









Nicht einzeln im Buchhandel.

Handwritten text at the top right: "z sendceknami wyroka" and a signature "Godlewski".

---

---

# Physiologie der Zeugung.

Von **E. Godlewski** jun., Krakau.

Abdruck aus  
**Handbuch der vergleichenden Physiologie.**

Herausgegeben von  
**Hans Winterstein**  
in Rostock.

Band III, 2.

Verlag von GUSTAV FISCHER in Jena.

---

---



3770

344/55  
rcin.org.pl

150.-

# Inhaltsverzeichnis.

I.	Einleitung	S. 457
II.	Haupttypen der Zeugung	464
III.	Die ungeschlechtliche Zeugung	465
	A. Zeugung durch Teilung	465
	B. Zeugung durch Knospung	498.
	C. Zeugung durch Sporen	507.
	D. Zeugung durch Dauer- resp. Winterknospen, Gemmulen, Statoblasten	509.
	E. Die vegetative Fortpflanzung der Zellen im Organismus der Metazoen.	511
IV.	Die geschlechtliche Zeugung	518
	A. Der Begriff der geschlechtlichen Zeugung	518
	B. Die Bedingungen der Geschlechtstätigkeit in den Sexualdrüsen	522
	C. Die das Geschlecht bestimmenden Momente	534
	D. Geschlechtstätigkeit der männlichen Individuen	569
	E. Geschlechtstätigkeit der weiblichen Individuen	613
	F. Hermaphroditismus	648
	G. Vorbereitung des Eies zum Entwicklungsprozess	660
	H. Natürliche Parthenogenese	664
	J. Physiologie der Besamungs- und Begattungsvorgänge - Die Inzucht	679 787
	K. Der Befruchtungsvorgang	792
	Die künstliche Parthenogenese	805
	Kreuzung und heterogene Befruchtung	867
	Polyspermie	888
	L. Das Vererbungsproblem	915

## Literatur.

Zu	<u>I</u> - <u>III</u>	_____	S. 515
	<u>IV</u>		
	A - C	_____	565
	D - E	_____	642
	F	_____	659
	G - H	_____	677
	J	_____	771, 787, 791.
	K	_____	906
	L	_____	1015.

# Physiologie der Zeugung.

Von **E. Godlewski jun.**, Krakau.

---

## I. Einleitung, Genese des Lebens, Begriff der Zeugung.

In der so oft behandelten Frage nach dem Unterschiede zwischen der lebenden und der leblosen Substanz wird unter anderem die Genese der Organismen als ein Moment betont, welches die lebende Welt von der anorganischen Natur unterscheidet. Als wichtiger Unterschied zwischen den lebenden Wesen und den anorganischen Körpern wird hier namentlich die Fähigkeit der selbständigen Fortpflanzung angeführt, da dieser physiologischen Eigenschaft die lebenden Organismen ihre Genese einzig und allein verdanken. Diese für lebende Wesen charakteristische Eigentümlichkeit ist jedoch nicht so zu verstehen, daß alles, was nur lebt, also jeder lebende Organismus, während seiner ganzen Lebensdauer etwa die Fähigkeit besitzt, neue Organismen zu zeugen. Es gibt ja zahlreiche Lebewesen, deren Körperbau zur Zeugungsfähigkeit nicht heranreift, resp. diesem Zweck nicht angepaßt ist, wie z. B. bei verschiedenen Insekten („Arbeiterinnen“ bei Ameisen und Bienen); oft ist auch die Zeugungsfähigkeit im individuellen Leben sehr beschränkt, so daß sie sich nur für kurze Zeit äußert und der Organismus sodann weiter, ohne sich mehr fortzupflanzen zu können, ein rein vegetatives Leben führt. Aber trotz aller dieser Einschränkungen muß die Zeugungsfähigkeit als ein fundamentales Merkmal der jetzt lebenden Organismen betrachtet werden. Die Zeugungsfähigkeit der lebenden Materie liegt der ganzen Vermehrung der Organismen einzig und allein zugrunde, denn es gilt als eine wissenschaftlich bewiesene Tatsache, daß die Organismen spontan aus den Bestandteilen der anorganischen Natur nicht entstehen können.

Da die Lehre von der Deszendenz der Organismen in der Wissenschaft allgemein anerkannt ist, so drängt sich unwillkürlich die Frage nach der Genese der ersten Organismen auf unserer Erde auf. Dieses Problem wurde schon sehr oft erörtert, doch ist man bisher über hypothetische Erklärungen nicht hinausgekommen. Diese Hypothesen stützen sich entweder auf die Voraussetzung, daß die lebende Materie einmal aus der anorganischen Welt entstanden ist, und zwar in einer Zeit, als auf unserer Erde ganz andere Verhältnisse herrschten, welche die Urzeugung

möglich machten, oder es wird von manchen Theoretikern angenommen, daß die lebende Substanz nie zu entstehen brauchte, weil sie immer bestanden habe; hat es auf unserer Erde einmal keine lebenden Organismen gegeben, so können sie wohl in ihren kleinsten Partikelchen von einem Himmelskörper auf den anderen und auf die Erde übertragen worden sein. Besonders in neuerer Zeit hat diese letzte Annahme eine größere Anzahl von Anhängern gefunden.

Es kann unmöglich meine Aufgabe sein, mich hier über alle Hypothesen über die Entstehung des Lebens auf unserer Erde, resp. Ueberwanderung desselben auf die Erde zu verbreiten. Ich möchte diese Anschauungen nur ganz kurz andeuten, um so mehr da sich deren Voraussetzungen mit unseren jetzigen Kenntnissen nicht gut vereinbaren lassen, so daß ihr hypothetischer Charakter sofort in die Augen fällt.

PREYER (78) betrachtete die im feuerflüssigen Zustande sich befindende Erde als einen riesigen Organismus, und das jetzt lebende Protoplasma galt ihm als Ueberbleibsel desselben, das bei fortschreitender Temperaturabnahme in den Zustand der „Totenstarre“ übergegangen ist. Diese Hypothese kann selbstverständlich mit unseren jetzigen Anschauungen über die Lebenserscheinung in keiner Weise in Einklang gebracht werden. Mit Recht weist VERWORN (92, p. 371) darauf hin, daß wir doch der Erde im Zustande der feurigglühenden Masse die Eigenschaft des Stoffwechsels nicht zuschreiben können, und gerade dieser Stoffwechsel im Eiweiß ist es, „was das Leben im Organismus ausmacht, worin sich dieser vom toten Organismus unterscheidet“. Diese Fassung des Lebensbegriffes, wie sie PREYER in seiner Hypothese annimmt, ist heutzutage unmöglich, und somit fällt seine Hypothese in sich zusammen.

Nur historische Bedeutung hat meiner Ansicht nach auch die früher hoch geschätzte Hypothese von PFLÜGER (73). Dieser Forscher erklärt sich als Anhänger der Urzeugungslehre. Die Urzeugung, welche in unserer Zeit in den jetzt auf der Erde herrschenden Verhältnissen unmöglich ist, hat nach PFLÜGERS Ansichten in den früheren geologischen Perioden wohl stattfinden können. Auf Grund seiner Experimente erblickt er den Unterschied zwischen dem toten Eiweiß und der lebendigen Materie, aus welcher die Organismen zusammengesetzt sind, nach seiner damaligen Auffassung in der Fähigkeit der Selbstersetzung, welche jeder lebenden Substanz zukommt, und gelangt ferner zu dem Schluß, daß diese Fähigkeit der Selbstersetzung auf den intramolekulär im lebenden Eiweiß gebundenen Sauerstoff, welcher bei der Atmung der lebenden Materie in die Eiweißmoleküle eingefügt wird, zurückzuführen ist. Die intramolekulare Umlagerung des Kohlen- und Wasserstoffes in Gegenwart dieser Sauerstoffatome kann das Entstehen der stabilen Moleküle von Kohlensäure und Wasser zur Folge haben.

Außer diesem physiologischen Unterschied zwischen dem lebenden und dem toten Eiweiß soll nach PFLÜGERS Ansicht noch ein anderer von mehr chemischer Natur bestehen. Er glaubt nämlich, daß das lebende Eiweiß immer die Cyangruppe enthält, welche im toten Eiweiß nicht vorhanden ist. Bei den Prozessen, welche der Bildung der lebenden Substanz aus dem Nahrungseiweiß zugrunde liegen, spielt die Verbindung der Stickstoffatome mit den Kohlenstoffatomen zu

Cyanradikal eine hervorragende Rolle; es ist auch wahrscheinlich, daß bei diesem Prozeß eine gleichzeitige Wärmebildung stattfindet. Diesem Umstande schreibt PFLÜGER eine sehr große Bedeutung zu, da durch Aufnahme der Cyangruppe in die Zusammensetzung des lebenden Eiweißes die innere Energiemenge dieses Stoffes beträchtlich vergrößert wird, was mit der besprochenen Fähigkeit der Selbstzersetzung wieder im innigen Zusammenhang steht. Auf Grund dieser Voraussetzungen über die chemischen und physiologischen Eigenschaften des lebenden Eiweißes stellt sich PFLÜGER die Entstehung desselben folgendermaßen vor. Er glaubt, daß den Kern dieses Problems die Entstehung des Cyanradikals bildet. Da Cyan und Verbindungen mit dieser Gruppe nur dann entstehen können, wenn Stickstoffverbindungen und Kohlenstoff bei sehr hoher Temperatur zusammengebracht werden, so liegt die Vermutung nahe, daß die Zeit, wo der Erdball sich noch im feurigen, glühenden Zustand befand, die beste Gelegenheit zur Entstehung dieser Verbindungen bot. Auf die Zersetzungsfähigkeit der Verbindungen der Cyangruppe und die Polymerisierung dieses Radikals im Laufe der Zeit und der sich verändernden äußeren Bedingungen führt PFLÜGER die Entstehung des lebenden Eiweißes zurück.

Wir können hier nicht alle Argumente PFLÜGERS einzeln kritisch besprechen, sondern müssen uns auf die Bemerkung beschränken, daß ein großer Teil seiner Prämissen im Lichte der modernen Untersuchungen der Chemiker einfach unhaltbar erscheint. In der Zeit, wo PFLÜGER mit seiner Hypothese auftrat, war die Struktur und Genese des Eiweißmoleküls bedeutend weniger bekannt als jetzt; heute kann man über die Schwierigkeit der Ausbildung des lebenden Eiweißmoleküls aus der Cyangruppe nicht mehr so leichten Herzens hinweggehen.

Eine andere Erklärung des Problems der Entstehung des organischen Lebens auf der Erde versuchte ALLEN (1). Er betrachtet Stickstoff und Sauerstoff als jene Bestandteile der lebenden Eiweißmoleküle, welche den Lebensvorgängen die charakteristische Zersetzungseigentümlichkeit verleihen. Der Sauerstoff verbindet sich einmal mit Stickstoff, dann wieder mit dem Wasserstoff oder Kohlenstoff, und so beruht jede vitale Tätigkeit auf der Wanderung des Sauerstoffes vom Stickstoff oder zum Stickstoff und vice versa.

Die Entstehung der lebenden Materie wurde erst durch Vorhandensein des Wassers auf der Erde ermöglicht. Nach ALLENS (1) Ansicht bildeten sich in der Erdatmosphäre bei den starken elektrischen Entladungen Ammoniak und Stickstoffoxyde, wurden nachher vom Regen mitgerissen und befanden sich in dem auf der Erdoberfläche angesammelten Wasser. Da in dem Wasser Kohlensäure und verschiedenste Salze, Säuren und Alkalien gelöst enthalten waren, so konnten dabei mannigfache Verbindungskombinationen durch gegenseitige Wechselbeziehung entstehen, und daraus konnte auch die lebende Materie resultieren.

Die Hypothese ALLENS scheint mir das ganze Problem gleichfalls nicht zu erklären. Wenn sie zutrifft, so sollte man unbedingt auch jetzt die Urzeugung postulieren: Es ist doch eine wissenschaftlich nachgewiesene Tatsache, daß auch jetzt während der elektrischen Entladungen Stickstoffverbindungen in der Atmosphäre entstehen und mit dem Regen niedergelassen werden, ein Vorgang, welcher bekanntlich in dem Prozeß

der Stickstoffzirkulation in der Natur eine bedeutende Rolle spielt. Im Wasser sind auch jetzt verschiedene Substanzen gelöst enthalten, welche wir als Bestandteile des Eiweißes kennen, und dennoch wird niemand jetzt die Möglichkeit der Urzeugung in der Natur ernst nehmen. Von der Möglichkeit des Zusammenbringens aller Bestandteile des Eiweißes in der Natur bis zu einer solchen Verbindung, wie sie dem lebenden Molekül zugrunde liegt, ist es so weit, daß diese Erscheinung einer ganz besonderen Erklärung bedarf. Ich bin der Meinung, daß in der bisherigen Literatur überhaupt keine einzige Hypothese existiert, welche die Entstehung der lebenden Materie wahrscheinlich machen, geschweige denn diesen Prozeß erklären könnte.

So viel über die hypothetische Erklärung der Lebensentstehung durch Urzeugung.

