegangen wurde.

<sup>4)</sup> Schmankewitsch, W., Über das Verhältnis von *Artemia salina* zur *Artemia milhausenii* und dem Genus *Branchipus*. *Z. wiss. Zool.* XXV. 1875. p. 103 bis 116. Tb. VI.

<sup>5)</sup> Anikin, W. P., Einige biologische Beobachtungen über die Krustaceen der Gattung *Artemia*. (Mitteil. d. kais. Univ. Tomsk. XIV. 1898. 103 pp 3 Tb. [russisch] ref. N. v. Oldung. *Zool. Zentralbl.* VI. 1899. p. 757 bis 760.) — Vgl. das die Literatur zusammenfassende Referat: A. Steuer, der gegenwärtige Stand der Frage über die Variationen bei *Artemia salina* Leach. *Verh. zool. bot. Ges. Wien.* LIII 1903. (2.) 8. Apr. p. 145 bis 150.



bei langsam und gleichmäßig zunehmender Konzentration keinerlei Veränderung eintritt und daher die morphologischen Veränderungen auf zu rasche Zunahme des Salzgehaltes zurückzuführen seien: sie können nicht vererbt werden, ja sie bilden sich an demselben Organismus bei Rückübertragung in normale Konzentration wieder zurück.

Wie wenig der Charakter einer Art selbst in wichtigen physiologischen Beziehungen fixiert zu sein braucht, zeigen die Versuche von Kammerer<sup>1)</sup> an *Salamandra atra* und *maculosa*: die Embryonen von *Salamandra atra*, die habituell ohne Kiemen auf dem Lande geworfen werden, können, wie Marie v. Chauvin nachgewiesen hatte, durch Operation aus dem Mutterleibe befreit, im Wasser aufgezogen werden; dabei erleiden die Kiemen für das Wasserleben notwendige Veränderungen. Kammerer konnte nun umgekehrt die sonst noch im kientragenden Stadium von *Salamandra maculosa* ins Wasser abzusetzenden Jungen dadurch, daß dem trächtigen Weibchen die Gelegenheit zur Ablage ins Wasser entzogen wurde, im Mutterleibe bis zur vollständigen Metamorphose zurückhalten lassen, so daß sie ohne Kiemen geworfen wurden. Dabei flossen viele Eier, wie es sonst bei *S. atra* der Fall ist, zu Dotterbrei zusammen und dienten den wenigen überlebenden als Nahrung. Zugleich näherten sich diese neugeborenen metamorphosierten Jungen von *Salamandra maculosa* durch ihre geringere Größe und das Zurücktreten der gelben Flecken in den morphologischen Charakteren *Salamandra atra*. Bei dieser Gelegenheit sei auch auf die Erscheinung der „Neotenie“ (Kollmann)<sup>2)</sup> hingewiesen: es kann bei Amphibien die (eine ältere phylogenetische Stufe repräsentierende) Larvenform ohne Verwandlung geschlechtsreif werden, wenn es ihr an Möglichkeit fehlt, das Wasser zu verlassen: das klassische Beispiel ist das Axolotl, das in manchen Gewässern seiner Heimat habituelle Neotenie zeigt, aber durch Gewährung von günstigen Landungsplätzen in eine, früher als andere Gattung bezeichnete kienlose

<sup>1)</sup> Kammerer, P., Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* u. *maculosa*. A. f. Entwm. XVII. 1904. p. 1 bis 102. Tb. XVII. p. 92. Lit. p. 98 ff.

<sup>2)</sup> Lit. „über Neotenie“. Vgl. Boas, J. E. V., Festschrift f. Carl Gegenbauer. Leipzig, Engelmann, 1896.

Form umgewandelt werden konnte (Versuche von Dumeril u. a.);<sup>1)</sup> umgekehrt erzielte Kammerer bei der in der Natur nicht neotemischen *Salamandra maculosa* wenigstens partielle Neotenie, wenn die Larven in tiefen Wasserbecken gezogen wurden, aus denen sie nicht ans Land gelangen konnten.

Ein günstiges Material für die Feststellung der Artveränderlichkeit haben endlich die Schmetterlinge geliefert. Es war lange bekannt, daß einige Arten derselben „saisondimorph“ sind, d. h. daß die aus den überwinterten Puppen ausschöpfende Frühjahrs-generation anders aussehe, als die zweite im Hochsommer aus den Puppen schlüpfende Generation, sowie daß bei Vorkommen derselben Art in südlicheren Gegenden nunmehr beide Generationen die „Sommerform“ zeigen. Es lag nahe, die Wärme als verursachenden Faktor anzunehmen und tatsächlich gelang es Dorfmeister<sup>2)</sup> und Weismann<sup>3)</sup> durch Veränderung der Temperatur während der Puppenruhe eine Annäherung an die eine oder andere Form zu erhalten (z. B. bei *Polyommatus phleas*).

Später sind von anderen Autoren,<sup>4)</sup> in großem Umfang von Standfuß<sup>5)</sup> und Fischer<sup>6)</sup> namentlich an den europäischen

<sup>1)</sup> Dumeril, A., *Observ. sur la reproduction . . . des Axolotl* Nouv. Arch. Mus. hist. Paris II. 1866. Lit. bei Knauer Naturgesch. d. Lurche. 2. Aufl. Wien 1883. p. 175.

<sup>2)</sup> Dorfmeister, G., *Über die Einwirkung verschiedener, während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge*. Mitt. Naturw. Verein. Steiermark. 1864. — Dorfmeister, G., *Über den Einfluß der Temperatur b. d. Erzeugung d. Schmetterlings-varietäten*. 1880. Berlin, R. Friedländer.

<sup>3)</sup> Weismann, A., *Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge*. Leipzig 1875. — Weismann, A., *Über Vererbung*, Jena 1883. p. 50 (auch in: Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena 1892. II.) — *Das Keimplasma*. Jena, Fischer, 1892. p. 523. — W. K. Edwards, *an abstract of Dr. Aug. Weismann's paper etc. appended exper. on Papilio ajax*, *Canad. Entomologist* Nr. 7. 1875. p. 228 bis 240.

<sup>4)</sup> Stange, G., *Stettiner entomol. Zeitung* 1886. p. 279. (Kälte: *Agrotis, Cidaria*. — Venus, C. Ed., *Iris*. Dresden 1888. p. 209 bis 210. (Hitze: *Vanurtiene*). — Merrifield, F., *Trans. Entom. Soc. London*. 1888, p. 123; 1889, p. 79; 1891, p. 131; 1891, p. 155; 1892, p. 33; 1893, p. 55; 1894, p. 425; 1895, p. 1, *Proceed.* 20. V. 1895. p. X-XIII.

<sup>5)</sup> Standfuß, M., *Handbuch f. Sammler*. Guben, 1891. p. 74 bis 78. p. 122 bis 124. — *Intern. Entom. Zeitschr.* Guben, 1. Dez. 1892. — *Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge*. 2. Aufl. Jena, Fischer, 1896. (nam. p. 196

Papilioniden und Vanessiden, aber auch an Vertretern einer großen Menge anderer Familien, Abänderungen durch Einwirkung veränderter Temperatur während der Puppenruhe erzielt worden, die jetzt lebenden Lokalrassen in entsprechenden Klimaten oder Erdzeiten Eiszeit, Miocän entsprechen. Es hat sich dabei gezeigt, daß die Anwendung extremer Temperaturen unter 0° und über 40° C. zu dem gleichen Resultate führen kann, was auf eine nicht direkte Wirkung dieser Extreme, sondern auf eine Entwicklungsunterbrechung (Frost- oder Hitze„starre“, Lethargie) mit nachfolgender veränderter Entwicklung hindeutet. Die auf solche Art erhaltenen Formen gleichen den im Freien sehr selten gefangenen „Aberrationen“, die nicht als Lokalrasse, sondern einzeln mitten unter anderen auftreten und daher den extremen Temperaturschwankungen (Gewitter u. ä.) ihr Entstehen verdanken dürften. Von höchster Wichtigkeit für das Problem der Artwandlung sind diese Versuche dadurch geworden, daß es gelungen ist, aberrative, bei Frost erzielte Schmetterlinge zur Paarung zu bringen und die Nachkommen aufzuziehen. Standfuß<sup>1)</sup> konstatierte beim kleinen Fuchs (*Vanessa urticae*, Fischer<sup>2)</sup>) beim braunen Bärenspinner (*Arctia caja*), daß die zweite Generation, trotzdem sie unter normalen Verhältnissen gezogen wurde, aberrative Schmetterlinge ausschlüpfen ließ. Jedoch sind nicht etwa

---

bis 353.) — Experimentelle zoologische Studien an Lepidopteren. Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. XXXVI, 1, 1898. (Georg, Basel.)

Fischer, E., Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen. *Experim. Unters. üb. d. Phylogense d. Vanessen*. Berlin, Friedländer, 1895. — Neue Experimentelle Untersuchungen etc. (ebenda) 1896. — *Exper. krit. Untersuchungen üb. d. prozentuale Auftreten der durch tiefe Kälte erzeugten Vanessen-Aberrationen*. *Societas entomologica XIII* (1899). — Weitere *Unters. üb. d. prozentuale Auftreten der Vanessen-Aberrationen*, ebenda. XVI (1901). — Drei neue Formen aus der Gruppe der Vanessiden, ebenda. XVII (1902). — Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. *Allgem. Zeitschr. f. Entomologie*. 6 (1901). — 7 (1902). — Fuchs R. F., E. Fischers experimentelle Untersuchungen etc. *A. f. Entwm.* XVI (1903). p. 651 ff.

Urech, Fr., *Intern. Entom. Zeitschr.* Guben 1897. Nr. 12. p. 94 bis 96. (Van. Jo; Frost.). — Fickert, C., *Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturk.* in Württemberg. Stuttgart 1897. p. LXVIII u. LXIX. (Van. *urticae*, Kältemischung; *Arctia caja*, ebenfalls.)

<sup>1)</sup> Standfuß, 1898. p. 32.

<sup>2)</sup> Fischer, *Z. f. Entom.* 1901, 1902.

alle Individuen, die extremen Temperaturen ausgesetzt werden, aberrativ es kann vielleicht der unterbrochene Entwicklungsgang nach Aufhören der Lethargie in derselben Weise wieder aufgenommen werden und auch von den Nachkommen sind nur sehr wenige aberrativ. Dabei ist hervorzuheben, daß die ♂♂ stets bedeutend zahlreicher unter den Aberrationen auftreten und die stärksten Veränderungen aufweisen (Gesetz der männlichen Präponderanz.<sup>1)</sup> Bei geschlechtsdimorphen Formen, z. B. dem Zitronenfalter (*Gonopteryx rhamni*) kann die Färbung des ♀ durch Temperaturveränderung (hier das fahlgelbe Kleid durch Wärme in die des ♂ hier intensiv gelb umgewandelt werden, durch Temperaturveränderung in entgegengesetzter Richtung (hier Kälte) das ♂ Kleid zum ♀ umgeprägt erscheinen.<sup>2)</sup> Es ist jedoch nicht festgestellt, ob hier nicht eine Schädigung der Keimorgane (ähnlich wie bei Kastration für das Hervortreten des entgegengesetzten sekundären Geschlechtsmerkmals die eigentliche Ursache ist.