Ich muß nur noch folgendes bemerken: Wenn alle bisherigen Bemühungen, die Genese der lebenden Materie durch Urzeugung zu erklären, welche in den früheren geologischen Perioden stattgefunden haben soll, sich als so ganz erfolglos erwiesen haben, so verdienen die von Zeit zu Zeit in die Öffentlichkeit dringenden, Sensation erregenden Angaben, daß es gelungen sei, aus den leblosen Substanzen die lebendige Materie künstlich zu erzeugen, um so weniger Vertrauen. Darauf brauchen wir also hier nicht näher einzugehen, und ich verweise hier bloß auf die sehr treffenden Bemerkungen von W. Roux (86), welcher mit Recht betont, daß die unrichtigen Folgerungen auf diesem Gebiete oft auf mangelhafter Kenntnis des Wesens der Lebenserscheinungen beruhen.

Ich habe bereits oben bemerkt, daß eine ganze Reihe von Naturforschern — darunter auch die hervorragendsten — die Ansicht vertritt, daß man die Urzeugungslehre aufgeben und die Frage nach der Genese des Lebens auf der Erde überhaupt ganz anders formulieren müsse. Man sollte eigentlich das Problem so fassen, wie die lebendige Materie auf die Erde gekommen ist. Man stützt sich hier auf die Hypothese der Panspermie, nach welcher die Lebenssamen in den Räumen des Weltalls umherirren und, wenn sie in dieser Wanderung auf einen Boden geraten, auf dem sie günstige Lebensbedingungen finden, sich dort vermehren können und das Leben weiter fortpflanzen.

Der Grundgedanke dieser Hypothese stammt von H. E. RICHTER (81, 82), welcher damit die Deszendenzlehre zu vervollkommen suchte. Aber nicht die ganze Theorie RICHTERS wurde von den Autoren angenommen. Das Prinzip der Lehre von der Panspermie, daß nämlich die Räume des Weltalls Lebensanlagen enthalten, hat auch in unseren Zeiten viele Anhänger und steht mit unserem gegenwärtigen Wissen in keinem Widerspruch. Dagegen wurden die Anschauungen von RICHTER und Lord KELVIN, daß die lebendige Materie durch Meteorite von einem Himmelskörper auf einen anderen übertragen werden könnte, später allgemein als nicht stichhaltig erkannt.

Diese Hypothese der Panspermie wurde später von F. COHN, sodann von Lord KELVIN in seiner Präsidialrede von der britischen Naturforscherversammlung in Edinburg eingehender besprochen, am gründlichsten wurden jedoch die Anschauungen der Panspermie in den letzten Jahren (1907 u. 1908) von dem berühmten schwedischen Physiker SVANTE ARRHENIUS (2, 3) in seinen Arbeiten: „Das Werden der Welten“ und „Die Vorstellung der Weltgebäude im Wandel der

Zeiten“ bearbeitet und vervollkommnet. ARRHENIUS bespricht kritisch die früheren Ansichten, daß lebender Same durch fallende Meteorite an einen bestimmten Platz, wie etwa auf die Erde, getragen werden könnte; er glaubt, daß die Partikelchen der lebendigen Materie im Weltall keinen Anfang haben können, in den Räumen des Kosmos umherirren und von einem Himmelskörper auf einen anderen herübergebracht werden. Nun drängt sich die Frage auf, welche Kräfte es sind, die diese Wanderung vermitteln. Zur Erklärung dieses Problems muß man vor allem annehmen, daß diese Lebenssamen sehr klein sind; sie dürfen den Durchmesser von 0,00016 mm nicht überschreiten. ARRHENIUS (2) weist auf die Ansichten der Forscher hin, welche die Annahme der Existenz so kleiner Lebenssamen nicht ausschließen, und erklärt den Transport so kleiner Partikelchen im Weltall, wenn sie überhaupt vorhanden sind, folgendermaßen: „Wir nehmen beispielsweise an, daß sie von unserer Erde wandern sollen, um auf andere Planeten zu gelangen. Wenn man die Kräfte solcher Wanderung erforscht, kann man auch verstehen, wie sie den umgekehrten Weg zurücklegen mußten, um z. B. vor Jahrtausenden von fremden Planeten auf unseren Erdball zu gelangen. So leichte Partikelchen können sogar gegen die Wirkung der Schwerkraft von den Luftströmungen mitgeführt werden, bis sie hinauf in äußerst dünne Luftschichten hinaus gelangen“. ARRHENIUS schätzt diesen Weg auf 100 km Höhe. Es ist jedoch selbstverständlich, daß mit den Luftströmen auch die leichtesten Partikelchen noch immer nicht aus der Atmosphäre hinausgebracht werden könnten. Aber eben in solcher großen Höhe, wie 100 km, treten die strahlenden Erscheinungen des Nordlichtes auf, welches auf Entladung großer Mengen negativ elektrisch geladener, von der Sonne kommender Staubpartikelchen beruhen soll. Die Partikelchen, welche Lebenssamen bilden, nehmen, in diese Zone angelangt, die elektrische Ladung von dem Samenstaub auf und werden infolgedessen von der Ladung der anderen Partikeln in das Aethermeer des Weltenraumes hinausgestoßen. Sind die kleinen Lebenssamen auf diese Weise außerhalb des Wirkungskreises der Schwerkraft gelangt, so können sie durch den Strahlendruck der Sonne weiter in den Weltenraum getrieben werden. ARRHENIUS gibt eine Ueberschlagsrechnung, wie es zugehen müßte, damit ein solcher Mikroorganismus sich von der Erde loslöste und vom Strahlendruck der Sonne hinaus in den Weltraum getrieben würde. Er berechnet, wie viel Zeit diese Wanderung in Anspruch nehmen müßte, wenn er die einzelnen Planeten unseres Sonnensystems erreichen sollte.

ARRHENIUS zitiert auch die Literaturangaben, aus denen hervorgeht, daß solche Mikroorganismen, z. B. Sporen, die niedrige Temperatur, den Mangel an Feuchtigkeit und die Wirkung des Lichtes aushalten können, ohne ihre Keimungsfähigkeit einzubüßen.

Ich verweise im übrigen auf die Arbeiten von ARRHENIUS und möchte nur noch hervorheben, daß auch diese Lehre, so überzeugend sie auch vielleicht erscheint, doch nur als Hypothese gelten kann. ARRHENIUS selbst bemerkt, „daß wenig Aussicht vorhanden ist, daß man die Richtigkeit dieser Lehre direkt durch Untersuchung der aus der Luft niederfallenden Samen wird beweisen können“.

Aus diesen kurzen Bemerkungen ist also zu ersehen, wie mangelhaft unsere Kenntnisse von der Genese des Lebens auf der Erde noch sind, und tatsächlich ist wenig Aussicht vorhanden, daß es uns

gelingen sollte, auf diesem Gebiete über bloße Hypothesen hinauszukommen.

Ist jedoch die erste Genese des Lebens auf der Erde unbekannt, ist nicht einmal die Frage entschieden, ob das Leben seinerzeit durch Urzeugung entstehen konnte, oder ob die lebende Substanz im Weltall ewig war, wie die anorganische Materie, so sind unsere Kenntnisse über den Ursprung der jetzt lebenden Organismen vollkommen gesichert. Wir wissen, daß die Organismen sich vermehren können, daß zwar die Existenz eines jeden Individuums beschränkt ist, daß es aber die Fähigkeit besitzt, eine mit Entwicklungspotenz ausgestattete Nachkommenschaft zu erzeugen. Die Physiologie dieser vitalen Erscheinung soll den Gegenstand dieses Kapitels bilden.

\* \* \*

Unter der Zeugung verstehen wir das Geschehen, welches sich darin äußert, daß die lebende Materie aus den Bestandteilen ihres eigenen Körpers die Anlage produziert, welche nach ihrer Lösung von dem Stammorganismus im Laufe der Entwicklungsvorgänge ein neues, dem elterlichen Organismus (resp. den elterlichen Organismen) ähnliches Wesen auszugestalten vermag.

In neuerer Zeit hat besonders C. CHILD (15) auf Grund ausgedehnter Studien über die Restitution und Vermehrung der Organismen das Problem der Bildung neuer Lebewesen einer gründlichen Analyse unterzogen. Er kommt zu dem Schluß, daß die Zeugung als Folge der Isolation gewisser Teile des Organismus aus dem Zusammenhang seiner Totalität zu betrachten ist. In seinen Erwägungen geht CHILD von dem Standpunkte der zahlreichen Wechselbeziehungen zwischen den Bestandteilen eines jeden Organismus aus. Auch das allereinfachste Lebewesen ist aus mehreren Bestandteilen zusammengesetzt, deren Funktionen in gewissem gegenseitigem Verhältnis zueinander stehen. Diese gegenseitige Wechselbeziehung der Organe resp. ihrer Funktionen wird als Korrelation aufgefaßt. „Die Korrelation ist das beständige Verhältnis der Erscheinungen, welches die Möglichkeit der Zusammenfassung einer Gruppe derselben zu einer Einheit bedingt.“

Die Korrelation kann nach C. M. CHILD in drei Haupttypen hervortreten: „erstens die mechanische Massenkorelation, welche Roux als die passive Umformung von Teilen durch sich ändernde Nachbarteile, sowie auch die passive Formung aktiv sich ändernder Teile durch äußere, der intendierten Aenderung Widerstand leistende Teile definiert; zweitens die dynamische Korrelation, welche die physikalischen oder chemischen oder zusammengesetzten von Molekül zu Molekül oder von Teilchen zu Teilchen geleiteten Vorgänge einschließt; und drittens die zum Teil mit der sogenannten chemischen Korrelation identische materielle Korrelation, welche durch spezifische oder durch besondere Aggregat- oder andere elektrische Zustände charakterisierte, von Teil zu Teil transportierte Substanzen vermittelt wird. Kurz die „physiologische“ Korrelation kann durch mechanische Bedingungen, physikalische und chemische Vorgänge und Substanzen stattfinden.“

Aus dieser korrelativen Wechselbeziehung können eventuell gewisse Zellelemente resp. Komplexe derselben entweder physikalisch oder physiologisch isoliert werden. Die physikalische Isolation kann z. B. durch mechanische Eingriffe zustande kommen; die physiologische Isolation dagegen kann auf verschiedene Weise veranlaßt werden:

1) Die Isolation infolge des Wachstums, und zwar eines gleichmäßigen oder mehr lokalisierten, auf bestimmte Teile des Organismus beschränkten Wachstums.

2) Die Isolation aus dem korrelativen Zusammenhang infolge der verminderten Tätigkeit eines dominanten Organes kann oft besonders in der Pflanzenwelt beobachtet werden. Es ist z. B. bekannt, daß dem Hauptvegetationspunkt an den pflanzlichen Organismen eine dominante Rolle zukommt und daß seine Funktion im innigen korrelativen Zusammenhang mit den seitlichen Teilen steht. Nun wissen wir auf Grund der experimentellen Studien, daß durch Verminderung der Tätigkeit eines solchen Teiles die seitlichen Zweige in den Zustand der physiologischen Isolation geraten, was sich durch Entfaltung ihrer Bildungskraft äußert. Diese Verminderung der Tätigkeit des Hauptvegetationspunktes kann sowohl durch seine Verletzung oder Eingipsung als auch durch die Einführung in eine Wasserstoffatmosphäre zustande gebracht werden.

3) Die Isolation durch verminderte Uebertragungsfähigkeit des Substrates wurde sowohl bei Pflanzen (Mc. CALLUMS Versuche über lokales Anästhesieren am Stengel von *Phaseolus*, das die Bildung der Adventivwurzeln oberhalb der anästhesierten Stelle zur Folge hat) als auch bei den Tieren, bei denen besonders die Degenerationserscheinungen an den Organen nach Verletzung des entsprechenden Teiles des Nervensystems allgemein bekannt sind, beobachtet.

4) Endlich kann nach CHILD die Isolation durch verminderte Rezeptivität des zu isolierenden Teiles veranlaßt werden.

Die Folgen der physiologischen Isolation können sich auf verschiedene Weise äußern, je nach der Beschaffenheit des Teiles der eben isolierten lebenden Materie und nach dem Grad der vollzogenen Isolation. Hinsichtlich der Beschaffenheit der isolierten Organismuskomponenten muß bemerkt werden, daß es sich hier hauptsächlich um den Grad der Regulationsfähigkeit resp. um die Quantität der Bildungspotenz handelt. „Bei genügender Regulationsfähigkeit kann ein neues Ganze infolge einer nach Art und Grad hinreichenden physiologischen Isolation eines Teiles entstehen. Bei begrenzter Regulationsfähigkeit aber kann die Vermehrung, auch wenn eine vollständige Isolation des Teiles stattfindet, nur eine partielle sein, und endlich kann im Falle der Regulationsfähigkeit des betreffenden Teiles die Isolation im günstigsten Fall nur eine Selbsterhaltung oder eine Selbstdifferenzierung zur Folge haben (C. M. CHILD, 15, p. 59).

Daraus ergibt sich also, daß die Möglichkeit für die Entstehung eines neuen Lebewesens nur dann gegeben ist, wenn eine Zelle resp. ein Zellenkomplex vom Organismus aus dem korrelativen Zusammenhang physiologisch isoliert wird, und zwar wenn diese isolierten Komponenten totipotente Bildungsfähigkeit besitzen. Die Erzeugung eines neuen *Hydra*-Organismus aus der Knospe, die Entstehung eines jungen Individuums aus einem Stolostücke von einer Ascidie, die Entwicklung irgendeines höheren Organismus aus den Geschlechts-

elementen, kurz gesagt, die Erzeugung einer neuen Generation aus dem vom elterlichen Organismus produzierten morphologischen Ausgangspunkt für den neuen Entwicklungszyklus kann auf die oben ausinandergesetzten Prinzipien zurückgeführt werden.

Ich muß jedoch betonen, daß die Isolation selbst nach meiner Auffassung nicht als Auslösfaktor der Entwicklung gelten kann, sondern vielmehr als Grundlage für die Ausbildung einer gewissen Beschaffenheit derjenigen Elemente, welche nach bestimmter Entwicklungserregung ihre Bildungskraft zu entfalten vermögen. Die Ansichten von CHILD (15) bilden eigentlich nicht die Erklärung der Zeugungerscheinung, sie können jedoch als ein weiterer Schritt in der Behandlung der Frage nach der Entstehung der Anlagen für die Schaffung neuer Lebewesen auf dem Wege der Zeugung aufgefaßt werden. Ich glaube jedoch, daß eine Erklärung des Prozesses der Fortpflanzung auch deshalb nicht erzielt ist, weil eine weitere Analysierung des Begriffes der „Korrelation“ und „Isolation“ in dieser Hypothese bisher unmöglich erscheint und ein Zurückführen dieser Begriffe auf näher nicht bekannte chemische und physikalische Prozesse vorläufig nur als Beschreibung gelten muß.

Außerdem ist das ganze Problem der Bildungspotenz noch lange nicht erklärt, und für die Hypothese der Fortpflanzung wären die näheren Kenntnisse darüber eben von prinzipieller Bedeutung. Wir haben aus den oben besprochenen Bemerkungen gesehen, daß die Isolation nur in dem Fall der Ausbildung einer Anlage von neuen Lebewesen zugrunde liegen kann, wenn der betreffenden isolierten Partie der lebenden Substanz totipotente Bildungskraft innewohnt. Doch ist die Hypothese von CHILD als ein wichtiger Schritt in der Analyse der Zeugungerscheinungen aufzufassen.

## II. Haupttypen der Zeugung.

Die Anlage, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bilden soll, besteht bei vielen Tier- und einer noch größeren Anzahl von Pflanzenformen nur aus einem einzigen Zeugungsgebilde. Diesen Zeugungstypus nennen wir monogen oder ungeschlechtlich oder vegetativ. Das Gebilde, welches dem elterlichen Organismus seine Entstehung verdankt, das oft einen integralen Teil seiner Struktur vorher gebildet hat, kann ein- oder mehrzellig sein, bildet jedoch an und für sich ein morphologisches Ganze und kann seine Entwicklungspotenz ohne Anteil eines anderen Zeugungsgebildes in entsprechenden äußeren Bedingungen aktivieren. Je tiefer wir zu den einfach organisierten Tierformen herabsteigen, desto häufiger stoßen wir auf diese Zeugungsform; im Bakterien- und Pflanzenreich ist dieser Fortpflanzungstypus so verbreitet, daß sich nur sehr wenige Pflanzenfamilien aufzählen lassen, die sich nicht auf vegetativem Wege vermehren können.

Der ungeschlechtlichen (monogenen, vegetativen) Zeugungsform wird der geschlechtliche (sexuelle, digene, amphigene) Zeugungstypus entgegengestellt.

Die Anlage, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung der nächsten Generation bildet, besteht hier aus zwei morphologisch differenzierten, oft morphologisch verschiedenen Zeugungsgebilden, welche voneinander unabhängig, am häufigsten von zwei besonderen Organismen produziert werden. Die diesen Zeugungsgebilden inwohnende Entwicklungspotenz wird erst durch den Kopulationsvorgang aktiviert. Die bei den sexuellen Fortpflanzungstypen produzierten Zeugungsgebilde sind stets unicellulär, was bekanntlich bei der vegetativen Zeugung nicht immer der Fall ist. Diese Zellen sind durch die voraufgehenden Differenzierungsprozesse ihrer Funktion adaptiert, eine Erscheinung, welche gewöhnlich schon in der Struktur der Zellen ihren Ausdruck findet. Wir nennen solche Zellen Geschlechtselemente und unterscheiden unter ihnen männliche und weibliche.

Eine Sonderstellung nimmt noch die sogenannte parthenogenetische Zeugung in der Einteilung der Fortpflanzungsfunktionen ein. Von den Zoologen wird sie als Rückbildung der geschlechtlichen Zeugung aufgefaßt. Sie besteht darin, daß die weiblichen Geschlechtselemente sich unter gewissen Bedingungen selbständig zu entwickeln vermögen und dabei der Kopulation mit den männlichen Geschlechtselementen entbehren. Die Gründe, welche die Naturforscher bewogen haben, die Parthenogenese als eine Rückbildungsform der sexuellen Fortpflanzung zu bezeichnen, werden wir unten kennen lernen.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen können wir zur näheren Besprechung der beiden Haupttypen der Zeugung übergehen.

### III. Die ungeschlechtliche Zeugung.

Die ungeschlechtliche Zeugung ist besonders in den Ordnungen der niederen Tiere verbreitet. Sie äußert sich in verschiedenen Formen, und zwar als:

- A. Zeugung durch Teilung,
- B. Zeugung durch Knospung,
- C. Zeugung durch vegetative<sup>1)</sup> Sporenbildung,
- D. Zeugung durch Winterknospen, Gemmulen, Statoblasten.

#### A. Zeugung durch Teilung.

##### 1. Bei Bakterien

verläuft die Teilung entsprechend ihrer ganz einfachen Struktur gewöhnlich durch Halbierung des Zelleibes. In neuerer Zeit wurde bei Anwendung moderner cytologischer Methoden die Struktur mancher Bakterientypen näher untersucht. So hat z. B. in einer sehr sorgfältigen und erfolgreichen Arbeit C. C. DOBELL (20) festgestellt, daß alle Bakterien, die gründlich von ihm untersucht wurden, sich genau wie Protisten als kernhaltige Zellen erweisen. Die Form der Bakterienkerne hängt sehr von dem Stadium im Entwicklungszyklus ab, kann

1) Der Bildung der Sporen kann auch ein geschlechtlicher Vorgang vorangehen. In diesem Kapitel berücksichtige ich nur die Bildung von Sporen auf vegetativem Wege.

entweder organisiert sein oder in chromidialem Zustande auftreten. In diesen Formen ist auch der Verlauf der Vermehrung bedeutend komplizierter. Auf diese Einzelheiten können wir hier nicht näher eingehen.

## 2. Bei Protozoen.

### a) Morphologie der Teilung, Analyse der kausalen Momente dieser Fortpflanzungsform.

Was die Morphologie betrifft, so werde ich bloß auf die wichtigsten morphologischen Momente hinweisen. Bei einzelligen Organismen,

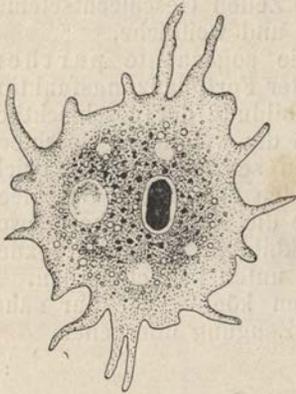


Fig. 1.

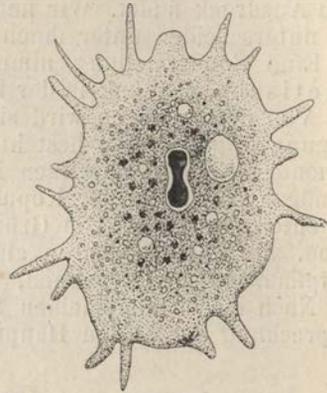


Fig. 2.

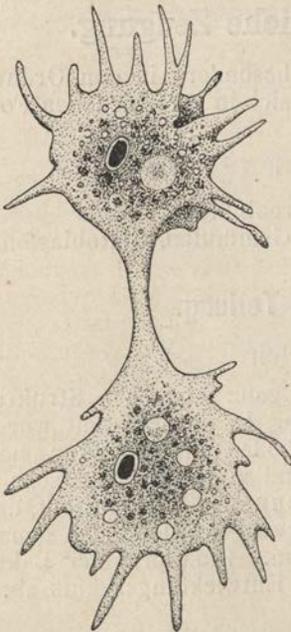


Fig. 3.

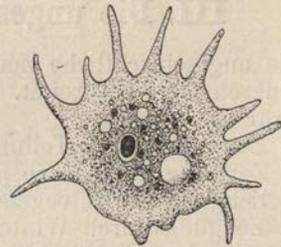


Fig. 4.

Fig. 1—4. Die sukzessiven Teilungsstadien von *Amoeba polypodia*. Der Kern ist dunkel, die kontraktile Vakuole hell gezeichnet. Nach F. E. SCHULTZE aus A. LANG (57).

also bei Protozoen, verläuft diese Zeugungsform durch Zweiteilung oder durch mehrfache Durchschnürungsteilung. Die letzte Modifikation kommt nur selten vor (*Sarcodina*). Durch Zweiteilung vermehren sich alle Protozoen.

Diese vegetative Fortpflanzungsart tritt in ihrer einfachen Form bei den gewöhnlichsten Vermehrungsakten, z. B. bei den Amöben auf. Fig. 1—4 stellen die aufeinander folgenden Teilungsschritte der *Amoeba polypodia* dar; wir sehen hier die amitotische Kernteilung im Zelleibe, welche als direkte Kerndurchschnürung aufzufassen ist und der Durchschnürung des Zellprotoplasmas vorangeht. Außer der amitotischen Kernteilung, welche z. B. bei der Fortpflanzung von *Amoeba* wahrnehmbar ist, können sich die Protozoen durch jene Zweiteilungsformen vermehren, bei denen man ganz deutliche karyokinetische Kernteilungen feststellt.

In Fig. 5—10 ist die Teilung von *Acanthocystis aculeata* nach SCHAUDINNS Arbeit veranschaulicht. Wir sehen bei der Vorbereitung zur Teilung die Strahlung im Protoplasma, welche von dem Centrosoma gegen die Zellperipherie ausgeht, deutlich hervortreten (Fig. 5). Gleichzeitig wird im Kerninnern das Chromatin abgesondert. In dem nächsten Stadium (Fig. 6) ist das Centrosoma bereits in zwei Tochtercentrosomen geteilt, der Kern befindet sich im Knäuelstadium. Fig. 7 zeigt die Vorbereitung zum Muttersternstadium, die beiden Centrosomen liegen an den Polen der Zelle, die Kernsubstanz sammelt sich im Aequator des Radiolariums. Sodann sehen wir (Fig. 8) die einzelnen Chromosomen auf der Aequatorialplatte

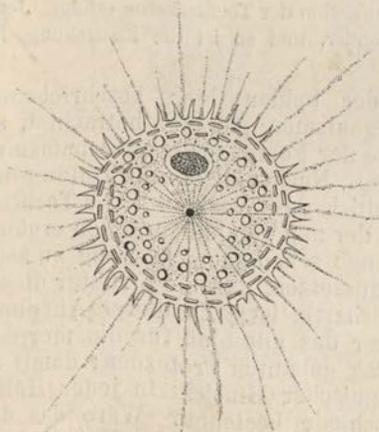


Fig. 5.

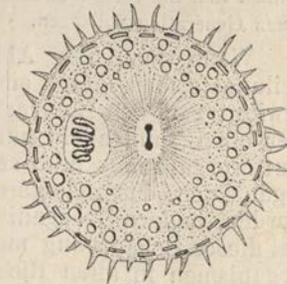


Fig. 6.

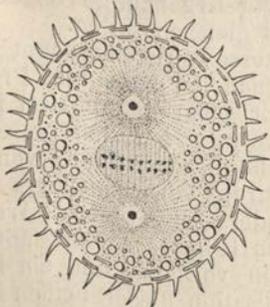


Fig. 7.

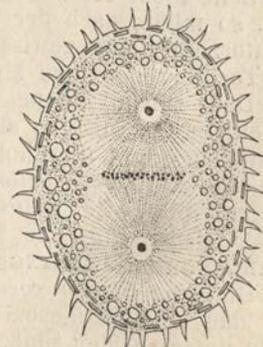


Fig. 8.

30\*

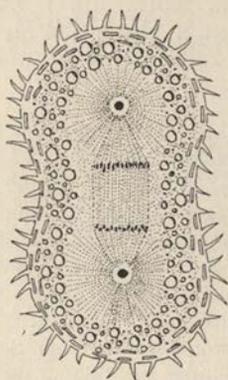


Fig. 9.

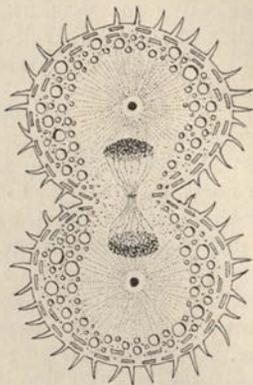


Fig. 10.

Fig. 5—10. Die sukzessiven Stadien der Fortpflanzung durch Teilung von *Acanthocystis aculeata*. Nach SCHAUDIN aus LANG (57).

angeordnet, was das charakteristische Merkmal des Monasterstadiums bildet. Die Chromosomen werden jetzt halbiert und jede Hälfte der einzelnen Chromosomen gegen den entgegengesetzten Zellpol transportiert, wo sich die gesamten Chromosomen im Diasterstadium (Fig. 9) in zwei Gruppen anordnen. Gleichzeitig schnürt sich der Zelleib durch (Fig. 10), wonach die Organisation der Tochterkerne erfolgt. Jetzt trennen sich die beiden Tochterzellen voneinander, und so ist die Entstehung der neuen Generation vollzogen.