Die chemische Verschiedenheit des weißen (*Pieris brassicae*) und gelben (*Gonopteryx rhamni*) Pigmentes ist von Gowland Hopkins<sup>3)</sup> nachgewiesen worden. Es dürfte sich auch bei den übrigen Farbenveränderungen in letzter Linie um chemische Veränderung handeln; durch direkte Einwirkung chemischer Mittel ist ein gewisses Resultat bisher bloß von Standfuß<sup>4)</sup> an Bärenspinnern erzielt worden, indem mit in Kochsalzlösung getauchten Blättern gefütterte Raupen (bei *Callimorpha dominula*) Schmetterlinge mit ins gelbliche ziehenden Hinterflügeln ausschlüpfen ließen. Das Experiment war zur Erklärung der an der Meeresküste auftretenden Formen mit gelben statt roten Hinter-

<sup>1)</sup> (Außer Standfuß, p. 23, 226, 235, 318) vgl. Eimer, G. H. Th., Entstehung der Arten. Jena, Fischer, 1888. -- Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena, Fischer, 1889. p. 13. — Fickert, Über die Zeichnungsverhältnisse der Gattung *Ornithoptera*. Jena 1889.

<sup>2)</sup> Standfuß, 1896. p. 210; 1898. p. 2.

<sup>3)</sup> Literatur über Chemie der Flügelpigmente: O. v. Fürth, Chem. Phys. der niederen Tiere, Jena, Fischer, 1903. p. 548. Ferner: Linden, Gräfin v., Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen. Biol. Zentralbl. XXIII. 1903. p. 174 bis 192; 821 bis 828.

<sup>4)</sup> Standfuß, Handbuch, 1896. p. 207 bis 208, 213. — Nach Zeller, Isis, 1847. p. 213. soll der Segelfalter (*Papilio podalirius*) aus Raupen, die statt auf wilden Pomaceen auf Kultur- und Gartenpflanzen gezogen wurden, durchsichtige Flügel erhalten. Über mit Ernährung und indirekt Temperatur zusammenhängende Größenverhältnisse bei Schmetterlingen vgl. Standfuß, a. a. O. p. 232.

flügeln angestellt worden. Hier dürfte also auch Vererbbarkeit vorhanden sein.

Hingegen werden wir nach unseren bisherigen Erfahrungen bei den durch Druck, Schnürung und ähnlichen Manipulationen entstehenden Umgestaltungen der Flügelfärbung und Zeichnung<sup>1)</sup> (die auch in anderem Sinne als bei den Temperaturversuchen vor sich gehen) eine Vererbbarkeit für unwahrscheinlich halten — Versuche darüber liegen derzeit nicht vor.

Bei einer Reihe von Schmetterlingen (*Psilura monacha*, Nonne; *Spilosoma lubricipeda*; *Agria tau*, Tauspinner; *Amphidasis betularius*, Birkenspanner u. a. m.<sup>2)</sup>) geht die Veränderung der Flügelfärbung vor unseren Augen vor sich: die früher viel selteneren, schwärzlicheren Exemplare dieser Arten werden immer häufiger gefangen; und zwar scheint die Umwandlung in verschiedenen Gegenden verschieden weit vorgeschritten zu sein.

Dabei kommt es vor, daß gegenüber den allmählichen Übergängen, welche bei der Weiterzucht wieder intermediäre Nachkommen liefern, auch manchmal sprungweise ganz dunkle Exemplare auftreten, die bei Weiterzucht Kreuzung mit hellen wieder nur ganz dunkle oder ganz helle Exemplare ohne Übergänge liefern (Mutation<sup>3)</sup>, Halmatogenese<sup>4)</sup>), seltener auch scheckige. Das Resultat für die Artwandlung ist schließlich in beiden Fällen ein ähnliches, nämlich die Entstehung einer dunklen Form.

Eimer hat nachzuweisen versucht, daß im Laufe der Erdgeschichte die Zeichnung der Schmetterlingsflügel<sup>1)</sup> sowie die der Tiere überhaupt<sup>2)</sup> nach einer ganz bestimmten Reihenfolge, die in analoger Weise bei den verschiedensten Gruppen auftritt, aus Längsstreifung über Fleckenzeichnung zur Querstreifung über-

<sup>1)</sup> (St. 1898, p. 22.) — Frings, C., Societ. entomol. Zürich. XII. Nr. 11. — Urech, F., Zoolog. Anz. 1897, Nr. 547, p. 487 bis 501.

<sup>2)</sup> Standfuß, Handbuch. 1896. (p. 305 u. a. and. Orten.)

<sup>3)</sup> Standfuß, p. 321. — De Vries, die Mutationstheorie I, 1901, II, 1902. hat versucht, die Mutation auf botanischem Gebiete für die Entstehung neuer Arten verantwortlich zu machen: es soll eine sprungweise Veränderung mehrerer Charaktere zugleich zu einer neuen, reinen Rasse führen. Batesons (Rep. of Evolution committee. Roy. Soc. 1902, p. 153) Verdacht, daß es sich bei den von De Vries gewählten Beispielen um reine „Recessive“ handelt, die aus einer ursprünglichen Kreuzung stammen, wird man vorläufig teilen können.

<sup>4)</sup> Eimer, Th., Artbildung und Verwandtschaft b. d. Schmetterlingen. I. Jena, Fischer, 1889. II. 1895.

ging, um endlich oft in Einfärbigkeit zu enden („Orthogenesis“). Wenn noch mit einigen Worten die Vorstellbarkeit eines solchen, durch lange Zeiträume sich erstreckenden, organischen Wachstums „Organophysis“<sup>1)</sup> erläutert werden soll, so sei auf die neuesten Entdeckungen von Ramsay, betreffs der Umwandelbarkeit von Elementen (z. B. Radium in Helium) hingewiesen, die einen über Jahrhunderte sich hinstreckenden Prozeß bedeuten.<sup>2)</sup>

Schließlich brauchen wir uns nicht zu scheuen, auszusprechen, daß auch die erste Entstehung der Lebewesen, respektive deren erstes Auftreten auf unserem Planeten experimentell zugänglich sein könnte: die gelungene Synthese organischer Substanzen läßt auch eine solche von Eiweißkörpern und damit vielleicht die künstliche Erzeugung allereinfachster Organismen nicht mehr als Absurdität erscheinen.<sup>3)</sup>

Andererseits ist auch die Theorie von Helmholtz und Lord Kelvin Thomson, daß die ersten Organismen nicht auf unserer Erde aus unorganischen Verbindungen entstanden, sondern deren Keime in Meteorsteinen eingeschlossen auf dieselbe gelangt seien, dem Experimente zugänglich, worauf James Ward durch folgende Anfrage in der englischen „Nature“<sup>4)</sup> aufmerksam macht: „Ich möchte gerne wissen, ob es jemand je versucht hat, die Hypothese von Helmholtz und Lord Kelvin, daß Meteoriten möglicherweise die Träger organisierter Materie sind, zu prüfen. Durch Pulverisierung einer aus dem Innern eines Meteoriten genommenen Portion würde es, sollte ich meinen, leicht sein, irgend welche Spuren organischer Materie herauszulösen und zu entdecken. Das Resultat würde in einem speziellen Falle wahrscheinlich negativ sein; jedoch kühnere Experimente sind schon versucht worden.“

<sup>1)</sup> Eimer, Th., Die Entstehung der Arten etc. Jena, Fischer, 1888. I. Th. p. 5.

<sup>2)</sup> Vgl. F. Soddy, The evolution of Matter as revealed by the Radioactive Elements. Wilde Lecture before Manchester Literary a. Philos. Soc. 23. Febr. 1904. (Auch in „Electrician“, 1904; abstract Nature, London, 3. III. 1904. Nr. 1792. vol. 69. p. 413.)

<sup>3)</sup> Ich glaube übrigens, daß sich die Wahrscheinlichkeit für eine phylogenetische Abstammung der Organismen aus parallelen Reihen von Eiweißverbindungen mit dem Fortschreiten der analytischen, organischen Chemie ergeben wird.

<sup>4)</sup> J. Ward, Organisms and Meteorites. Nature, London, Nr. 1791. vol. 629. 5. Febr. 1904. p. 393.

# Register.

(Die erste — fettgedruckte — Zahl bezieht sich auf das Kapitel, die folgende auf die Seitenzahl.)

- Aal**, 7, 60.  
**Abel**, 11, 98.  
**Aberrationen**, 13, 127 ff.  
**Ackermann, A.**, 12, 107, 108, 113; 13, 119.  
**Acrania**, 8, 74.  
**Actinosphaera**, 9, 79.  
**Adhäsion**, 5, 59.  
**Adsorption**, 2, 10, 11.  
**Aegineta**, 8, 71, 72.  
**Äquipotentiell System**, 8, 69 ff.; 9, 76, 80.  
**Aethalium**, 4, 34, 37.  
**Äther**, 7, 65.  
**Agentien, chemische**, 3, 16, 26 ff.; 5, 44.  
— **mechanische**, 3, 16, 21 ff.; 5, 44.  
**Agglutination**, 11, 98.  
**Aggregatzustand, fester**, 2, 7, 8.  
— **flüssiger**, 2, 8, 9.  
— **gasförmiger**, 2, 7.  
— **kolloidaler**, 2, 9 ff.; 3, 28.  
**Aglaophenia**, 10, 87.  
**Aglia tau**, 13, 129.  
**Agrotis**, 13, 126.  
**Aktinien**, 3, 18; 9, 80.  
**Albinismus**, 3, 24, 25; 12, 107, 113.  
**Alexine**, 3, 18.  
**Algen**, 4, 30.  
**Alkalien, korrosive**, 3, 18.  
**Alkalinität**, 7, 59, 60.  
**Alkalische Erden**, 3, 18.  
**Alkaloide**, 3, 18.  
**Alkohol**, 2, 10; 5, 39.  
**Alkyle**, 3, 18.  
**Alligator**, 11, 98.  
**Alpheus**, 10, 90, 91, 93.  
**Alytes obstetricans**, 9, 84.  
**Amblystoma (Axolotl)**, 5, 42; 10, 92; 13, 125, 126.  
**Ameise**, 4, 31.  
**Ammonium**, 7, 61.  
**Ammoniumsulfat**, 11, 100.  
**Amnioten**, 11, 100.  
**Amoeben**, 3, 17; 4, 33; 5, 38, 39, 40.  
**Amoeba proteus**, 9, 79.  
**Amphibia**, 5, 43; 9, 81 11, 100; 13, 125.  
**Amphibia anura**, 9, 82.  
— **urodela**, 9, 82, 83.  
**Amphidasis betularius**, 13, 129.  
**Amphimixis**, 11, 102; 12, 114.  
**Amphisbaenidae**, 9, 82.  
**Amphioxus**, 7, 61; 8, 70, 74; 9, 78.  
**Amphytrite**, 6, 51.  
**Anabiosis**, 3, 19.  
**Anacharis**, 5, 45.  
**Anamnier**, 11, 100.  
**Anaesthetica**, 3, 18.  
**Anatomie vgl.**, 1, 2; 4, 30.  
**Aneylus**, 3, 28.  
**Angorakaninchen**, 11, 97.  
**Anikin, W. P.**, 13, 124, 125.  
**Annelida**, 8, 71, 74; 9, 81; 10, 85, 87.  
**Anodonta**, 4, 33.  
**Anpassung**, 3, 26, ff.; 5, 43; 12, 117.  
**Antedon**, 11, 96.  
**Anthropomorphismus**, 4, 30, 37.  
**Antikörper**, 3, 26, 27; 11, 99.  
**Antitoxine**, 11, 98.  
**Aphidae**, 11, 104; 12, 106.  
**Aplysia**, 3, 20.  
**Apoda**, 10, 86.  
**Apoplasmien**, 2, 8, 11; 5, 41, 43, 44.  
**Apterogena**, 9, 83.  
**Arachnida**, 9, 82.  
**Arbacia**, 5, 44; 6, 50, 52; 7, 58, 59.  
**Arctia caja**, 11, 102; 13, 127.  
— **urticae**, 9, 84.