Wenn man die Abbildungen der beiden hier beschriebenen Teilungsformen dieser einzelligen Organismen genauer betrachtet, so gewinnt man den Eindruck, als beruhe der Fortpflanzungsmechanismus hier einzig und allein auf der Teilung. Nach vollzogener Teilung des Mutterorganismus muß selbstverständlich das Wachstum der Tochterorganismen, das reduzierte Volumen der neu gebildeten Zellen ergänzt werden, andere Reorganisationsvorgänge scheinen nicht nötig zu sein. Bei dieser Behauptung muß man voraussetzen, daß die Struktur dieser Organismen in allen Richtungen gleichartig ist. Zu dieser Annahme berechtigt direkte Beobachtung. Aber das gilt bloß für die morphologische innere Struktur dieser einfach gebauten Protozoen: damit ist jedoch noch nicht gesagt, daß in chemischer Hinsicht in jeder Hälfte der Zelle nicht etwa gewisse Unterschiede bestehen. Wäre das der Fall, so müßte nach der Teilung eines solchen Organismus in beiden Tochterzellen eine gewisse organisatorische Ergänzung erfolgen, wenn die Tochterzellen dem Mutterorganismus gleichen sollen.

Daß solche kompensatorische Prozesse sich überhaupt in den einzelligen Organismen abspielen, kann man bei denjenigen Protozoen feststellen, deren morphologische Struktur polar differenziert ist, wie man das z. B. bei *Stentor*, *Paramecium* u. a. auf den ersten Blick erkennt. Für die Zeugungserscheinungen ist dieser Vorgang von prinzipieller Bedeutung; in letzter Zeit wurde von manchen Autoren (WALLENGREN, JENNINGS) darauf besonders hingewiesen. Wenn wir das Bild von *Stentor coeruleus* betrachten (Fig. 11 A), so fällt sofort auf, daß man an diesem Organismus ein vorderes und ein hinteres Ende unterscheiden muß, daß die Organisation dieser beiden Körperhälften (vgl. Erklärung der Fig. 11) vollkommen verschieden ist.

Stellen wir uns jetzt vor, daß dieser Organismus sich zerteilt (Fig. 11 B, C) und daß die Tochterzellen ihrer Organisation nach dem Mutterorganismus entsprechen müssen. Es liegt auf der Hand, daß der Mechanismus der Vermehrung sich nicht auf die Teilung selbst beschränken kann; der Teilung müssen Prozesse nachfolgen, welche entweder das in jedem Tochterorganismus vorhandene Material umdifferenzieren und dadurch die typische Struktur herstellen, oder es müssen Neubildungsprozesse erfolgen, welche das fehlende Vorder-, resp. Hinterende des Organismus neuproduzieren. Im letzteren Fall

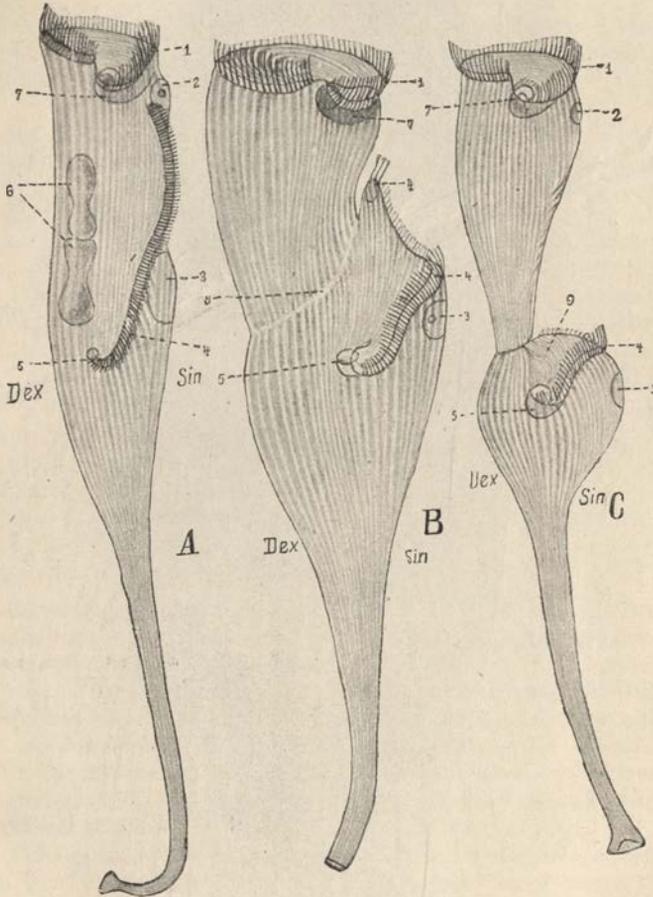


Fig. 11. *Stentor coeruleus* EHRBG. Länge 2—4 mm. A, B, C. Teilungsstadien von der Ventralseite. 1 adorale Membranellenzone des Muttertieres, die zur adoralen Zone des vorderen Tochtertieres wird, 2 pulsierende Vakuole des Muttertieres, 3. pulsierende Vakuole des hinteren Tochtertieres, 4 neu auftretende adorale Membranellenzone des hinteren Tochtertieres, 5 Einsenkung des neuen Stirnfeldes desselben, in deren Grund sich das Cytostoma und der Cytopharynx zeigen, 6 Makronucleus, er hat sich eben geteilt, 7 spiralförmige Einsenkung (Peristom) des alten Stirnfeldes, in deren Grund das Cytostoma in den (nicht dargestellten) Cytopharynx führt, 8 Trennungslinie der beiden Tochtertiere, 9 neues Stirnfeld des hinteren Tochtertieres. *Dex* rechte, *Sin* linke Körperseite: die allgemeine Bewimperung des Körpers ist nicht dargestellt, dagegen die Streifung, die den Wimperreihen entspricht. Nach JOHNSON aus A. LANG.

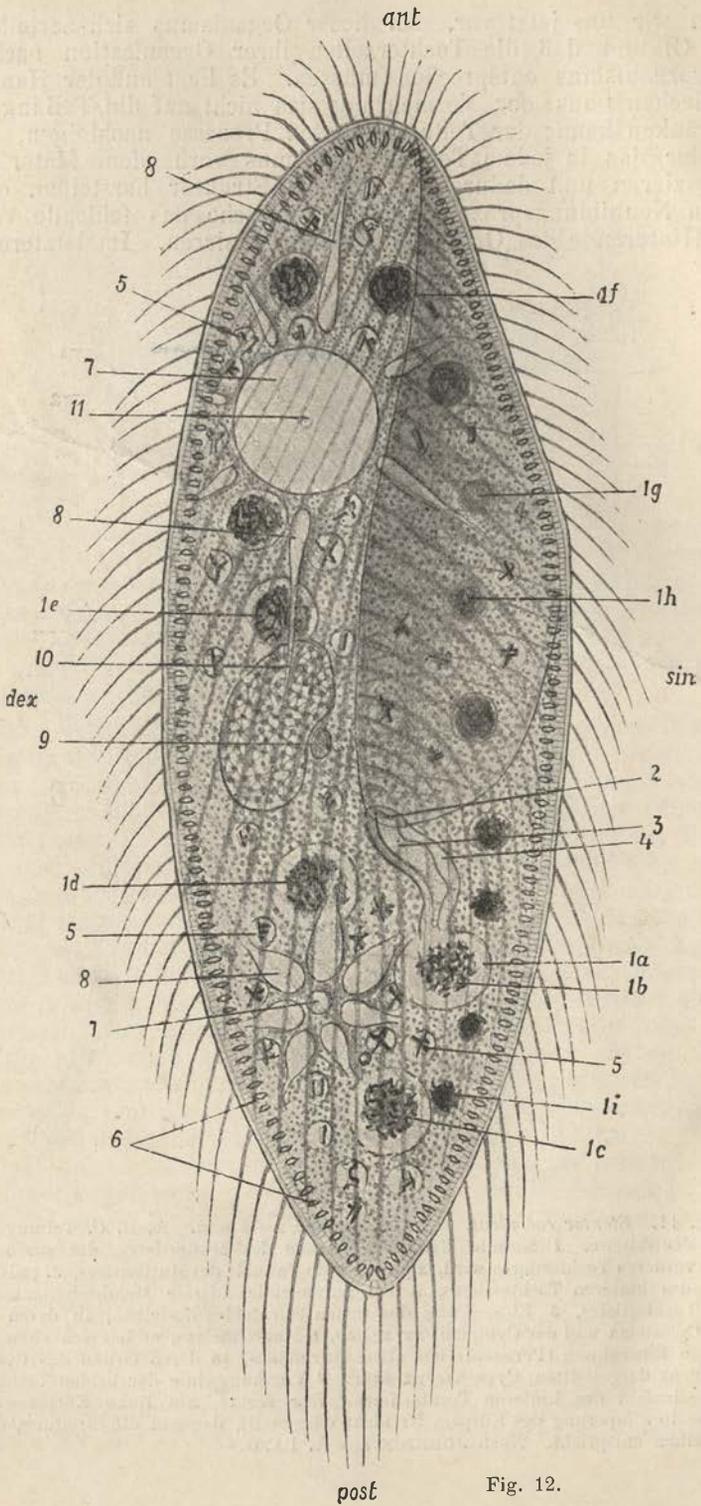


Fig. 12.

Fig. 12. *Paramecium caudatum* EHRBG. Zu äußerst die cilientragende Pellicula, darunter die Alveolarschicht und darunter im Corticalplasma die Trichocystenschicht. Der Körper von der Bauchseite gesehen. 1 die aufgenommene Nahrung (Bakterien), 1a Wasservakuole, die sich eben aus dem durch den Cytopharynx hineingestrudelten Wasser gebildet hat und welche ein Häufchen (1 b) eben hineingestrudelter Bakterien einschließt, 1c, 1d, 1e, 1f Nahrungsvakuolen, in Zyklose begriffen, 1g, 1h zu Kotvakuolen gewordene Nahrungsvakuolen über dem Peristom, 1i Exkrementballen nahe dem After, 2 Cytostoma, 3 undulierende Membran im Cytopharynx, 4 Cytopharynx, 5 Exkretkörner in Exkretvakuolen, 6 Trichocysten, 7 pulsierende Vakuole, eine vorn, eine hinten, die vordere unmittelbar vor der Entleerung, 8 Bildungskvakuolen, 9 Mikronucleus, 10 Makronucleus, 11 Porus der pulsierenden Vakuole. Nach LANG (57).

müßte das bei den Assimilationsvorgängen gewonnene Material dazu verbraucht werden, die Proliferationsmaterie zu liefern. Diese neugelieferte lebende Substanz muß erst entsprechend differenziert werden.

In der Tat haben z. B. die Untersuchungen von WALLENGREN (95) ergeben, daß „bei der Querteilung der hypotrichen Infusorien das ganze Wimperkleid der beiden Sprößlinge, sowohl die starren Rücken- und Randborsten als auch die großen Stirn- und Aftercirren erneut werden“. Auf Grund von Beobachtungen und der oben angeführten Analyse gelangen wir zu dem wichtigen Schluß, daß dem vegetativen Fortpflanzungsmodus durch Teilung außer diesem kardinalen Moment der Halbierung des bestehenden Organismus noch andere wichtige Vorgänge zugrunde liegen, welche die Ergänzung der neu geschaffenen Organisation in sich schließen.

Bevor wir zur näheren Analyse dieser Erscheinung gelangen, müssen einige Bemerkungen über die morphologischen Vorgänge der Fortpflanzung durch Teilung vorausgeschickt werden, da diese Kenntnisse zum Verständnis der Physiologie der Fortpflanzung unerlässlich sind. Als Beispiel mögen Infusorien dienen, da sie besonders zu physiologischen Forschungen verwendet werden (vgl. Fig. 12).

Die Körperlänge von *Paramecium* beträgt 0,1—0,3 mm, das Tier hat eine spindelförmige oder ovoide Gestalt. Das vordere Ende des Körpers ist stumpfer, nach links etwas abgeschrägt, und das hintere spitz abgerundet. Der Körper ist asymmetrisch, denn die linke und die rechte Körperhälfte sind nicht spiegelbildlich gleich. Außer der rechten und der linken, der vorderen und der hinteren Seite kann an dem Tier noch eine dorsale und eine ventrale Fläche unterschieden werden. An der ventralen ist eine Einsenkung (Peristom) zu sehen, in welcher die sogenannte Mundöffnung (Cytostoma) (Fig. 12, 2) liegt; durch das Cytostoma öffnet sich nach außen ein S-förmiger, kurzer Kanal, welcher in das Innere des Zelleibes führt.

Das Protoplasma von *Paramecium* besteht aus zwei Hauptschichten, dem Ekto- und dem Entoplasma. In dem Ektoplasma wieder unterscheiden wir: 1) eine äußere Schicht (Pellicula), welche nach außen dünne, für die Infusorien charakteristische Fortsätze — Wimperhaare, Cilien — entsendet. Diese sind bei *Paramecium* von gleicher Größe, gleichmäßig an der Körperoberfläche verteilt und bilden für das Tier die lokomotorischen Organellen. Unter der Pellicula läßt sich 2) die Alveolarschicht des Ektoplasmas nachweisen, welche eine Wabenstruktur zeigt, und in der auch die kontraktile Fibrillen (Myoneme) verlaufen. Sie umschließt 3) die Corticalschicht, welche die innerste an das Endoplasma angrenzende Ektoplasmaschicht darstellt. Hier liegen die kontraktile Vakuolen.