- Aristoteles, 1, 2.  
 Arsenikesser, 3, 27.  
 Artemia milhausenii, 13, 124.  
 — salina, 13, 124, 125.  
 Arthropoda, 7, 66; 8, 74; 9, 83; 10, 88;  
 11, 104.  
 Artwandlung, 1, 5; 5, 43, 44; 13, 118 ff.  
 Ascalabota, 10, 86.  
 Ascaris megalcephala, 10, 94; 12, 114.  
 Ascidia, 7, 61; 9, 84; 10, 87.  
 Assimilation, 2, 8; 3, 16; 5, 38, 40 ff.;  
 6, 48; 9, 81.  
 Astacus, 10, 88.  
 Asterias, 6, 51; 9, 77; 10, 93.  
 — oehraeca, 12, 108.  
 Asteridae, 9, 83.  
 Asterina gibbosa, 4, 34.  
 Auslese, 3, 28; 12, 117; 13, 119 ff.  
 Auerhenne, 13, 119.  
 Aussalzung, 2, 10, 11.  
 Austern, 3, 24.  
 Autodigestion, 3, 24.  
 Autonomie, 9, 82.  
 Aves, 9, 82; vgl. auch „Vögel“.  
 Axolotl, 5, 42; 10, 92; 13, 125, 126.
- Bacillus**, 10, 86.  
 Bacteria, 3, 18, 25, 26; 4, 35; 11, 98.  
 Bacterium coli, 11, 98.  
 Balanus perforatus, 4, 36.  
 Balbiani, 9, 79.  
 Bardeen, 10, 89, 93.  
 Barfurth, D., 8, 69; 9, 79, 81, 83; 10, 89, 90.  
 Barium Ba, 7, 64.  
 Bariumoxyd Ba O, 3, 18.  
 Bassethund, 12, 108, 110.  
 Bastardierung, 12, 108 ff.; 13, 118 ff.  
 Bataillon, 8, 70.  
 Bateson, W., 10, 89; 12, 111, 112,  
 113, 117; 13, 123, 129.  
 Baudelotstrahlen, 3, 26.  
 Bechergastrula, 9, 84.  
 Beer, Th., 4, 30; 13, 120.  
 Befruchtung, 3, 21; 6, 49 ff.  
 Penthescymus Tanneri, 3, 23.  
 Benthosische Tiefseekrebse, 3, 23.  
 Berg, W., 2, 11.  
 Bergkrankheit, 3, 20.  
 Berlepsch, v., 11, 103.  
 Bert, 9, 83.  
 Berthold, 2, 14.  
 Besamung, 6, 54.  
 Bessel, 11, 103.  
 Bestimmung (spezifische), 11, 95 ff.  
 Bethe, A., 4, 39; 10, 89.  
 Bewegung, vgl. „Taxis“.  
 Bickford, 9, 89.  
 Bidder, F. H., 5, 46.
- Biene, 11, 102, 103.  
 Bienenkönigin, 11, 103.  
 Bilateralität, 7, 62.  
 Biochemie, 1, 6.  
 Biogenetisches Grundgesetz, 1, 2; 13, 118.  
 Biophysik, 1, 6.  
 Biotechnik, 10, 90.  
 Birkhahn, 13, 119.  
 Bisonbastard, 12, 108.  
 Blackwall, 10, 85.  
 Blastomeren, 6, 52; 7, 61; 8, 67, 68 ff.;  
 9, 76, 84; 12, 115.  
 Blastula, 7, 62, 64, 65, 68; 8, 74;  
 9, 76, 77.  
 Blatta, 10, 85.  
 Bleichungserscheinungen, 3, 23, 24, 25.  
 Blendlinge, 12, 109 ff.; 13, 119.  
 Bluthund, 12, 108.  
 Blattransfusion, 11, 97.  
 Boas, J. E. V., 10, 92; 13, 125.  
 Bohn, 3, 22.  
 Bolina, 8, 71.  
 — hydatina, 9, 84.  
 Bombinator igneus, 11, 95.  
 Bombus variabilis, 10, 89.  
 Bombyx mori, 6, 49.  
 Bonnet, 2, 8; 8, 69; 9, 79.  
 Bonnevic, 10, 87.  
 Bordage, 9, 82; 10, 86.  
 Bordet, 11, 99.  
 Born, 10, 93; 11, 95.  
 Botazzi, 3, 20.  
 Boulenger, 10, 86.  
 Boveri, Th., 6, 38; 8, 70, 72, 73, 74;  
 9, 77; 12, 114, 116.  
 Brachyura (Carcinus), 3, 23.  
 Branchipus, 13, 124.  
 Brandt, 9, 79.  
 Braus, H., 10, 93.  
 Brom Br, 7, 63.  
 Bredig, 2, 11.  
 Breuer, J., 3, 34.  
 Brindley, 10, 85.  
 Brogniart, 10, 86.  
 Brown, 4, 34.  
 Brown-Séguard, 13, 124.  
 Bryozoa, 5, 47; 9, 81.  
 Bryozoen, 3, 25.  
 Bufo lentiginosus, 3, 28.  
 Bülow, 10, 85.  
 Bursaria, 4, 35.  
 Bütchli, O., 2, 12.
- Caesiumchlorid**, Cs Cl, 7, 64.  
 Calimorpha dominula, 13, 128.  
 Cancer pagurus, 10, 88.  
 Carcinus, 3, 20, 23.  
 — maenas, 10, 89; 13, 119; vgl. a., „Krabben“.



- Castelet, 6, 50.  
 Castle, W. E., 3, 28; 12, 107.  
 Centrosomen, 6, 54.  
 Centrostephanus longispinosus, 3, 22.  
 Cephalopoda, 3, 19; 9, 82.  
 Cerianthus, 3, 19.  
 Cervidae, 2, 8; 10, 92.  
 Cesnola, A. P., 13, 121.  
 Chabry, 7, 61; 8, 71.  
 Chaetopterus, 6, 51.  
 Chamaeleon, 9, 82.  
 Chamaeleontidae, 9, 82.  
 Chantran, 10, 88.  
 Chauvin, M. v., 13, 125.  
 Chelonii, 9, 82.  
 Chémeveau, 3, 22.  
 Chemotaxis, 4, 30, 31; 5, 41, 47.  
 Chemotropismus, 5, 47.  
 Child, C. M., 9, 81.  
 Chilomonas, 4, 35.  
 Chimpanse, 11, 98, 99.  
 Chlamydomonas, 4, 34, 35.  
 Chlor, Cl, 7, 59, 63.  
 Chloroform, 5, 38 ff.  
 Chlorophyl, 3, 22.  
 Chlorophylbildung, 3, 22.  
 Chromatin, 6, 53.  
 Chromatophoren, 3, 22.  
 Chromosomen, 6, 53 ff.; 12, 114 ff.  
 Chun, K., 8, 71; 9, 84; 10, 94.  
 Cidaria, 13, 126.  
 Cimbex axillaris, 10, 89.  
 Ciona intestinalis, 7, 61; 12, 106, 107.  
 Clark, 3, 17.  
 Clavellina lepadiformis, 9, 84.  
 Clythia, 8, 70.  
 Cnidaria, 8, 74.  
 Coccinella, 4, 34.  
 Coccinella septempunctata, 9, 84.  
 Coelenterata, 7, 66; 10, 89.  
 Cohn, L., 11, 104.  
 Cohnheim, O., 2, 10.  
 Colpoda cucullus, 5, 40.  
 Colucci, 10, 86.  
 Congdon, 9, 81.  
 Conklin, E. G., 9, 78; 12, 116.  
 Copepoda, 12, 116.  
 Cordylophora, 9, 80.  
 Cotylanthera, 3, 22.  
 Crampton, 8, 71; 11, 95, 96.  
 Cremer, M., 6, 52.  
 Crepidula, 8, 78; 12, 116.  
 Crinoidea, 10, 93.  
 Crocodilia, 9, 82.  
 Crustacea, 4, 35; 5, 49; 9, 81, 82;  
 10, 88, 90, 91; 13, 125.  
 Cryptomonas, 4, 95.  
 Ctenophora, 8, 71, 74; 9, 84.  
 Cucumaria cucumis, 4, 34.  
 Cuvier, 1, 2.  
 Cynthia, 12, 106.  
 Cypris, 12, 106.  
 Cyrtostomum, 9, 79.  
 Dallinger, W. H., 3, 28.  
 Daphnidae, 10, 86, 89; 11, 104; 12, 106.  
 Darbshire, A. D., 12, 113, 117.  
 Daresté, C., 7, 58.  
 Darwin, Ch., 1, 2; 13, 119, 121.  
 Darwin, E., 1, 2.  
 Davenport, Ch. B., 1, 4; 3, 16, 17, 21,  
 25, 27, 28, 30; 4, 34, 35, 36; 5, 41,  
 42, 43, 45; 12, 109, 113.  
 Davis, H. A., 3, 19.  
 Defaecation, 5, 38, 40.  
 Degenerationserscheinungen, 3, 25;  
 12, 107.  
 Dekapoden, 5, 42; 11, 99.  
 Delage, 6, 53; 8, 70.  
 Demoor, 3, 17.  
 Denaturierung (d. Eiweiß), 2, 10.  
 Dentalium, 6, 53.  
 Dero vaga, 5, 45.  
 Deszendenztheorie, 1, 3, 4, 5; 13, 118 ff.  
 De Vries, 13, 129.  
 Dewitz, 6, 51.  
 Diamid, N<sub>2</sub> H<sub>2</sub>, 3, 18, 21.  
 Diaperis boletii, 9, 84.  
 Diatomeen, 5, 38, 39.  
 Diät, 5, 44.  
 Dichte (d. Mediums), 3, 16 ff.; 5, 45;  
 vgl. auch „Konzentration“.  
 Differenzierung, 2, 8, 9; 3, 19; 5, 41,  
 45; 7, 61; 9, 76; 10, 93.  
 Dilophus tibialis, 10, 94.  
 Diminution, 12, 115.  
 Dinophilus apatris, 11, 103.  
 Dissimilation, 5, 44, 46; 6, 48, 55.  
 Dissogonie, 9, 84.  
 Distaplia magnilarva, 10, 87.  
 Dixon, H. H., 3, 26.  
 Dominanten, 12, 111, 113 ff.  
 Dominanz, 12, 111, 113 ff.  
 Dorfmeister, G., 13, 126.  
 Dotterhaut, 6, 52; 7, 61.  
 Dotterlappen, 8, 71, 72.  
 Dreyer, F., 2, 14.  
 Driesch, H., 1, 4; 5, 46; 8, 68, 69, 70, 71,  
 72, 73, 74; 9, 76, 77, 79, 80, 83, 84;  
 10, 88, 89, 94; 12, 106, 113; 13, 118, 123.  
 Drohne, 6, 53; 11, 103.  
 Dubois, 6, 52.  
 Dumeril, A. 13, 126.  
 Dungere, E. v., 3, 18, 27; 11, 97, 98,  
 99, 101.  
 Dzierzon, 11, 102.