Das Endoplasma hat eine körnige Struktur und umgibt die Kerne. *Paramecium* hat, wie alle Infusorien, zwei Kerne: den großen Makronucleus (Fig. 12, 10),

welchem die vegetative Rolle zugeschrieben wird, und den kleinen Kern, Mikronucleus (Fig. 12, 9), welcher als propagatorisches Organ dient.

Die Fortpflanzung findet, wie oben erwähnt wurde, durch Zweiteilung statt. Die ersten Andeutungen der Teilung sind am Cytopharynx und Mikronucleus wahrnehmbar. Durch Spaltung des Cytostoma und durch Ausbuchtung des Cytopharynx wird der neue Zellenschlund und Zellenschlund gebildet. Der Mikronucleus teilt sich karyokinetisch, der Makronucleus amitotisch, und der Zelleib wird durch die in den Körper immer tiefer einschneidende Teilungsfurche halbiert.

Wir haben bereits oben gesehen, daß die Fortpflanzung durch die Teilung noch von anderen wichtigen Vorgängen, die sich in der lebenden Materie abspielen, begleitet wird. Vom physiologischen Standpunkte aus ist hier besonders die Wachstumserscheinung zu beachten, da von zahlreichen Forschern die kausalen Momente der Teilung sich teilweise darauf zurückführen lassen. Bestimmte Dimensionen der Zellelemente bilden bekanntlich ein eigentümliches Merkmal eines jeden Lebewesens. Nun ist es bekannt, daß abgesehen von gewissen individuellen Variationen (vgl. JENNINGS, 44, 45) auch die Protozoen eine konstante Körpergröße aufweisen. Betrachtet man genau die Größe des plasmatischen Zelleibes und des in demselben enthaltenen Kernes, so können gewisse konstant auftretende Veränderungen im Laufe der Periode zwischen zwei aufeinander folgenden Fortpflanzungsteilungen festgestellt werden — mit anderen Worten, es läßt sich eine bestimmte Regelmäßigkeit in den Wachstumsprozessen der Protistenindividuen nachweisen. Mit der Untersuchung der Wachstumserscheinungen bei den Protozoen, welche im Zusammenhang mit den Fortpflanzungsprozessen stehen, befaßte sich hauptsächlich R. HERTWIG (37—40) und seine Schüler POPOFF (74—77), RAUTMANN (80), KASANZEFF (47), WIERZBICKI u. a. Der R. HERTWIGSchen Schule verdanken wir auch die nähere Erforschung der quantitativen Verhältnisse zwischen der Kern- und Plasmamasse zwischen zwei aufeinanderfolgenden Fortpflanzungsakten. Das Prinzip der Kernplasma-proportion wurde in die Biologie von TH. BOVERI (5, p. 73 u. 74) eingeführt, indem der genannte Autor auf Grund seiner klassischen Forschungen an Echinidenembryonen feststellte: „Die Kerngröße und Kernzahl und demgemäß auch die Zellengröße und Zellenzahl einer Seeigellarve ist also — ceteris paribus — proportional bzw. umgekehrt proportional der Zahl der Chromosomen, die in der Ausgangszelle vorhanden waren.“ BOVERI also gebührt die Priorität, das fundamentale Gesetz der Kernplasma-proportion in die biologischen Disziplinen eingeführt zu haben. R. HERTWIG hat ein Jahr später dieses Prinzip für die Protistologie entwickelt, wobei er sich auf die Angaben von TH. BOVERI, von GERASIMOFF am Pflanzenmaterial, auf eigene Resultate und diejenigen seiner Schüler stützte.

R. HERTWIG bekämpft zunächst die frühere Anschauung, daß die Fortpflanzung der Zellorganismen eine direkte Folge des Wachstums der Zelle sei; oder daß bei der Einleitung des Teilungsvorganges dem Kern- oder dem Protoplasma die Priorität gebührt. Die beiden Zellbestandteile stehen in intimster Wechselbeziehung zueinander, und deshalb müssen solche biologische Vorgänge wie die Zellteilung auf Veränderungen dieses Wechselverhältnisses beruhen. Daß die Fortpflanzung sich nicht direkt auf die Wachstumserscheinungen

zurückführen läßt, geht schon aus der von KASANZEFF (47) festgestellten Tatsache hervor, daß in Hungerkulturen von *Paramaecium* auch Vermehrungsakte vorkommen und in gewissen Fällen sogar rascher verlaufen als in Futterkulturen.

In Anbetracht dieser innigen Wechselbeziehung zwischen den elementaren Zellkomponenten muß man nach der gegenwärtig allgemein in der Wissenschaft anerkannten HERTWIGSchen Auffassung annehmen, daß die Veränderungen in dem Massenverhältnis zwischen Kern und Protoplasma, welches von R. HERTWIG (38) als Kernplasmarelation bezeichnet wird, den Fortpflanzungserscheinungen zugrunde liegen. Zwischen zwei aufeinander folgenden Fortpflanzungsakten verändern sich die Massenverhältnisse des Protoplasmas und des Kerns. Das Protoplasma erfährt nämlich von einer Teilung zur anderen eine allmähliche zeitlich ganz gleichmäßig verteilte Massenzunahme. Anders verhält sich nach den Angaben von R. HERTWIG und seinen Schülern der Kern. Gleich nach vollzogener Teilung findet eine Abnahme der Kernmasse statt, und dieser Zustand ist in seiner Dauer durch die Umgebungstemperatur bedingt<sup>1)</sup>. Sodann wächst der Kern ganz langsam weiter bis zum Zeitpunkt, wo die Teilung beginnt. Die Periode des gleichmäßigen, aber langsamen Kernwachstums wird von R. HERTWIG als funktionelles Wachstum bezeichnet. In dieser Phase entzieht der Kern gewisse Substanzen dem Protoplasma, und durch diesen Vorgang wird das Protoplasma in aktiven Zustand versetzt. Die Phase des funktionellen Wachstums zeichnet sich also dadurch aus, daß das Protoplasma rascher, intensiver wächst als der Kern, dessen Aufgabe in dieser Periode sich auf das Auslösen der Lebenserscheinungen im Protoplasma beschränkt. Dadurch wird jedoch in der Kernplasmarelation ein Mißverhältnis geschaffen, welches eine Art von Spannung zwischen den beiden Organismuskomponenten, Plasma und Kern, herbeiführt. „Ich nehme an — sagt HERTWIG (41a, p. 20) — daß, wenn ein Höhepunkt der Kernplasmaspaltung erreicht wird, der Kern die Fähigkeit gewinnt, auf Kosten des Protoplasmas zu wachsen, und daß die sich hierbei vollziehenden Stoffumlagerungen zur Teilung der Zelle führen.“ Deshalb findet unmittelbar vor dem Teilungsakte des Protistenorganismus eine ganz rapide Zunahme der Kernmasse statt, und diese Phase wird von R. HERTWIG als Teilungswachstum bezeichnet. Die Kernplasmaspaltung bildet gleichzeitig ein Auslösungsmoment für den Fortpflanzungsakt der Zelle, welcher sich durch Teilung dieses mütterlichen Organismus äußert.

Die hier auseinandergesetzten Prinzipien der R. HERTWIGSchen Theorie wurden später im Laboratorium dieses Forschers von seinen Schülern weiter ausgearbeitet und ergänzt. Es handelte sich hier hauptsächlich darum, wie die inneren und äußeren Bedingungen auf die Kernplasmarelation resp. Kernplasmaspaltung einwirken, und eo ipso wie sie die Fortpflanzungsbedingungen regulieren. Hinsichtlich der Ernährungszustände haben die Versuche von KASANZEFF (47) schon früher ergeben, daß bei Paramäcien durch das Hungernlassen der Tiere eine rasche Zunahme des Kernes herbeigeführt werden

1) Diese Abnahme des Kernvolumens hat nach den Angaben von POPOFF (74) ihren Grund erstens in der durch Zusammenziehung des Kerns bewirkten Verminderung des Kernsaftes, zweitens in der nach der Zellteilung zu beobachtenden Kernumformung.

kann. Später degeneriert der Kern eines solchen Individuums, wobei das Chromatin in Form von brauner Masse eliminiert wird. Während der Kern an Volumen zunimmt, vermindert sich das Volumen des Plasmas. Wenn in den Hungerkulturen Teilungen eintreten, so ist der Körper solcher Tiere kleiner als bei wohlgenährten in Teilung begriffenen Infusorien. Daraus ergibt sich der Schluß, daß auch eine Umregulierung der Kernplasmarelation stattfinden kann.

Von großer Wichtigkeit scheinen mir die Versuche von POPOFF (76, 77), zu sein, in denen man die inneren Verhältnisse im Zellorganismus künstlich zu verändern suchte oder die Untersuchung an solchen Infusorienindividuen (*Paramecium*, *Stentor*, *Frontonia*) vornahm, bei denen die inneren Verhältnisse zufällig bei physiologischen Prozessen sich verändert hatten. Das wurde durch Durchschneidungsversuche, Zentrifugierungsexperimente und Unterdrückung der Zellteilungen bewerkstelligt, und endlich wurden auch Beobachtungen an Individuen gemacht, welche durch vorangegangene Teilung sich in anormalem Zustande der Kernplasmarelation befanden. Durch die oben aufgezählten künstlichen Eingriffe wurde stets derselbe Zustand herbeigeführt. Aus allen diesen Versuchen läßt sich der Schluß ableiten, daß, damit die experimentell erzeugte verschiedene Größe des Individuums dauernd fixiert bleibe, eine bestimmte für die gegebenen Bedingungen als normal zu betrachtende Kernplasmarelation hergestellt werden muß. „Ist dieselbe einmal erreicht, ungeachtet der für die Herstellung dieses normalen Kernplasmaverhältnisses in Betracht kommenden Kern- und Plasmavolumina, so bleibt auch die Zellgröße dauernd erhalten. In allen Zellen, welche gleichzeitig auch den Kernplasmaspannungsmoment erreichen, tritt auch die Fortpflanzung synchronisch auf.“

Von den Einflüssen der äußeren Bedingungen auf die Kernplasmaverhältnisse und selbstverständlich auch indirekt auf die Vermehrungsbedingungen wurde bisher der Einfluß der Temperatur erforscht. Beachtung verdienen die von WIERZBICKI und POPOFF (74) im Laboratorium von R. HERTWIG an *Frontonia leucas*, *Paramecium caudatum* und anderen Infusorien ausgeführten Arbeiten. Die Untersuchungen von WIERZBICKI stimmen mit den Resultaten von POPOFF (74) überein. Da jedoch die ersteren nicht abgeschlossen worden sind, beschränkt sich unser Bericht auf die Ergebnisse des letzteren. Der genannte Forscher hat zuerst den Verlauf der Veränderungen in der Kernplasmarelation bei konstanter Temperatur von 25° bestimmt. Seine Resultate bestätigen vollauf die von R. HERTWIG vorher angegebenen und hier bereits besprochenen Regeln. Ein Blick auf die in Fig. 13 abgezeichnete Kurve, welche POPOFF angibt, zeigt ein gleichmäßiges Wachstum des Protoplasmas und zwei Hauptphasen im Kernwachstum (funktionelles- und Teilungswachstum). Aber sehr wichtig und ganz neu sind die Ergebnisse, welche auf Grund der Messungen der Tiere aus sogenannter Kältekultur (Kultur bei 14°) und Wärmekultur (25°) sich ergeben. Es stellte sich nämlich heraus, daß die niedere Temperatur ein Faktor ist, welcher die Kernplasmaverhältnisse der Zelle beeinflussen kann und zwar in folgendem Sinne: „Die von einer höheren in niedrigere Temperatur gebrachten Frontonien und Stylonychien zeigten schon nach der ersten Teilung eine je nach den Temperaturunterschieden mehr oder weniger stark auffallende Zunahme der Teilungsgröße der Zelle. Auf die Kernplasmaverhält-

nisse hin untersucht, zeigten diese Zellen nicht nur absolut, sondern auch relativ einen größeren Kern, als die Wärmertiere, d. h. bei den Kältetieren wird die Kernplasmarelation zugunsten des Kernes verschoben. Da die Wachstumskurven bei den Kältetieren einen ähnlichen Verlauf wie bei den Wärmertieren aufweisen, so kann man diese Zellvergrößerung auf den später eintretenden Moment der Kernplasmaspaltung zurückführen: Das Plasma muß ja mehr anwachsen, um bei dem in der niederen Temperatur größer gewordenen Kern den Moment der Kernplasmaspaltung erreichen zu können.<sup>4</sup>

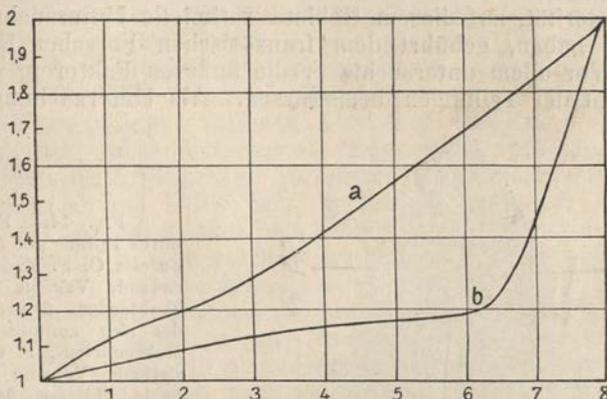


Fig. 13. Kurve, welche das Wachstum des Protoplasmas (a) und des Kernes (b) im Laufe der Zeit veranschaulicht. Auf der Abszisse ist die Zahl der Stunden seit der letzten Teilung, auf der Ordinate die Wachstumsgröße verzeichnet. Nach POPOFF (76).