- Ebner, V. v.**, 8, 69.  
**Echinida**, 2, 14; 9, 81; 10, 94.  
**Echinodermata**, 8, 70, 74; 9, 81; 11, 101.  
**Echinus**, 4, 34; 6, 52; 7, 60, 62, 63, 65;  
 8, 70; 9, 77; vgl. auch „Seeigel“.  
**Echinus mikrotuberculatus**, 5, 44; 7, 65.  
**Edwards, Milne**, 10, 88.  
 -- **W. K.**, 13, 126.  
**Ehrlich, P.**, 3, 27; 11, 98, 101.  
**Eier von:**  
   **Amblystoma (Axolotl)**, 5, 42.  
   **Amphioxus**, 8, 70.  
   **Anodonta**, 4, 33.  
   **Arbaeia**, 6, 51.  
   **Biene**, 11, 103.  
   **Echinodermen**, 8, 70; 11, 102.  
   **Forelle**, 6, 52.  
   **Frosch**, 5, 42, 45; 6, 51; 7, 65;  
     8, 67, 68, 69.  
   **Fundulus**, 7, 60; 8, 70.  
   **holoblastische**, 2, 15.  
   **Hühner**, 5, 42, 45, 46; 7, 58; 10, 90.  
   **Kröten**, 5, 42; 7, 65.  
   **Leuciscus**, 8, 70.  
   **Lupus labrax**, 7, 63.  
   **Medusen**, 8, 70, 71.  
   **Nemertinen**, 8, 75.  
   **Petromyzon Planeri**, 8, 70.  
   **Seeigel**, 3, 20; 5, 46; 6, 50 ff.;  
     7, 58 ff.; 8, 70, 73, 74; 9, 76;  
     11, 102; 12, 108, 114.  
   **Seestern**, 6, 51; 7, 65; 11, 102.  
   **Seewalzen**, 6, 53, 54.  
   **Triton**, 8, 69, 70.  
   **Tunikaten**, 8, 71.  
**Eibau**, 8, 67 ff.  
**Eidechsen**, 10, 86, 90.  
**Eikern**, 6, 53 ff.  
**Eizelle**, 6, 49, ff.  
**Eimer, G. H. Th.**, 13, 128, 129, 130.  
**Einsiedlerkrebs**, 9, 82.  
**Eisen**, 7, 59.  
**Eiversuche exper.**, 8, 67 ff.  
**Eiweißkörper**, 2, 10 ff.; 5, 44, 45;  
 13, 130.  
**Elektrizität**, 3, 16, 21; 5, 45.  
**Elektrotaxis**, 4, 30, 35.  
**Empfindungsphysiologie**, 4, 30.  
**Enchylema**, 5, 41.  
**Endosmose**, 7, 57.  
**Endres**, 8, 68, 69.  
**Engelmann, F. W.**, 4, 31; 7, 62.  
**Enteropneusta**, 8, 74.  
**Ente**, 11, 101.  
**Entmischung**, 2, 12.  
**Entwicklungsmechanik**, 1, 4.  
**Entwicklungsphysiologie**, 1, 4.  
**Enzyme**, 2, 11; 7, 60.  
**Ephebogenese**, 6, 53.  
**Ephemeridae**, 5, 43.  
**Epigenesis**, 2, 8.  
**Epipogen Gmolini**, 3, 22.  
**Equus Przewalskii**, 13, 118, 119.  
**Erstickung**, 3, 22.  
**Esel**, 12, 107, 113.  
**Eucharis multicomis**, 9, 84.  
**Eudendrium**, 10, 87.  
**Euglena**, 4, 34, 35.  
**Eupagurus**, 9, 82.  
**Evolutionstheorie**, 2, 8.  
**Ewart, J. C.**, 4, 32; 12, 117; 13, 118.  
**Ewell, A. W.**, 2, 13.  
**Extraovat**, 3, 20; 9, 77.  
**Fällung (d. Eiweiß)**, 2, 10, 12.  
**Färbungsmethoden**, 2, 11.  
**Faussek, V.**, 3, 23.  
**Faxon**, 3, 23.  
**Fehner, G. Th.**, 4, 30.  
**Fehling, H.**, 5, 42.  
**Féré, C.**, 5, 47.  
**Fermente organ.**, 2, 11; 7, 60.  
 -- **oxydative**, 3, 24.  
**Feuchtigkeit**, 3, 16, 19, 25; 5, 43, 45.  
**Fibrin**, 7, 61.  
**Fibrinogen**, 7, 61.  
**Fickert, C.**, 13, 127.  
**Fische**, 4, 34; 5, 43, 45; 8, 70, 72;  
 9, 83; 11, 100; 13, 120.  
**Fischel**, 8, 71, 10, 87.  
**Fischer, A.**, 2, 11.  
**Fischer, E.**, 11, 97; 13, 127.  
**Fixierung, histolog.**, 2, 10  
**Flagellaten**, 3, 28; 4, 34, 35.  
**Fliegen**, 4, 34, 36.  
**Fliegenlarven**, 4, 31.  
**Flohkrebs**, 3, 23; 4, 34.  
**Flourens**, 4, 34, 35.  
**Fluchtreflex**, 4, 33.  
**Flugtiere**, 3, 21.  
**Flußkrebs**, 3, 21, 25; 4, 35.  
**Foges, A.**, 10, 91.  
**Forchhammer**, 7, 58.  
**Formaldehyd**, 2, 10.  
**Fortpflanzung, ungeschl.**, 6, 49 ff.  
**Fraise**, 9, 81; 10, 86.  
**Frazeur**, 5, 45.  
**Frédéricq, L.**, 3, 20, 21.  
**Friedenthal**, 11, 97.  
**Frings, C.**, 13, 129.  
**Frosch**, 5, 42, 45; 8, 69, 70; 9, 83;  
 10, 93; 11, 95; 12, 107.  
**Froststarre**, 13, 127.  
**Fuchs, R. E.**, 13, 127.  
**Fuld, E.**, 13, 122.  
**Fundulus**, 3, 24; 6, 51; 8, 70, 72.

- Furchung, 6, 52 ff.; 7, 58 ff.; 8, 67 ff.; 12, 114 ff.
- Fürth, O. v., 3, 18, 24, 26; 11, 100; 13, 120, 128.
- Galeruca tanacetii**, 9, 84.
- Galton, F., 12, 109, 110, 111.
- Galvanotaxis, 4, 30, 35.
- Gammarus pulex, 3, 23; 4, 34.
- puteanus, 3, 23.
- Gans, 11, 101.
- Garbowski, T., 6, 50, 51.
- Gasteropoda, 9, 82.
- Gastrula, 6, 51; 7, 62 ff.; 8, 73; 9, 76.
- Gastrulation, 7, 60; 8, 70, 71; 9, 77.
- Gayalbastard, 12, 108.
- Gebhardt, W., 13, 122.
- Geburtshelferkröte, 9, 84.
- Geckonidae, 10, 86.
- Gegenbauer, 10, 86.
- Gegenprozesse, einfache, 2, 14.
- komplexe, 2, 14; 6, 55.
- Gehäusebau, 2, 15; 5, 38, 40.
- Gelatine, 2, 9 ff.; 3, 19.
- Gele, 2, 9.
- Gentianaceen, 3, 22.
- Geologie, 13, 118.
- Geotaxis, 4, 30, 34, 35.
- Geotropismus, 4, 34.
- Geryonia, 8, 70.
- Geschlechtsreife, 5, 43.
- Gesetz:
- biogen, Grund-, 1, 2; 13, 118.
- „d. kleinsten Flächen“, 2, 14.
- „d. fixen Zellgröße“, 9, 77, 78.
- „Galtons“, 12, 109 ff.
- „Mendels“, 12, 111 ff.
- Gewöhnung, 3, 26 ff.; 5, 43; 12, 117.
- Giard, 6, 50; 53; 10, 86, 91; 11, 95, 96.
- Gifte, 3, 17 ff.; 4, 31; 5, 44; 11, 97, 98.
- Giftgewöhnung, 3, 26, 27.
- Gleichgewichtsorgane, 4, 34, 35.
- Glyzerin, 4, 31.
- Godelmann, 10, 86.
- Goldfisch, japanischer, 13, 123.
- Gönnner, 11, 105.
- Gonopteryx rhamnii, 13, 128.
- Gorilla, 11, 99.
- Graham, 2, 9.
- Greeley, A. W., 6, 51.
- Greenwood, M., 3, 19.
- Groom, T. T., 4, 36.
- Grottenolm, 3, 23; 9, 78.
- Gruber, 9, 79.
- Grünbaum, 11, 99.
- Guaita, G. v., 12, 107, 113.
- Gurwitsch, A., 7, 65.
- Guyer, 12, 117.
- Haacke, W.**, 12, 113.
- Haase, 10, 85.
- Haeckel, E., 1, 2.
- Haecker, V., 12, 106, 116.
- Hahn, 10, 91.
- Haller, A. v., 2, 8.
- Halmatogenese, 13, 129.
- Hamann, O., 3, 23.
- Hamburger, F., 11, 101.
- Harnstoff, 6, 50.
- Harrison, 11, 95, 96.
- Hatschek, B., 2, 8; 6, 49.
- Häutung, 2, 8; 1, 41, 42, 46.
- Hazen, 10, 88.
- Heape, W., 11, 97; 12, 108, 117.
- Heider, 2, 15; 6, 49.
- Heliotropismus, 4, 36; 5, 47.
- Helium, 13, 130.
- Helmholtz, H. v., 3, 22; 13, 130.
- Henne, 10, 92.
- Herbst, C., 5, 44; 7, 58 ff.; 8, 70; 10, 88, 92, 94; 11, 101, 102.
- Herlitzka, S., 6, 89; 9, 78.
- Hermann, 4, 34.
- Herold, 6, 49.
- Hertwig, O., 2, 8; 5, 47; 8, 68, 74; 10, 90.
- R., 6, 51, 53, 54; 8, 70.
- Hescheler, 10, 85, 89.
- Hess, W., 13, 122.
- Heterogonie, 11, 103.
- Heteromorphose, 3, 19; 10, 85, 87 ff.
- Heuschrecke, 13, 120.
- Hickson, S. J., 13, 121.
- Higgenbottom, J., 5, 47.
- St. Hilaire, G., 1, 2.
- Hirudinea, 9, 81.
- Hirsche, 2, 8; 10, 92.
- Hitzeakklimatisation, 3, 26.
- Hofer, 9, 79; 10, 88.
- Hofmeister, F., 2, 10, 12; 3, 24.
- Höhlennaaskäfer, 3, 23.
- Höhlenflohkrebs, 3, 23.
- Höhlenspinne, 3, 23.
- Holentoblastula, 7, 65.
- Hopkins, G., 13, 128.
- Howes, 10, 88.
- Huet, 3, 22.
- Huhn, 5, 42, 47; 11, 98, 101; 12, 112; 13, 121.
- Hund, 4, 32, 33; 13, 122, 123.
- Hummer, 10, 91.
- Huppert, 11, 97.
- Hybridisation, 12, 107 ff.
- Hydatina senta, 11, 103.
- Hydra, 3, 18; 9, 80, 81; 10, 88.
- fusca, 11, 95.
- grisea, 11, 95.

- Hydra viridis, 9, 80; 10, 85; 11, 95.  
 Hydroides dianthus, 10, 91.  
 Hydroidpolypen, 5, 45; 9, 80; 10, 87.  
 Hydrotaxis, 4, 30, 31, 32; 5, 47.  
 Hydrotropismus, 5, 47.  
 Hydroxylamin,  $NH_2OH$ , 3, 18.  
 Hydrozoa, 8, 74; 9, 81.  
 Hymenoptera, 10, 89.  
 Hypertrophie kompens., 10, 86, 90.  
 Hypertypie kompens., 10, 91.  
 Hypotypie, 10, 86 ff.
- Jäger, G.**, 12, 112.  
**Jakoby, M.**, 3, 24.  
**Javanaffe**, 11, 99.  
**Jensen, P.**, 5, 40.  
**Glyanassa**, 8, 71, 72.  
**Imagines**, 9, 82, 84; vgl. auch „Schmetterlinge“.  
**Imbibition**, 5, 41, 42.  
**Imbibitionswasser**, 5, 42.  
**Immunisierung**, 11, 98 ff.  
**Immunität**, 3, 26; 11, 97.  
**Impfung**, 3, 26.  
**Infektion**, 3, 26; 13, 124.  
**Infusorien**, 3, 17, 22; 4, 35; 5, 39, 40; 6, 48; 9, 79.  
**Insecta**, 4, 35; 5, 43; 6, 49; 7, 57; 9, 82, 83, 84; 10, 86, 90; 12, 116; 13, 120, 121.  
**Inzucht**, 3, 25; 12, 107.  
**Jod, J.**, 7, 63.  
**Joest**, 11, 95.  
**Joseph, H.**, 3, 26.  
**Irritabilität**, 2, 8; 3, 16.  
**Ishikawa**, 9, 80.  
**Isolysin**, 11, 101.  
**Judd**, 13, 120.  
**Iwanoff, E. J.**, 12, 108; 13, 119.
- Käfer**, 9, 84; 10, 90.  
**Kalilauge, KOH**, 3, 18.  
**Kalium, K**, 6, 51; 7, 59, 62.  
**Kaliumchlorid, KCl**, 7, 59 ff.  
**Kaliumoxalat,  $K_2C_2O_4$** , 7, 62.  
**Kaliumsulfat,  $K_2SO_4$** , 7, 59.  
**Kalzium, Ca**, 7, 59 ff.  
**Kalziumkarbonat,  $CaCO_3$** , 7, 59, 62, 63.  
**Kalziumchlorid,  $CaCl_2$** , 7, 62.  
**Kalziumoxyd,  $CaO$** , 3, 18.  
**Kalziumphosphat,  $CaHPO_4$** , 7, 59.  
**Kalziumsulfat,  $CaSO_4$** , 7, 59, 62.  
**Kammerer, P.**, 13, 125.  
**Kängurub**, 13, 122.  
**Kaninchen**, 11, 98 ff.  
**Kapaun**, 10, 92.  
**Karbonate**, 7, 59, 62.  
**Kastration**, 10, 91 ff.; 11, 102; 13, 128.  
 — parasitäre, 10, 91.  
**Katalysatoren**, 6, 55.  
**Katalyse**, 6, 55.  
**Kathodenstrahlen**, 3, 26.  
**Katze**, 4, 33; 5, 46; 13, 123.  
**Kaulquappen**, 4, 35; 5, 44, 47; 10, 89; 11, 96.  
**Keim**, 6, 49 ff.; 7, 57, 63.  
**Keimesminimum**, 9, 77 ff.  
**Keimplasma**, 6, 48 ff.; 12, 106, 112, 114.  
**Keimwert**, 8, 71; 9, 77 ff.  
**Kelvin Lord (Thomson)**, 13, 130.  
**Kernspezifikation**, 8, 67.  
**Kernteilung**, 5, 46; 9, 81.  
**Kerville, G. de**, 9, 84.  
**Kiang**, 13, 119.  
**King, H. D.**, 10, 89, 90, 92.  
**Knauer**, 13, 126.  
**Knochenfische**, 3, 20.  
**Knorpelfische**, 3, 20.  
**Knospung**, 6, 49; 10, 87.  
**Knowlton**, 5, 47.  
**Koagulation (d. Eiweiß)**, 2, 10, 11; 3, 25, 28.  
**Kohäsion**, 5, 39.  
**Kohlendioxyd  $CO_2$** , 3, 17; 6, 51; 7, 59.  
**Kohlenoxyd,  $CO$** , 3, 17.  
**Kohlenstoffverbindungen**, 2, 10.  
**Kohlwey, H.**, 12, 108, 113.  
**Kolibri**, 9, 78.  
**Kollmann**, 13, 125.  
**Kolloide**, 2, 9 ff.; 3, 28.  
**Koloradokäfer**, 3, 25.  
**Konzentration**, 3, 17 ff.; 5, 44, 45, 46; 6, 50 ff.; 8, 70; 13, 124, 125.  
**Konzentrationserhöhung**, 3, 21 ff.; 5, 44; 6, 50 ff.; 7, 64.  
**Kontaktwirkung**, 2, 11.  
**Kontraktilität**, 4, 29; 7, 61, 62; 9, 82.  
**Korschelt**, 2, 15; 6, 49; 11, 103.  
**Krabben**, 3, 20; 5, 46; 10, 88, 91; 13, 119; vgl. auch „Carcinus“.  
**Kraken**, 3, 20.  
**Kralik v. Meyerswalden**, 13, 119.  
**Krebse**, 2, 7; 3, 22, 23; 4, 34; 5, 41, 42; 9, 82; 10, 90, 93; 11, 99, 101; vgl. auch „Crustacea“.  
**Kreidl, A.**, 4, 34, 35.  
**Kreuzung**, 12, 107 ff.; 13, 118 ff.  
**Kristalloide**, 2, 9 ff.  
**Krüber, J. B.**, 10, 87.  
**Kronenaffe**, 11, 99.  
**Kröten**, 5, 42.  
**Krukenberg, C. F. W.**, 11, 100.  
**Kühn, J.**, 12, 108.  
**Kühne, W.**, 3, 17, 22.  
**Kyber**, 11, 104.