Etwas andere Resultate hinsichtlich des Temperatureinflusses auf die Kernplasmarelation erhielt RAUTMAN (80) an *Paramecium caudatum* (Kulturen bei 10, 15, 20, 25°). Er gibt an, daß das Steigen oder Sinken der Kernplasmarelation und die Häufigkeit der Teilungen nicht ganz parallel mit dem Steigen oder Sinken der Temperatur verläuft. Bei 20° ist das Optimum der Kernplasmarelation erreicht und bis 25° steigt noch die Teilungszahl, obschon die Kernplasmarelation sich verkleinert. Dieser Autor weist auch darauf hin, daß der Infusorienorganismus imstande ist, die Kernplasmarelation umzuregulieren.

b) Das Verhalten der Protistenorganismen im Laufe der Generationen. Depressions-Degenerationserscheinungen, das Problem des sogenannten natürlichen Todes in der lebenden Substanz der Protisten.

Nachdem wir im vorhergehenden die wichtigsten physiologischen Bedingungen der Zeugung durch Teilung bei Protozoen kennen gelernt und auch die wesentlichen inneren Faktoren dieser biologischen Bedingung analysiert haben, können wir uns jetzt zu weiteren Problemen wenden, welche mit dieser Zeugungsform in innigem Zusammenhang stehen. An erster Stelle wollen wir uns hier mit der in der Biologie der neueren Zeit viel behandelten Frage befassen, wie sich die einzelligen Organismen im Laufe der aufeinander folgenden Generationen verhalten. Von besonderem Interesse erschien die Frage, ob diese Vermehrungsart unendlich lange fortauern kann, und ob die Lebensfähigkeit der

lebenden Substanz im Laufe der Generationen herabgesetzt wird oder nicht. Bei den einzelligen Organismen ist die Entscheidung dieser Fragen besonders wichtig. Von der These ausgehend, daß die einzelligen Organismen sich unendlich lange durch vegetative Zeugung fortpflanzen können und daß auf diese Weise „die Kontinuität des Lebens in gleicher Form gewahrt“ bleibt, hat WEISMANN (96) die einzelligen Organismen als unsterblich bezeichnet und gleichzeitig die Meinung ausgesprochen, daß der normale, aus inneren und äußeren Ursachen eintretende Tod der Metazoen eine Neuerwerbung der phylogenetischen Entwicklung ist.

Die Priorität, auf diesem Gebiete rationelle Untersuchungen angestellt zu haben, gebührt dem französischen Forscher E. MAUPAS (63, 64). Vor allem untersuchte er die äußeren Faktoren, welche die Schnelligkeit der Teilungen beeinflussen. Als Untersuchungsmaterial

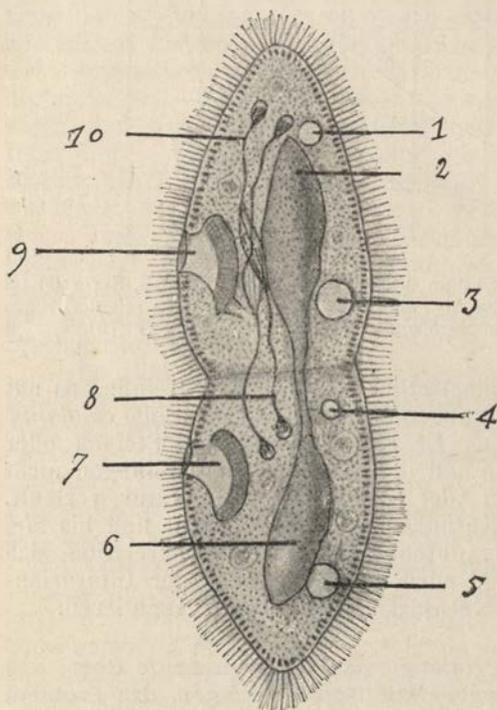


Fig. 14. Fortpflanzung durch Teilung von *Paramecium aurelia* O. F. M. 1 neue pulsierende Vakuole im vorderen Tochtertier, 2 vordere Hälfte des sich amitotisch teilenden Makronucleus, 3 vordere pulsierende Vakuole des Muttertieres (hintere des vorderen Tochtertieres), 4 neu aufgetretene vordere pulsierende Vakuole des hinteren Tochtertieres, 5 hintere pulsierende Vakuole des Muttertieres, 6 hintere Hälfte des sich amitotisch teilenden Makronucleus, 7 Cytopharynx des hinteren Tochtertieres, durch Knospung aus dem vorderen (9) entstanden, 8 und 10 mitotische Teilung der beiden Mikronuclei, 9 Cytopharynx des vorderen Tochtertieres, aus dem Cytopharynx des Muttertieres direkt hervorgegangen. Nach R. HERTWIG aus LANG (57).

dienten mehrere Infusorienarten, wie *Stylonychia mytilus*, *Onychodromus grandis*, *Paramecium aurelia* (vgl. Fig. 14), *Oxytricha*, *Leucophrys patula*. Er fand dabei, daß diese Schnelligkeit von der Individualität der Art, ferner von der Quantität der aufgenommenen Nahrung, der Anpassungsfähigkeit des Tieres an dieselbe, endlich auch von der Temperatur abhängt.

MAUPAS führte die Kulturen von Infusorien in strenger Inzucht und isolierte teilweise eine Generation nach der anderen. Die Beobachtungen dieses Forschers haben das wichtige Resultat ergeben, daß im Laufe der Generationen die Vermehrungskraft abgeschwächt wird, daß die Kultur endlich in einen Zustand der Depression gerät,

aus welcher sie sich zwar noch erholen kann, daß aber dann der Zellorganismus durch weitere Teilung so sehr abgeschwächt wird, daß endlich die Kultur abstirbt. Gewöhnlich teilt sich *Paramaecium caudatum* durchschnittlich einmal in 24 Stunden (in einer Temperatur von 15—17° C). Im Stadium der Depression werden die Intervalle zwischen den aufeinander folgenden Teilungsakten immer länger.

MAUPAS (64) machte die Wahrnehmung, daß das Tier sich aus diesem Depressionszustand nur durch sexuellen Vorgang der Kopulation retten kann. Der Depressionszustand entspricht nämlich der „sexuellen Reife“, in welcher der Kernapparat, und zwar der Mikronucleus, erneuert werden muß, was eben durch Kopulation erreicht werden kann. Der Zustand der sexuellen Reife, in welchem die vegetativen Vermehrungsvorgänge pausieren und welcher eben die günstigste Zeit für Konjugation bildet, tritt nach MAUPAS lange vor dem Absterben der Kultur ein.

Wenn man bei Infusorien die Kopulation verhindert und die Tiere zugleich stark füttert, so vermehren sie sich in lebhafter Weise noch weiter, geraten aber bald in den Zustand der sexuellen Degeneration, in welcher die Konjugation anormal verläuft und unfruchtbar bleibt und in welchem die Degeneration des Mikronucleus stattfindet. Erst später sollen die Störungen in der übrigen Körperorganisation auftreten: der orale Wimperapparat atrophiert, der Körper schrumpft zusammen, so daß sich dadurch das Volumen des Zelleibes reduziert; gleichzeitig mit den Degenerationserscheinungen in plasmatischen Gebilden treten auch im Makronucleus Zerfallsphänomene auf, und jetzt stirbt die Kultur aus.

Diese von MAUPAS gemachten Beobachtungen sind von prinzipieller biologischer Bedeutung. Sie würden dafür sprechen, daß bei den einzelligen Organismen die vegetative Zeugung durch Teilung nur durch eine bestimmte Anzahl von Generationen stattfinden kann und sodann eine Erneuerung durch Konjugation in der betreffenden lebenden Materie erfolgen muß. Der ganze Fortpflanzungstypus der Infusorien hat demnach zyklischen Charakter, wo nach einer bestimmten Anzahl vegetativ entstehender Generationen eine sexuelle Generation auftreten müßte, da sonst der Organismus einer Degeneration anheimfällt. — Von besonderer Wichtigkeit sind in bezug auf das uns hier interessierende Problem die Experimente von G. N. CALKINS (9—12). Den Ausgangspunkt für seine Arbeit bildeten die Resultate von MAUPAS, und er stellte sich darin folgende drei Fragen: 1) ob die Geschichte einer betreffenden Protozoenrasse wirklich zyklischen Charakter trägt, was aus der Arbeit von MAUPAS hervorzugehen schien; 2) wenn es wirklich der Fall ist, so drängt sich die Frage auf, ob die Verjüngung immer nur durch Konjugation hervorgerufen werden kann; und 3) ob durch andere äußere Faktoren nicht derselbe Effekt erreicht werden kann.

CALKINS (11) bediente sich bei allen seinen Experimenten der Isolierungsmethode. Jede Generation wurde bald nach vollzogener Teilung isoliert, bezeichnet und weiter beobachtet. Diese Arbeit dauerte 23 Monate, und es konnte in dieser Zeit festgestellt werden, daß in ungefähr regelmäßigen Zeitabständen das Stadium einer Depression eintrat und sich ausschließlich durch den physiologischen Zustand der Vitalitätsabschwächung geltend machte — die Teilungen immer seltener wurden und die Kultur

bald einging. Nun versuchte CALKINS, die Kultur durch den Einfluß äußerer Faktoren anzuregen. Er züchtete die Kultur in Heuinfusion und regte die Infusorien durch Uebertragung für kurze Zeit in Fleischextrakt zweimal so an, daß sie sich wieder erholten und weiter vegetativ vermehren konnten. Nachdem nun im dritten Entwicklungszyklus wieder nach einer Reihe von Generationen das Stadium der Depression gekommen war, verwendete CALKINS den Pankreasextrakt, um den Infusorien einen neuen Reiz zu verschaffen. Bei einer neuen Depressionsperiode erwies sich die Temperaturerhöhung der Umgebung als wirksam, endlich aber kam eine Zeit, in welcher alle möglichen, von dem Forscher versuchten Reize sich als vollkommen erfolglos erwiesen. CALKINS versuchte nämlich Extrakte von Fleisch, Pankreas, Gehirn, Aepfeln usw., behandelte die Versuchsobjekte mit verschiedenen Säuren und Salzen, bemühte sich, die Organismen mit Nitroglyzerin und mit galvanischem Strom anzuregen — alles jedoch mit entschiedenem Mißerfolg. Zwar meint er, daß es dennoch nicht ausgeschlossen ist, daß man vielleicht noch mit anderen Agenzien das Leben der Individuen verlängern könnte, doch auf Grund dieser sehr sorgfältigen Untersuchungen kann es nach seiner Meinung als ziemlich sicher gelten, daß mit dieser Kultur (742 Generationen) schon die äußerste erreichbare Grenze der vegetativen Vermehrungspotenz erreicht wurde. Sehr wichtig scheint seine Beobachtung zu sein, daß in diesem letzten Depressionsstadium, aus welchem sich die Tiere nicht mehr erholen konnten, in ihrer morphologischen Struktur sich gewisse Veränderungen zeigten, welche in früheren Depressionszuständen nicht wahrzunehmen waren. Diese Veränderungen verliehen den Individuen den Charakter einer Degeneration: der Zustand der morphologischen Struktur des Protoplasmas hatte sich besonders in seiner kortikalen Schicht umgeändert, in welcher man die Vakuolisierung beobachten konnte, und im Endoplasma, welches wieder eine Destruktion aufwies. Außerdem beobachtete CALKINS (12) sehr deutliche Degenerationsbilder in der Struktur des Mikronucleus, welcher auch nicht mehr imstande war, seine Funktion auszuführen. Der anormale Zustand, in welchem sich die Tiere in dieser Periode befanden, machte sich oft auch durch lange Retardation oder absolute Unmöglichkeit der gegenseitigen Abtrennung der Tochterindividuen nach begonnener Teilung kenntlich. Fig. 15, welche der Arbeit von CALKINS (12) entnommen ist, stellt ein solches Monstrum dar, welches die Teilung absolut nicht zu Ende zu bringen vermag.

Diese morphologischen Veränderungen bilden also die durchgreifenden Unterschiede zwischen dem Depressionsstadium und demjenigen Zustand, welcher als senile Degeneration betrachtet werden könnte. Wenn jedoch zwischen der Depression und der Degeneration ein Unterschied nach CALKINS besteht, so hat dieser Autor von der sexuellen Degeneration nichts gesagt. Wenn eine Degeneration eintritt, so bezieht sie sich sowohl auf die generativen als auch auf die vegetativen Lebenserscheinungen. Die Degeneration ist demnach stets eine Erscheinung von senilem Charakter. Die kausalen Momente dieser senilen Degeneration sind bisher noch nicht positiv bekannt. CALKINS ist der Ansicht, daß man hier zwei Vermutungen als gerechtfertigt betrachten könnte: 1) man könnte annehmen, daß sich in einem solchen Organismus im Laufe der Generation schädliche Produkte von früheren Vegetationsperioden dieser lebenden Materie angesammelt haben, oder daß sich

in dieser Substanz gewisse anormale, physikalische, innere Bedingungen ausgebildet haben, welche die Herabsetzung der vitalen Funktionen zur Folge haben, 2) man könnte vermuten, daß gewisse plasmatische Elemente, welche gewöhnlich mit einem bestimmten Potential der Aktivität ausgestattet sind, im Laufe der aufeinanderfolgenden vegetativen Vermehrungsakte dieses Potential verbrauchen und so allmählich in den Zustand geraten, in welchem sie es auch unter dem Einfluß äußerer Reize nicht mehr renovieren können.



Fig. 15.

Fig. 15. *Paramecium* im Zustande der senilen Degeneration. Kernteilung mit ausgebliebener Plasmateilung. Nach CALKINS (12).

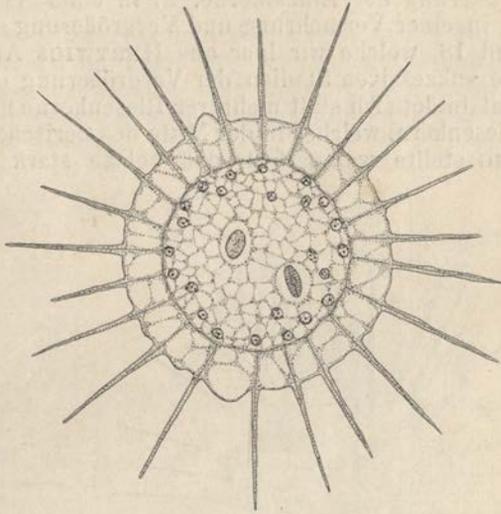


Fig. 16.

Fig. 16. *Actinosphaerium Eichhorni*. Äußere alveoläre Schichte entspricht der Rindensubstanz. Punktirt ist die Marksubstanz abgebildet. In der Marksubstanz sind die Kerne und Nahrungspartikelchen sichtbar. Nach R. HERTWIG (40).

Eine gründliche Revision des ganzen in Rede stehenden Problems verdanken wir R. HERTWIG (40). Seine Experimente wurden an dem Sontentierchen *Actinosphaerium Eichhorni* ausgeführt. Dieses Heliozoon (Fig. 16) hat kugelige Gestalt, der Körper ist mit strahlenartig angeordneten Pseudopodien versehen. Im Protoplasma kann man eine Rinden- und eine Marksubstanz unterscheiden. In der Rinde liegen die kontraktile Vakuolen, in der Marksubstanz mehrere Kerne von *Actinosphaerium*.

Dieses Tier pflanzt sich gewöhnlich durch Teilung fort. Die Zeit der vegetativen Fortpflanzung entspricht selbstverständlich der Periode der energischen Zellfunktion. Nun gelangte HERTWIG in seinen klassischen Untersuchungen (40) zu der Ueberzeugung, daß die fort-dauernde Zellfunktion nach gewisser Zeit weitgehende Veränderungen in der Zellorganisation veranlasse, welche zur Degeneration, mit

anderen Worten zum physiologischen Tode führen. HERTWIG stellte fest, daß bei den Protozoen die Veränderungen sowohl im Kernapparat, als auch im Protoplasma auftreten, welche ein weiteres Funktionieren dieses Organismus unmöglich machen. Was den Kernapparat betrifft, so haben nach HERTWIG die gesamten Kernveränderungen im Depressionszustande der Tiere „einen Grundzug: die Vermehrung der Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasmas, eine Erscheinung, die im Anschluß an eine vorangegangene übermäßige Fütterung eintritt und daher wohl auf die mit der Fütterung einhergehende assimilatorische Tätigkeit zurückgeführt werden muß“. Die Vermehrung der Kernsubstanz äußert sich in den Depressionszuständen: in einer Vergrößerung der Einzelkerne, 2) in einer Vermehrung der Kernanzahl, 3) in einer Vermehrung und Vergrößerung der Kerne zugleich. Fig. 17 und 18, welche wir hier aus HERTWIGS Arbeit reproduzieren, zeigen die sukzessiven Stadien der Vergrößerung des Kernapparates. Manchmal bildet sich statt mehrerer Riesenkerne nur ein einziger, sehr großer Riesenkern, welcher in der Mitte des tierischen Körpers liegt. R. HERTWIG stellte weiter fest, daß solche stark vergrößerte Kerne in der

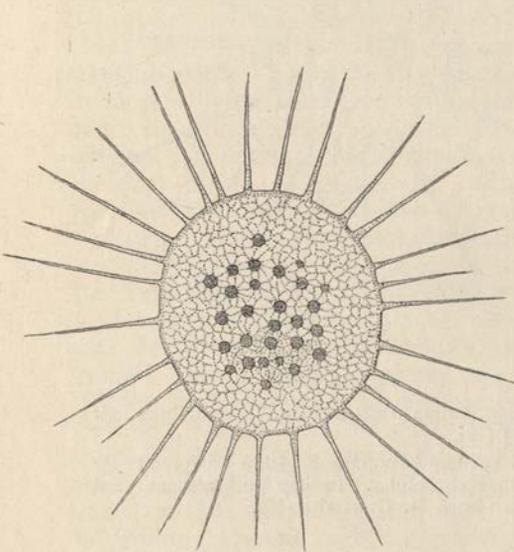


Fig. 17.

Fig. 17. *Actinosphaerium* am Beginn des Depressionszustandes. Beginnende Kernvergrößerung. Nach R. HERTWIG (40).

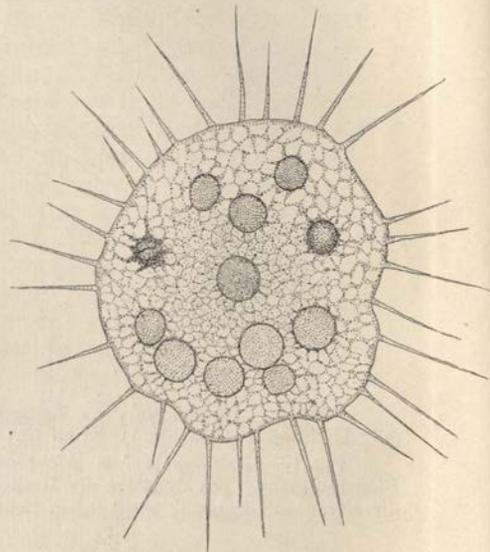


Fig. 18.

Fig. 18. *Actinosphaerium* in Riesenkernbildung begriffen. Veränderungen in Pseudopodien. Nach R. HERTWIG (40).

Regel nicht lange den Bestandteil der Zelle bilden: es können in kurzer Zeit fast gleichzeitig sämtliche Kerne in Chromidien aufgelöst werden, oder die Riesenkerne können ausgeschlossen werden. Hinsichtlich der Auflösung in Chromidien muß bemerkt werden, daß durch Auflösung des ganzen Kernapparates zum Chromidium<sup>1)</sup>, wie

1) Als Chromidien hat R. HERTWIG (40) kleine, sich wie Chromatin färbende, in Protoplasma eingeschlossene Körperchen bezeichnet, welche aus einem Gemisch von Chromatin und anderen Nukleolarsubstanzen bestehen.

es z. B. Fig. 19 darstellt, der Zelle eigentlich die Lebensmöglichkeit entzogen wird, da die Neubildung der Kerne aus Chromidien unmöglich ist [HERTWIG<sup>1)</sup>]. Der Verfasser nimmt an, daß in jenen Fällen, in welchen sich die Individuen mit Chromidium erholen, ein Teil der Kerne der Auflösung in Chromidium entgangen ist und daß diese Kerne ihre Organisation bewahrt haben.

Die Individuen mit Riesenkernen verlieren ebenfalls ihre inneren Lebensbedingungen, da die Kerne, wie oben erwähnt, ausgestoßen werden (Fig. 20), und das Protoplasma bekanntlich ohne Kern nicht existieren kann. Den Prozeß der Kernausstoßung betrachtet R. HERTWIG als einen echt physikalischen Vorgang, welchem osmotische Veränderungen zugrunde liegen.

Die Veränderungen im Kernapparat werden auch von Veränderungen im tierischen Protoplasma begleitet: so können die Pseudopodien entweder vollkommen schwinden, oder sie können in größerer Zahl untereinander verschmelzen und schließlich kegelförmige Aufsätze

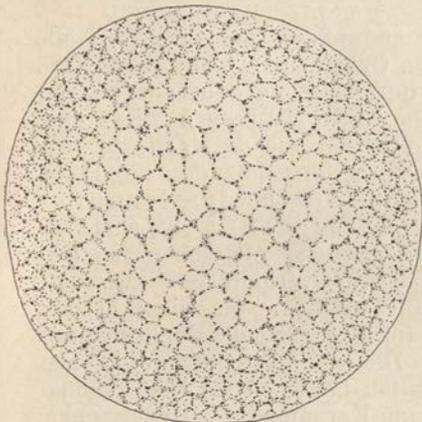


Fig. 19.

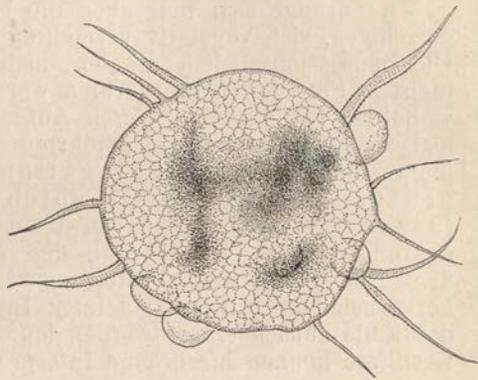


Fig. 20.

Fig. 19. *Actinosphaerium*, dessen ganzer Kernapparat in Chromidium aufgelöst ist. Nach R. HERTWIG (40).

Fig. 20. *Actinosphaerium*, dessen Riesenkerne eben ausgestoßen werden. Weitgehende Veränderungen in Pseudopodien. Nach R. HERTWIG (40).

erzeugen, in denen die Achsenfäden in Bündeln angeordnet sind. Der Unterschied zwischen der Struktur der Mark- und der Rindensubstanz kann vollkommen aufgehoben werden; auch die Phänomene der Störungen im Stoffwechsel können jetzt auftreten. Durch alle diese Veränderungen ist das weitere physiologische Funktionieren des Tieres unmöglich, und der Tod des Organismus wird unvermeidlich.

R. HERTWIG faßt seine Resultate auf diesem Gebiete folgendermaßen zusammen: „Bei fortdauernder Funktion überwiegt das funktionelle Wachstum des Kernes die Resorptionsvorgänge und führt schließlich zu einer starken, weitere Funktion unmöglich machenden Kernhyper-

1) Bei der physiologischen Degeneration von *Opalina ranarum* soll die Rekonstruktion des Kernes aus den Chromidien möglich sein [DOBBELL (19)].

trophie. Dieser Kernhypertrophie entsprechen die von CALKINS als Depression bezeichneten Zustände der Zelle, von denen oben schon die Rede war, während deren Nahrungsaufnahme und Vermehrung pausieren. Es hängt von dem Grade dieser Depression ab, ob sie wieder beseitigt werden kann, was nur durch eingreifende, eine Verkleinerung des Kernes bewirkende Veränderungen möglich ist. Gelingt die Kernreduktion nicht oder schreitet die Kernvergrößerung sogar weiter fort, so tritt der Tod aus inneren Ursachen, der physiologische Tod, ein.“ (R. HERTWIG, 40, p. 305.)

Im Gegensatz zu MAUPAS unterscheidet R. HERTWIG nicht zwischen sexueller und seniler Degeneration. Das Stadium, in welchem nur die Fortpflanzung gehemmt wäre, in welchem bei Infusorien die Veränderungen im Mikronucleus, dem Geschlechtskerne, auftreten sollen, konnte HERTWIG und seine Schüler auch bei seinen Studien über Infusorien nicht feststellen. Der Unmöglichkeit der Vermehrung liegen also dieselben Störungen zugrunde, welche auch den physiologischen Tod herbeiführen, die Störungen in der Organisation des Protoplasmas und des Kernapparates.

Es drängt sich nun aber die Frage auf, warum eigentlich alle einzelligen, sich vegetativ vermehrenden Organismen nicht aussterben. Die Depressionsstadien müssen doch durch die fortdauernde physiologische Funktion hervorgerufen werden. Es existieren in der Natur vielfältige Regulationen, deren Aufgabe es ist, die durch die physiologische Funktion herbeigeführten Depressionszustände möglichst hintanzuhalten. Die Konjugation und der Encystierungsprozeß sind eben als solche Einrichtungen aufzufassen. Außerdem haben auch äußere Faktoren oft eine große Bedeutung bei der Regulierung des Wachstumsverhältnisses zwischen dem Kerne und dem Protoplasma, auf welches, wie oben bereits hervorgehoben wurde, in letzter Instanz das normale Funktionieren der Zelle zurückgeführt werden muß. Die von CALKINS gewonnenen Resultate können hierin eine Interpretation finden. Dem Depressionszustand mußten dort die Störungen im Kernapparat (Hypertrophie und Hyperplasie) zugrunde liegen. Der Einfluß der äußeren, von CALKINS angewandten Faktoren hat hier die Resorption eines Teiles des Kernmaterials erleichtert, was den Gleichgewichtszustand in der Zellorganisation wieder geschaffen hat.