- Labilität** (d. Eiweiß), 2, 10; 4, 29.  
**Lacertidae**, 9, 82; 10, 86; vgl. auch „Eidechsen“.  
**Lamarek**, Ch., 1, 2; 13, 122.  
**Landois**, H., 97.  
**Lanice**, 6, 53.  
**Laodice**, 8, 70.  
**Lasioecampa pini**, 11, 102.  
**Lebendgewicht**, 5, 42.  
**Lebensgrenzen**, äußere, 3, 16 ff.  
**Le Dantec**, 6, 53; 9, 79.  
**Lenhossek**, M. v., 11, 103, 104.  
**Lepidoptera**, 13, 127.  
**Leporiden**, 12, 108; 13, 119.  
**Leptoderus Hohenwardtii**, 3, 23.  
**Lessona**, 9, 82.  
**Lethargie**, 13, 127, 128.  
**Leuciscus**, 8, 70.  
**Leuckart**, 11, 103.  
**Lewis**, 6, 55.  
**Leydig**, 11, 104.  
**Lichtwirkung**, 3, 16; 3, 22 ff.; 4, 35, 36; 5, 46.  
**Lillie**, 5, 49; 9, 79, 80, 81.  
**Limax variegatus**, 3, 23.  
**Linden**, Gräfin M. v., 13, 128.  
**Limnitis sibylla**, 13, 121.  
**Linné**, C., 1, 2.  
**Liriope**, 8, 71.  
**List**, Th., 3, 23.  
**Lithium**, Li, 6, 51; 7, 64, 65.  
**Lithiumbromid**, Li Br, 7, 65.  
**Lithiumchlorid**, Li Cl, 7, 64, 65.  
**Lithiumjodid** Li J, 7, 65.  
**Lithiumlarve**, 7, 64.  
**Lithodomus dactylus**, 3, 23.  
**Lokomotion**, 4, 29; 5, 38, 40, 41.  
**Loeb**, J., 3, 19, 20, 24; 4, 31, 34, 36; 5, 44, 45, 47; 6, 50 bis 55; 7, 58, 59, 60, 62; 9, 76, 77, 81; 10, 87; 12, 108.  
**Loeb**, L., 11, 96.  
**Loew**, O., 3, 17.  
**Löffler**, 11, 98.  
**Lombardini**, 5, 45.  
**Lubbock**, J., 4, 31.  
**Lumbricus**, 10, 85.  
**Lumbricidae**, 11, 95.  
**Lupus labrax**, 7, 63.  
**Lurche**, 13, 126.  
**Lydekker**, 10, 86.  
**Lymnea**, 3, 28.  
**Maas**, O., 1, 4; 8, 68, 71, 72; 13, 122.  
**Mach**, E., 4, 34.  
**Maefadyen**, A, 3, 25.  
**Maerura**, 3, 23.  
**Maggiorini**, C., 5, 46.  
**Magnesium**, Mg, 6, 51; 7, 59, 63, 64, 65.  
**Magnesiumchlorid**, MgCl<sub>2</sub>, 6, 50; 7, 59, 60.  
**Magnesiumsulfat** Mg SO<sub>4</sub>, 7, 59.  
**Magnetwirkung**, 4, 35; 5, 46.  
**Maja squinado**, 11, 99.  
**Maja verrucosa**, 11, 99.  
**Makrogamete**, 6, 49.  
**Mammalia**, 9, 82; vgl. auch „Säugetiere“.  
**Mantidae**, 10, 85.  
**Mantis religiosa**, 13, 121.  
**Marchand**, 11, 95.  
**Marienkäfer**, 4, 34.  
**Marshall**, W., 13, 121.  
**Maultier**, 12, 108, 113.  
**Maus**, 9, 78; 12, 107, 108, 113, 117; 13, 123.  
**Medusen**, 3, 19; 7, 57, 61; 8, 70, 71, 72.  
**Meerdattel**, 3, 23.  
**Meerschweinchen**, 11, 96; 13, 124.  
**Meerspinne**, 11, 99.  
**Meerwasseranalyse**, 7, 58.  
**Melanine**, 3, 24, 25, 26.  
**Melanismus**, 3, 26.  
**Melise**, 9, 84.  
**Mendel**, G., 12, 109 bis 117.  
**Menschenaffen**, 11, 97.  
**Merogonie**, 6, 53, 54; 12, 114.  
**Merrifield**, F., 13, 126.  
**Mesodermmikromere**, 8, 71, 72.  
**Metamorphose**, 5, 43; 13, 125.  
**Metazoa**, 3, 21, 27; 4, 31, 33; 6, 49; 8, 74; 9, 80, 81.  
**Metschnikoff**, 11, 98.  
**Miesmuscheln**, 3, 23.  
**Mikrogamete**, 6, 49.  
**Millais**, Sir E., 12, 108, 110, 117.  
**Mimikry**, 13, 121 ff.  
**Mitose**, 2, 8; 3, 16.  
**Molar agents**, 3, 16, 21 ff.; 5, 44.  
**Molekulargewicht**, 2, 10.  
**Moleschott**, J., 5, 46.  
**Molgula**, 12, 106.  
**Mollusca**, 8, 71, 74.  
**Monstra**, 10, 88 ff.; 13, 123.  
**Montgomery**, J. H. jun., 12, 106.  
**Monti**, 10, 93.  
**Morgan**, T. H., 6, 50, 51, 53; 8, 70, 71; 72; 9, 77 bis 83; 10, 85, 88, 89; 11, 96, 102, 104; 12, 106, 107, 114.  
**Morgenroth**, 11, 101.  
**Morphallaxis**, 9, 81.  
**Morphin**, 4, 31.  
**Morphologie**, experim., 1, 1. 4 ff.; 6, 48.  
 — kausale, 1, 4.  
 — rationale, 1, 4.  
**Morulae**, 6, 52.  
**Mücken**, 4, 36; 10, 94.

- Müller, E. 10, 87.  
 — J., 1, 2.  
 Muscheln, 5, 43.  
 Mutation, 12, 117; 13, 129.  
 Myogen, 3, 26; 11, 100.  
 Myogenfibrin, 11, 100.  
 Myoproteid, 11, 100.  
 Myosin, 3, 26; 11, 100.  
 Myriopoda, 9, 82; 10, 86.  
 Mytilus, 3, 23.  
 Myxomyceten, 3, 17; 4, 31, 32, 36.  
 Myzostoma, 8, 72.
- N**achtschmetterlinge, 4, 36.  
 Nährstoffe, 4, 31; 5, 41, 44.  
 Nahrungsaufnahme, 2, 8; 3, 16, 5, 40 ff.;  
 6, 48; 9, 81.  
 Nahrungsdotter, 7, 57.  
 Natrium, Na, 6, 51; 7, 59, 60.  
 Natriumbromid, Na Br, 7, 63.  
 Natriumchlorid, Na Cl, 3, 28; 7, 59,  
 60, 62, 63.  
 Natrium formicium, H CO<sub>2</sub> Na, 7, 59.  
 Natriumoxalat Na<sub>2</sub> C<sub>2</sub> O<sub>4</sub>, 7, 62.  
 Natronlauge, Na OH, 3, 18; 5, 44;  
 6, 50; 7, 59.  
 Natronsalicylikat, 4, 31.  
 Neal, H. V., 3, 27.  
 Nektonische Tiefseekrebse, 3, 23.  
 Nemertini, 8, 75; 9, 82.  
 Neotenie, 13, 125, 126.  
 Neottia nidus-avis, 3, 22.  
 Nervenloch, 3, 22.  
 Nervenanstrengung, 5, 43.  
 Nervenzellen, 3, 22.  
 Newport, 9, 84; 10, 86.  
 Nikotin, 3, 18.  
 Nitroverbindungen, 3, 18.  
 Noctua xanthographa, 9, 84.  
 Noll, 12, 108.  
 Nonne, 13, 129.  
 Nußbaum, 9, 80, 81, 83; 11, 103.  
 Nuttall, L., 11, 99.
- O**belia, 7, 61.  
 Oberflächenattraktion, 2, 10, 11.  
 Oberflächenenergie, freie, 2, 11.  
 Oberflächenspannung, 2, 9, 14, 15.  
 Oberflächenwirkung, 2, 11.  
 Ochse, 10, 92.  
 Ocneria dispar, 10, 92.  
 Octopus, 3, 20; 10, 89.  
 Ölding, N. v., 13, 125.  
 Ölseifenschäume, 2, 12.  
 Ontogenese, 1, 4, 5; 5, 44; 6, 48; 13, 118.  
 Orangutang, 11, 99.  
 Orchideen, 3, 22.  
 Organophysis, 13, 130.
- Orgya antiqua, 9, 84.  
 Orientierung, 3, 21; 4, 34, 36.  
 Ornithoptera, 13, 128.  
 Orthogenesis, 13, 130.  
 Orthoptera, 10, 85.  
 Osmotischer Druck, 3, 19, 20, 21, 23;  
 6, 50, 52; 7, 60.  
 Osmotische Druckschwankung, 5, 43.  
 — Energie, 2, 11.  
 — Befruchtung, 6, 50, 54, 55.  
 Ostwald, F., 6, 55.  
 Oudemans, 10, 92.  
 Ovulase, 6, 52.  
 Oxytricha, 4, 33.  
 Ozon, 3, 17.
- P**alaemon, 9, 82; 10, 88.  
 Palaemonetes, 10, 88.  
 Palaeontologie, 13, 118.  
 Palinurus, 10, 88.  
 Paludina, 3, 28.  
 Paludineilla opaca, 3, 23.  
 Pangenesis, 13, 121.  
 Panmixie, 13, 120.  
 Pantoffeltierchen, 4, 35, 37.  
 Pantopoda, 9, 81.  
 Papilio ajax, 13, 126.  
 — podalirius, 13, 128.  
 Papilionidae, 13, 127.  
 Paramaecium, 4, 35, 37.  
 — putrinum, 9, 79.  
 Parthenogenese, 6, 49 ff.; 11, 103, 104;  
 12, 106.  
 Parypfa, 10, 88.  
 Pasteur, L., 6, 48; 13, 124.  
 Pauli, W., 2, 9 bis 14; 3, 20; 6, 55.  
 Pavian, 11, 99.  
 Peebles, 9, 80; 10, 85, 88, 89, 90.  
 Perlhuhn, 11, 86.  
 Perrault, 10, 101.  
 Perückengeweiß, 10, 92.  
 Pferd, 11, 99; 12, 113; 13, 119, 123.  
 Pflüger, 12, 107.  
 Phalusia, 9, 77.  
 — mammillata, 12, 106.  
 Phase, 2, 12, 13.  
 Philodina roseata, 3, 19.  
 Philogenese, 1, 4; 13, 118.  
 Phosphor, P, 7, 59.  
 Photopathie, 4, 36.  
 Photophilie, 4, 36.  
 Photophobie, 4, 36.  
 Photoren, 4, 30.  
 Photorezeption, 4, 30.  
 Phototaxis, 4, 30, 35, 36.  
 Phototropismus, 5, 47.  
 Physa, 3, 28.  
 Physiologie, funktionelle, 1, 3; 4, 29.

- Physiologie, vergleichende, 4, 30.  
 Pick, 11, 99.  
 Piéri 6, 52.  
 Pieris brassicae, 13, 128.  
 Pierson, K., 12, 109, 110, 111.  
 Pigmentbildung, 3, 22 ff.; 7, 62.  
 Pilze, 3, 22.  
 Pisces 9, 82; vgl. auch „Fische“.  
 Piepers, M. C., 13, 121.  
 Placenta, 7, 57.  
 Planarien, 9, 80, 81; 10, 88, 89, 93.  
 Planorbis, 3, 28.  
 Plateau, 2, 14.  
 Plateau, P. F., 13, 120.  
 Platt, J. B., 4, 34.  
 Platysamia cecropia, 9, 84.  
 Plumularia, 10, 87.  
 Pluteus, 6, 50, 54; 7, 62, 64; 9, 76, 77.  
 Pluteusskelett, 7, 61 ff.  
 Polarisation (d. Gelatine), 2, 3.  
 Polarität (d. Eies), 8, 68, 72 ff.; 10, 87 ff.  
 Poll, R., 5, 42.  
 Polocyte, 12, 115.  
 Polymnia nebulosa, 7, 61.  
 Polyommatus phleas, 13, 126.  
 Polyp, 5, 47; 7, 63; 9, 79, 88.  
 Polystomella crispa, 9, 79.  
 Polytoma, 4, 35.  
 Porifera, 8, 74.  
 Porthesia, 6, 50.  
 Postgeneration, 8, 68; 9, 84.  
 Pouchet, G., 3, 22; 7, 61.  
 Poulton, E. B., 13, 120, 121, 123.  
 Praecipitate, 11, 99.  
 Praecipitine, 11, 99 ff.  
 Praeformationstheorie, 2, 8.  
 Praeponderanz, männliche, 13, 128.  
 Praepotenz, 12, 111.  
 Preßsaft (Samen-), 6, 51, 52.  
 Preyer, W., 4, 32.  
 Prorodon, 9, 79.  
 Prospektive Potenz, 8, 69 ff.; 9, 76.  
 — Bedeutung, 8, 69 ff.  
 Proteide, 3, 18.  
 Proteingifte, 3, 18.  
 Proteus anguineus, 3, 23, 9, 78.  
 Protozoen, 2, 14, 15; 3, 18, 19, 21, 26;  
 4, 31, 35; 6, 49; 9, 79, 80, 81.  
 Prowazek, S., 3, 26; 4, 31.  
 Przißram, H., 3, 16, 23, 24; 6, 49, 50;  
 9, 79 bis 82; 10, 85 bis 93; 11, 95,  
 96, 100; 13, 119.  
 Pseudomorphose, 2, 8.  
 Pseudopodium, 5, 40.  
 Psilura monacha, 13, 129.  
 Psychologie, physiologische, 4, 29, 30.  
 Psychophysik, 4, 30.  
 Quinton, 3, 20.  
 Rabes, 11, 95.  
 Rabl, C., 9, 78.  
 Rackelhuhn, 13, 119.  
 Radium, 3, 26; 13, 130.  
 Rafinesque, 12, 108.  
 Ramsay, W., 13, 130.  
 Rana esculenta, 5, 47; 11, 95.  
 — fusca, 5, 47; 9, 83.  
 — palustris, 11, 96.  
 — silvatica, 11, 96.  
 — virescens, 11, 96.  
 Rand, 9, 80; 10, 85.  
 Ratte, 12, 108; 13, 123.  
 Rauber, A., 5, 47.  
 Raupen, 10, 86; 13, 121.  
 Rawitz, 6, 53.  
 Réaumur, 9, 82.  
 Recessive, 12, 111, 112 ff.; 13, 129.  
 Redi, F., 6, 48.  
 Regeneration, 3, 22, 27; 5, 45; 6, 49;  
 9, 76 ff.; 10, 85 ff.; 11, 96; 13, 123.  
 Regenwurm, 3, 19; 10, 85, 88, 89.  
 Regression, 12, 110.  
 Reh, 10, 92.  
 Reinke, 1, 3.  
 Reizbarkeit, 2, 8; 3, 16.  
 Renilla, 7, 66.  
 Reparation, 9, 80 ff.  
 Reptilia, 5, 43; 7, 57; 10, 86; 11, 100.  
 Reststrahlen, 3, 26.  
 Reversion, 12, 110.  
 Rheotaxis, 4, 34.  
 Rhizopoden lobose, 5, 38.  
 Rhumbler, L., 5, 38, 39, 40.  
 Ribbert, O., 10, 90.  
 Richard, 10, 88.  
 Richtungskörper, 6, 53 ff.; 12, 115.  
 Ridewood, 9, 84.  
 Riechstoffe, 4, 31.  
 Rind, 11, 98.  
 Ringer, 7, 61.  
 Rippenquallen, 8, 71.  
 Ritter, 9, 81.  
 Rizema-Bos, 13, 123.  
 Rhode, F., 13, 123.  
 Röhrenwürmer, 5, 47; 10, 91.  
 Rohrzucker, 6, 50.  
 Romanes, G. J., 4, 33.  
 Röntgenstrahlen, 3, 26.  
 Rörig, 10, 91.  
 Rosenthal, 13, 123.  
 Rotatorien, 3, 19.  
 Roux, W., 1, 3, 4; 2, 15; 8, 67, 68, 69;  
 10, 93; 13, 122.  
 Roux, 11, 98.  
 Rubidiumchlorid, Rb Cl, 7, 64.

- Rubin, R., 10, 92, 93.  
 Rückendeckung, thigmotakt., 4, 33.  
 Rückert, 12, 116.  
 Rusconi, M., 5, 45.  
 Ryder, J. A., 13, 123.
- Sacculina**, 10, 91.  
 Sachs, 1, 3.  
 Saftdruck (innerer), 3, 19; 5, 42, 43.  
 Saisondimorphismus, 13, 126.  
 Salamandra atra, 13, 125.  
 — maculosa, 13, 125, 126.  
 Salmo fario, 9, 83.  
 — Trutta, 9, 83.  
 Salze, 2, 10; 3, 17 ff.; 6, 50; 7, 57, 65.  
 Saprophyten, 3, 22.  
 Saturnia pavonina, 9, 84.  
 Saturnidae, 11, 96; 12, 108.  
 Sauerstoff, O, 3, 17, 23 ff.; 4, 31;  
 6, 56; 7, 58.  
 Säugetiere, 4, 30, 31; 5, 42, 43; 7, 57;  
 9, 78; 10, 90; 11, 100.  
 Saunders, E. R., 12, 111.  
 — C. B., 13, 121.  
 Säuren, anorgan., 3, 17, 18; 6, 51;  
 7, 59.  
 — organ., 3, 18.  
 Schaf, 11, 98.  
 Schaper, A., 10, 93.  
 Schrecken, 12, 110 ff.  
 Schlangen, 3, 18.  
 Schmanekewitsch, W., 13, 124.  
 Schmetterlinge, 9, 84; 10, 86, 92;  
 11, 95, 97; 13, 126 ff.  
 Schmidt, K., 5, 46.  
 Schnecken, 2, 7; 3, 23; 4, 35; 8, 71;  
 9, 78.  
 Schneider, H., 3, 24.  
 — K. C., 8, 74.  
 Schultz, 9, 81.  
 Schultze, O., 8, 68; 11, 103.  
 Schütze, H., 99.  
 Schutzfärbung, 13, 120 ff.  
 Schwarz, F., 4, 35.  
 Schwefel, S., 7, 62, 63.  
 Schwefelsäure, H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 3, 19; 5, 42.  
 Schwein, 10, 90.  
 Schwerkraft, 3, 16, 21; 4, 34, 35; 5, 38,  
 46; 8, 68, 72.  
 Scolocida, 8, 74; 9, 81.  
 Scyphozoa, 8, 74.  
 Sechase, 3, 20.  
 Seeigel, 3, 22; 4, 33; 5, 44; 6, 49 ff.;  
 7, 63, 64; 8, 70, 72; 9, 77; 12, 113,  
 114; vgl. auch „Echinus“.  
 Seeigelsperma, 6, 54.  
 Seeliger, 6, 49; 8, 70; 12, 114.  
 Seeschildkröte, 3, 21.
- Seestern, 3, 20; 4, 32, 33; 6, 51; 9, 83;  
 10, 89, 90, 92.  
 Sehpurpur, 3, 22.  
 Seidenspinner, 6, 49.  
 Seitenkettentheorie, 3, 27.  
 Sekretion, 5, 41, 43.  
 Selbstbefruchtung, 12, 106.  
 Selbstdifferenzierung, 2, 7; 10, 93 ff.  
 Selbstzerstückelung, 9, 82.  
 Selektion, 3, 28; 12, 117; 13, 119 ff.  
 Selen, 7, 63.  
 Selenate, 7, 63.  
 Sepia, 3, 24.  
 Sepiola, 3, 19.  
 Sericaria, 9, 84.  
 Serpulidae, 5, 47.  
 Sertularia, 5, 47.  
 Shorthornrind, 12, 108.  
 Sidoriak, 9, 83.  
 Siebold, v., 6, 49; 11, 102.  
 Sipunculus, 3, 20.  
 Skelettbildung, 7, 62, 63.  
 Skorpion, 3, 18.  
 Soddy, F., 13, 130.  
 Solotnitzky, N. v., 13, 120.  
 Sommer, M., 13, 124.  
 Spaltpilze, 3, 18, 25, 26; 4, 35; 11, 98.  
 Spaulding, E., 6, 51, 55.  
 Spemann, H., 8, 69.  
 Spermachromosomen, 6, 53.  
 Sperma, 6, 49 ff.; 11, 103.  
 Spermaextrakt, 6, 52 ff.  
 Spermakern, 6, 53 ff.  
 Spermatozoon, 2, 7, 8; 3, 25; 4, 31;  
 6, 51 ff.; 11, 100, 103; 12, 115.  
 Spezifizität, 3, 25; 11, 95 ff.; 13, 118.  
 Sphaerechinus, 6, 52; 7, 60, 62, 64, 65;  
 8, 70; 9, 77.  
 Sphaerechinus granularis, 5, 44, 46.  
 Spilisoma lubricipeda, 13, 129.  
 Spinnen, 10, 85.  
 Spiro, K., 2, 10.  
 Spirogyra, 5, 45.  
 Spirostomum, 4, 34, 35.  
 Spitzmaus, 9, 78.  
 Spongilla, 3, 25.  
 Stachelhäuter, 4, 31; 7, 57.  
 Stahl, E., 4, 32, 36.  
 Stalita taenaria, 3, 23.  
 Standfuß, M., 3, 25; 11, 102, 105;  
 12, 107, 108; 13, 121, 126 bis 129.  
 Stange, G., 13, 126.  
 Statolithen, 4, 34, 35.  
 Staudinger, 13, 121.  
 Steinbrück, H., 12, 114.  
 Stenorrhynchus, 10, 91.  
 Stenostoma, 9, 81.  
 Stentor, 3, 27; 4, 35; 9, 79.



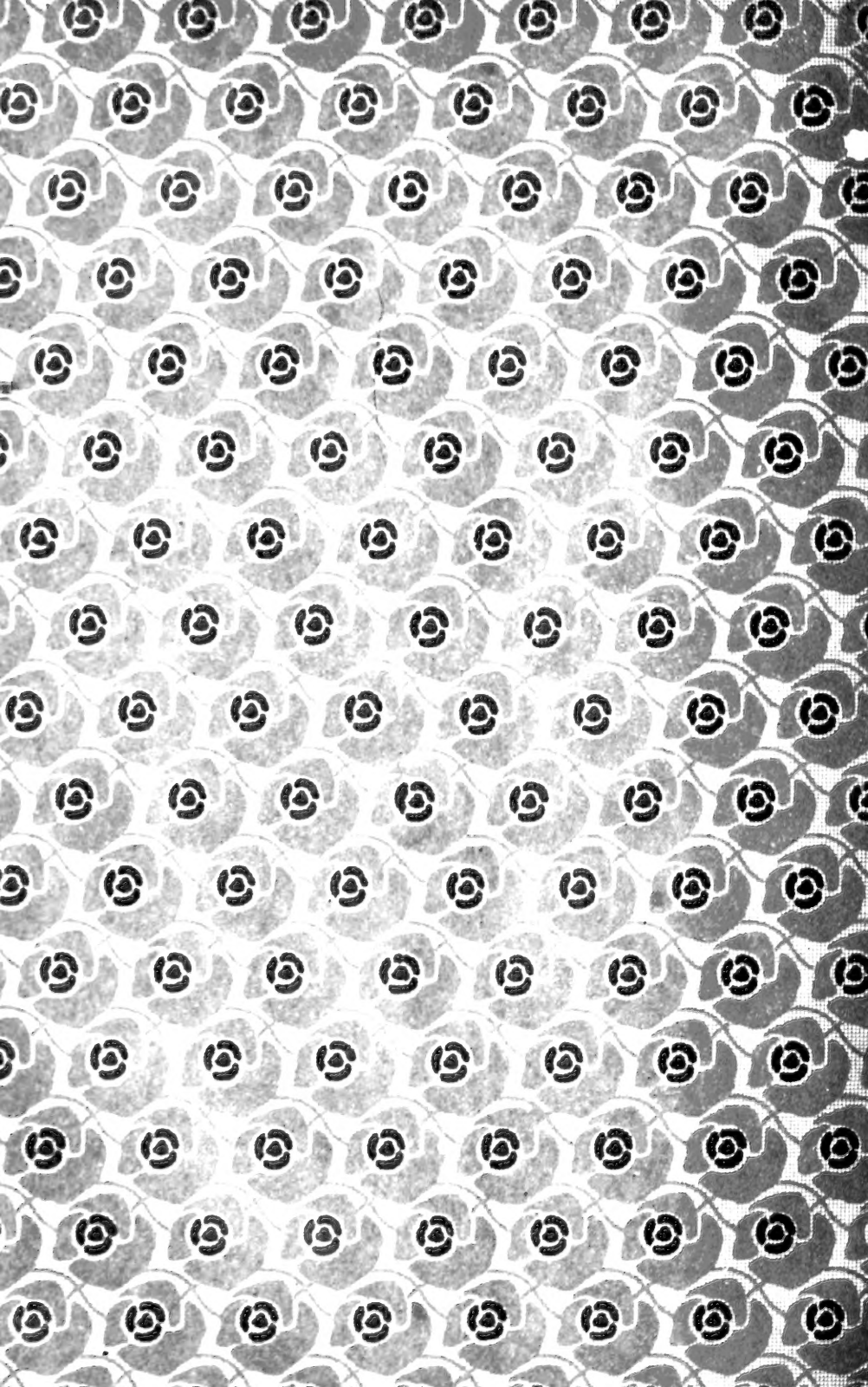
- Stentor coeruleus**, 9, 79.  
 — **polymorphus**, 9, 79.  
**Stern**, 11, 99.  
**Steuer**, A., 13, 125.  
**Stickstoff**, N, 3, 18.  
**Stickstoffverbindungen**, 3, 18.  
**Stoffe**, notwendige, 7, 57 ff.  
**Stoffwechsel**, 3, 17, 22; 4, 29; 5, 38 ff.  
**Strauß**, 3, 21.  
**Streckgastrula**, 9, 84.  
**Strongylocentrotus lividus**, 5, 47;  
 6, 50, 52; 8, 70, 72, 73; 12, 114.  
 — **purpuratus**, 12, 108.  
**Strontium**, Sr., 6, 51; 7, 64.  
**Strontiumoxyd**, Sr O, 3, 18.  
**Struktur**, funktionelle, 5, 45.  
 — (d. Protoplasma), 2, 11 ff.  
**Strychnin**, 6, 51.  
**Stylonichia**, 4, 35.  
**S ublimat**, Hg Cl<sub>2</sub>, 3, 18, 27; 6, 51.  
**Substitution**, 3, 18.  
**Sulfate**, 7, 59, 62, 63.  
**Superregeneration**, 10, 85, 89 ff.  
**Süß- und Salzwassergewöhnung**, 3, 26.  
**Süßwassermolusken**, 3, 28.  
**Sutton**, W. S., 12, 115, 116.
- Taschenkrebse**, 10, 88, 89.  
**Taube**, 4, 35; 11, 98, 101; 12, 117.  
**Taxis**, 4, 29 ff.; 5, 38.  
**Teilbarkeit** (d. Eisubstanz), 9, 76 ff.  
**Telegonic**, 12, 117.  
**Tellur**, 7, 63.  
**Tellurate**, 7, 63.  
**Tenebrio molitor**, 9, 84.  
**Tentakulata**, 8, 74.  
**Teratogenese**, 10, 85 ff.  
**Testacea**, 5, 40.  
**Tetrao medius**, 13, 119.  
**Thalassochelys**, 3, 21.  
**Thalassicola**, 9, 79.  
**Thermotoxis**, 4, 30, 36, 37; 5, 41.  
**Thigmotaxis**, 4, 30 ff.  
**Thigmatropismus**, 5, 47.  
**Thomson**, A., 12, 109; 13, 130.  
**Tichomiroff**, 6, 49.  
**Tierpsyche**, 4, 37.  
**Tintenfisch**, 3, 24.  
**Tonogamie**, 6, 50.  
**Tonotaxis**, 4, 30, 32; 5, 47.  
**Tornier**, G., 9, 84; 10, 86, 89, 90, 92.  
**Totenstarre**, 3, 26.  
**Totipotenz**, 8, 75.  
**Tower**, W. L., 3, 25.  
**Towle**, 9, 81.  
**Toxalbumine**, 3, 18.  
**Toxikologie**, 3, 17.  
**Toxine**, 11, 97.
- Toxopneustes**, 7, 65.  
**Trachelius**, 9, 79.  
**Trainierung**, 3, 26.  
**Transformismus**, 13, 118.  
**Transfusion**, 11, 97.  
**Transplantation**, 10, 93 ff.; 11, 95 ff.  
**Triton**, 9, 78; 10, 87, 89, 90, 92; 11, 95.  
 — **blasii de l'Isle**, 13, 119.  
**Trochophora**, 6, 51.  
**Trockengewicht**, 5, 42.  
**Trompetertierehen**, 3, 27; 4, 35; 9, 79.  
**Trophotaxis**, 4, 31.  
**Tropismus**, 5, 38 ff.  
**Tschermak**, E., 12, 117.  
**Tschistawitsch**, 11, 99.  
**Tselusi v. Schmidhoffen**, 13, 119.  
**Tubularia**, 5, 45; 7, 61; 10, 88.  
 — **mesembryanthemum**, 7, 61, 63.  
 — **penella**, 9, 80.  
**Tunicata**, 8, 71, 74; 9, 81; 12, 106.  
**Turgor**, 3, 19; 5, 42, 43.  
**Typhusbazillus**, 11, 98.  
**Tyrosin**, 3, 24.  
**Tyrosinase**, 3, 24.
- Uexküll**, J. v., 3, 22; 4, 30, 37.  
**Uhlenhuth**, 11, 99, 101.  
**Umwandlungsphysiologie**, 1, 4.  
**Urech**, F., 13, 127, 129.  
**Ursus arctos**, 12, 110.  
 — **maritimus**, 12, 110.  
**Urzeugung**, 6, 48.
- Vakuolenpulsation**, 5, 38 ff.  
**Vanessa Jo**, 9, 84; 13, 127.  
 — **prorsa**, 13, 121.  
 — **urticae**, 9, 84; 13, 121, 126, 127.  
 — **larve**, 3, 25.  
**Vanessidae**, 13, 127 ff.  
**Varanidae**, 9, 82.  
**Variation**, 1, 5; 10, 89; 12, 106, 117.  
 — **diskontinuierliche**, 10, 89; 13, 123.  
 — **homoeotische**, 10, 89.  
**Vasoperitonealblase**, 7, 65.  
**Veliger** (stadium), 8, 72.  
**Venus**, C. E., 13, 126.  
**Verbrennung**, 3, 22.  
**Verdunstung**, 3, 19; 5, 43.  
**Vererbung**, 1, 3; 12, 106 ff.  
**Vererbungsphysiologie**, 1, 5; 11, 102.  
**Vernon**, H. M., 5, 47; 12, 114.  
**Verschmelzung**, 10, 90, 94.  
**Vertebrata**, 8, 74; 11, 99, 100, 102,  
 105; 13, 123.  
**Vertretbarkeit** (d. Stoffe), 7, 63.  
**Verworn**, M., 3, 26; 4, 33, 35; 9, 79.  
**Virehow**, R., 13, 118.  
**Voechting**, 1, 3.

- Vögel, 5, 42, 43; 7, 57; 9, 78; 10, 90;  
11, 100; vgl. auch „Aves“.  
Vulpian, 10, 93.
- W**abentheorie, 2, 12.  
Wachstum, 2, 8; 3, 27; 5, 38 ff.;  
6, 48; 7, 57, 62.  
Walter, 8, 68.  
Waran, 9, 82.  
Ward, J., 13, 130.  
Warmblüter, 11, 98.  
Wärme (Wirkung d.), 3, 16, 25, 28;  
4, 36; 5, 46, 47; 6, 54, 55; 13, 126,  
127.  
Wärmestarre, 3, 26; 5, 46; 13, 127.  
Warren, E., 12, 106.  
Warnfarbe, 13, 118.  
Wassermann, 11, 99.  
Wasserstoff, H., 3, 17, 18; 6, 51; 7, 58.  
Wasserstoffchlorid, H Cl, 6, 51.  
Wasserstoffperoxyd, H<sub>2</sub> O<sub>2</sub>, 3, 17.  
Watson, 9, 84.  
Weismann, A., 1, 3; 2, 8; 8, 67; 9, 80,  
82; 10, 86; 11, 102, 104; 12, 106, 112,  
114, 115; 13, 120 bis 126.  
Weldon, W. F. R., 12, 111; 13, 119.  
Werner, 10, 86.  
Wetzel, 10, 88.  
Wheeler, N. M., 10, 94.  
Wiener, 13, 120.  
Wiesner, J., 1, 3.  
Wildesel (Kiang s. dort), 13, 119.  
Wilson, E. B., 6, 49, 53, 54; 7, 65;  
8, 70, 75; 10, 91, 93; 11, 95.
- Wimperbewegung, 7, 60 ff.  
Windle, B. C. A., 5, 46.  
Winkler, 6, 52.  
Wirbeltiere, s. u. Vertebrata.  
Wolff, C. F., 2, 8.  
— G., 10, 87, 92.  
Wolterstorff, W., 12, 119.  
Woods, F. A., 12, 111.  
Wundt, W., 4, 30, 34.  
Würmer, 7, 57.
- Y**akbastard, 12, 108,  
Yatsu, N., 8, 75.  
Yponomeuta malinella, 9, 84.  
Yung, E., 5, 44.
- Z**aunkönig, 9, 78.  
Zebra, 12, 113.  
Zeleny, Ch., 10, 91.  
Zellgröße, fixe, 9, 77 ff.  
Zellkern, 6, 53 ff.; 8, 67 ff.; 9, 79 ff.  
Zellsaft, 5, 41.  
Zeugung, 6, 48 ff.  
Ziege, 11, 98, 99, 101.  
Ziegler, 8, 70, 71.  
Zitronenfalter, 13, 128.  
Zoja, 8, 70, 71, 74; 11, 95.  
Zuchtwahl, natürl., 1, 3; 9, 82; 13, 121 ff.  
Zur Straßen, 10, 94.  
Zwergformen, arkt., 5, 46.  
Zwillingsbildung, 10, 89, 90.  
Zwitterbildung, 11, 102.  
Zyankalium, KCN, 6, 55, 56.  
Zygoneura, 8, 74, 75.









QL  
799  
P73

Przibram, Hans  
Einleitung in die experi-  
mentelle Morphologie der Tiere

BioMed.

PLEASE DO NOT REMOVE  
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

---

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

---

Przibram, Hans  
Einleitung in die experimentelle  
Morphologie der Tiere