Die Resultate der Arbeit von R. HERTWIG<sup>1)</sup> haben weiteren Forschungen neue Bahnen gewiesen. Es geht nämlich aus seinen Versuchsergebnissen hervor, daß die Intensität und Dauer der vegetativen Fortpflanzung im innigen Zusammenhang mit dem Funktionszustand der Zelle steht. Da dieser Zustand mit der Wechselbeziehung zwischen dem Protoplasma und Kern zusammenhängt, sind für die Physiologie der vegetativen Fortpflanzung diejenigen Faktoren von Bedeutung, welche die „Kernplasmarelation“ beeinflussen. Indem ich diesbezüglich auf die Arbeit von R. HERTWIG (40) und das Sammelreferat von RH. ERDMANN (29) und J. BURY (8) verweise, möchte ich an dieser Stelle nur noch erwähnen, daß bezüglich der Depressionszustände M. POPOFF (77) die Angaben von R. HERTWIG auch an

1) Vgl. auch die Angaben von BOROWSKY (4) aus dem Institut BÜTSCHLIS, welcher auf Grund seiner Untersuchungen an *Actinosphaerium* sowohl das Eintreten des Kernzerfalls, wie auch die Existenz körniger Bestandteile, welche den Chromidien von R. HERTWIG entsprechen, bestreitet.

Infusorien erweitert hat. Das ist aus dem Grunde auch wichtig, da es eben das Material ist, an welchem seinerzeit E. MAUPAS experimentierte. Die Untersuchungen von POPOFF (77) ergaben, daß in den Depressionszuständen bei *Stylonychia mytilus* die Tiere eine Herabsetzung ihrer Beweglichkeit und Störungen in der Nahrungsaufnahme und Verdauung aufweisen. Der Kernapparat zeigte auch hier eine sehr starke Vergrößerung, und zwar nicht nur der Mikro-, sondern auch der Makronucleus. Wir ersehen daraus, daß HERTWIGS Angaben auch an diesem Material bestätigt wurden. POPOFF glaubt, daß bei der Depression die Oxydationsvorgänge in der Zelle herabgesetzt werden. Neuerlich hat M. POPOFF (77) in seinen schönen Versuchen nachgewiesen, daß das Depressionsstadium künstlich durch Einwirkung von Kohlensäure und Ammoniak hervorgerufen werden kann. Es zeigte sich dabei (Fig. 21), daß der Makronucleus durchgehends eine Vergrößerung erfährt, daß die Mikronucleolen auffallend rege Vermehrungen aufweisen, die oft zur Vervielfachung der Mikronucleuszahl führen. Diesen Veränderungen im Kernapparat gesellen sich noch die Erscheinung der Sistierung der Tätigkeit des Protoplasmas, das Aufhören der Nahrungsaufnahme und eine ungenügende Assimilierung der im Körper vorhandenen Nahrung hinzu.

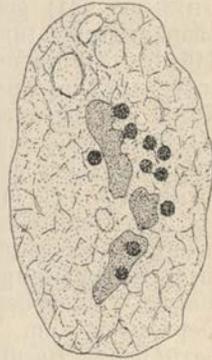


Fig. 21. Künstlich hervorgerufener Depressionszustand durch Einwirkung von  $\text{CO}_2$ -haltigem Wasser auf *Stylonychia*. Die Vergrößerung des Kernapparates, 9 Mikronuclei. Nach M. POPOFF (77).

Die Wichtigkeit dieser künstlichen Hervorrufung des Depressionszustandes werden wir noch in späteren Erörterungen näher kennen lernen.

L. WOODRUFF (98, 99) hat in seinen gründlich und schön angelegten Studien über Infusorien (*Oxytricha*, *Pleurotricha* und *Gastrostyla*) den Verlauf der Kultur in mehreren Generationen dahin untersucht, ob er eine gleichmäßige Kontinuität aufweist, oder ob sich gewisse Veränderungen in dem Verlauf der vegetativen Reproduktion nachweisen lassen und in welcher Beziehung sie zu den äußeren Bedingungen stehen. Es hat sich wirklich herausgestellt, daß die Vitalität der Infusorien, die sich besonders im Tempo der aufeinanderfolgenden Teilungen äußert, einen zyklischen Charakter aufweist; es werden dabei nicht Degenerations-, sondern Depressionsperioden konstatiert, welche wahrscheinlich mit gewissen nicht näher bekannten Veränderungen im cellulären Metabolismus zusammenhängen. Die saisonalen und Temperaturveränderungen beeinflussen den Typus des Vitalitätszyklus nicht, obschon das Tempo der Teilungen doch gewissermaßen von der Temperatur bedingt erscheint. Die Zahl der Generationen in einzelnen Zyklen ist nicht konstant, und der Depressionszustand manifestiert sich durch gewisse morphologische Veränderungen (Vakuolisierung des Cytoplasmas, Fragmentation der Makronuclei, Zunahme der Anzahl der Mikronuclei und Reduktion des Ciliarapparates). WOODRUFF (98) hat auch den Einfluß gewisser

Salze (wie  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ ,  $\text{KCl}$ ,  $\text{KBr}$ ,  $\text{K}_2\text{SO}_4$  usw.) auf den Vermehrungszyklus geprüft und oftmals dadurch auch die Depression beseitigt.

Etwas von den bisher beschriebenen abweichende Resultate ergaben die Untersuchungen von GREGORY (34). Er stellte zwar ebenfalls rhythmische Schwankungen der Vitalitätskurve auch bei dem Infusorium *Tillina magna* fest, wies aber nach, daß die Teilungen zu der Kernplasmarelation in keiner Beziehung stehen und daß ihr Verlauf von den Umgebungsbedingungen unabhängig ist. Durch Behandlung mit  $\text{K}_2\text{HPO}_4$ , Extrakten von Fleisch, Pankreatin usw. konnte das Vermehrungstempo nur ganz unwesentlich beschleunigt werden. Obschon die Forschungsergebnisse von GREGORY (34) mit den R. HERTWIGSchen Versuchsergebnissen nicht im Einklang stehen, so geht es doch nicht an, die erwähnten Resultate von HERTWIG und seiner Schule als nicht richtig zu bezeichnen. Das Material, an welchem GREGORY (34) gearbeitet hat, zeichnet sich durch ganz andere Fortpflanzungseigentümlichkeiten aus, insbesondere ist hier hervorzuheben, daß bei *Tillina* der Encystierungsprozeß jedem Vermehrungsakt vorausgeht. Die Encystierungserscheinung bildet einen so tief in die Natur der lebenden Substanz eingreifenden Prozeß, daß die an diesem Material gewonnenen Resultate schwerlich mit dem Verhalten anderer Infusorien, bei denen die Encystierung vor der Teilung nicht obligatorisch ist, sich direkt vergleichen lassen.

Die Depressionserscheinungen wurden nicht ausschließlich an Infusorien beobachtet. So hat vor kurzem R. ERDMANN (30) auf Grund ihrer Beobachtungen an *Amoeba diploidea* festgestellt, daß auch bei diesem Rhizopoden nach lange dauernder vegetativer Züchtung die Depression zum Vorschein kommt. Die Verfasserin faßt ihre diesbezüglichen Resultate folgendermaßen zusammen: „Die 1 Jahr lang asexuell aufgezogenen Amöben verloren die Fähigkeit zur Kopulation unter den sonst dazu führenden Bedingungen. Sie bildeten Ruheformen, die meistens Chromatinarmut zeigten im Verhältnis zur Zellgröße. Irgendwelche die Geschlechtlichkeit ersetzenden Vorgänge wurden nicht beobachtet. Die lokomotorische Funktion der Zelle schien verringert. Die Lebensdauer einer Kulturfolge war der normalen gleich.“

Die von POPOFF (77) festgestellte Tatsache, daß man die Depressionserscheinungen auch künstlich hervorrufen kann, weist sehr deutlich darauf hin, daß diese Veränderungen in sehr hohem Grade von dem Einfluß der äußeren Bedingungen des Lebens abhängig sind. Dasselbe geht auch aus der Arbeit von DOBELL (19) hervor, nach welchem die physiologische Degeneration von *Opalina ranarum* in den Fröschen auftritt, die längere Zeit gehungert haben, also auch von äußeren Faktoren hervorgerufen wird. Diese Auffassung wird auch durch die Resultate der neueren Literatur bestätigt. Es unterliegt absolut keinem Zweifel, daß die Degenerations- resp. Depressionserscheinungen in länger geführten Kulturen auftreten. Es ist jedoch bisher nicht in unzweideutiger Weise nachgewiesen worden, ob diese Erscheinungen in der Tat als Ermüdungsausdruck einer längere Zeit lebenden Substanz aufzufassen sind, oder aber ob sie sich nicht doch auf den Einfluß gewisser äußerer Faktoren zurückführen lassen. Für die letztere Vermutung sprechen diejenigen Literaturangaben, in denen die Autoren sogar bei lange dauernden Kulturen keine Depressions-

und keine Degenerationserscheinungen beobachteten. Es drängt sich nämlich in Anbetracht dessen die Vermutung auf, daß die Kulturen, welche einer Degeneration anheimfallen, vielleicht unter den nicht besonders günstigen Lebensbedingungen gelitten haben; diese schädlichen Faktoren sind vielleicht zu schwach, um sofort eine Reaktion herbeizuführen. Da jedoch bekanntlich der lebenden Materie die Eigentümlichkeit einer Kumulation der Reize zukommt, so können sich die Reize äußern, sobald sie eine gewisse Höhe erreicht haben, und zwar in unserem Falle in Form von Degeneration. In der Tat fehlt es in der Literatur nicht an solchen Beobachtungen.

JOUKOWSKY (46), welcher die Vermehrungsbedingungen und den Eintritt der Konjugationsperiode bei Infusorien (*Pleurotricha lanceolata*, *Paramecium caudatum* und *Paramecium putrinum*) untersuchte, hat in seinen 8 Monate lang geführten Kulturen 458 Generationen gezüchtet; er konnte keine Depressionszustände feststellen, obschon die Kultur sich auf eine so große Anzahl von Generationen erstreckte. Bei *Paramecium* bemerkte er nur den Schwund der Pseudopodien, konnte jedoch keinen Depressionszustand an dem Kern feststellen.

P. ENRIQUES (28) führte seine Kulturen ebenfalls sehr lange, und es pflanzten sich die von ihm gezüchteten Tiere nur vegetativ, z. B. *Glaucocoma scintillans* bis zu 683 Generationen fort, ohne daß Kopulation und senile Degeneration während dieser ganzen Züchtung eingetreten wäre. Zu demselben Schluß kommt er auch auf Grund der durch 100 Generationen fortgesetzten Züchtung von *Stylonychia pustulata* und langen Kultivierens von *Vorticella nebulifera*. Der Verfasser ist überzeugt, daß die von anderen Autoren beobachteten Erscheinungen der senilen Degeneration sich auf schädliche Einflüsse von Bakterien in der Kultur zurückführen lassen.

Von besonderer Wichtigkeit scheinen mir auch die Resultate der neuesten Arbeiten von WOODRUFF (100, 101) zu sein, welche ebenfalls an Infusorien (*Paramecium aurelia* und *caudatum*) ausgeführt wurden. Wie oben erwähnt, gehörte WOODRUFF in seinen früheren Arbeiten zu denjenigen Autoren, welche das zyklische Auftreten der Depressionsperioden anerkennen. Im Laufe seiner weiteren Forschungen hat sich der genannte Verfasser überzeugt, daß das Tempo der vegetativen Fortpflanzung einerseits und die Häufigkeit der von Zeit zu Zeit beobachteten Depressionszustände sehr von der Quantität des Kulturmediums abhängt. Diese Tatsache läßt sich dadurch erklären, daß die Tiere gewisse, für die Kultur schädliche resp. toxische Substanzen ausscheiden, welche sich in der geringen Menge von Kulturflüssigkeit sehr rasch stark kondensieren und jede weitere Fortpflanzung unmöglich machen. In seiner letzten Publikation (101) berichtet WOODRUFF, daß es ihm gelungen ist, bei regelmäßigem Wechsel der Umgebungsflüssigkeit die Kultur  $3\frac{1}{2}$  Jahr kontinuierlich ohne Depressionsstadien zu züchten. Er erhielt in dieser Zeit 2121 Generationen, und durch die ganze Zeit teilten sich die Tiere regelmäßig 3mal in 24 Stunden. Der Autor kommt auf Grund der oben angegebenen Resultate zu dem Schluß, daß bei günstigen Kulturbedingungen die Infusorien wie *Paramecium aurelia* sich unbegrenzt lange kultivieren lassen, daß ihre Fortpflanzungsfähigkeit nicht herabsinkt und daß die vegetative Fortpflanzung dieser Tiere ohne künstliche Anregung vor sich gehen kann.

Wenn wir uns nun die Frage stellen, ob durch diese Versuche die Schlußfolgerungen von MAUPAS, CALKINS, POPOFF, R. HERTWIG

u. a. erschüttert sind, so glaube ich doch zu der Behauptung berechtigt zu sein, daß sich die Versuchsergebnisse der beiden Forschergruppen doch vereinigen lassen und daß sie sogar einander ergänzen. Man hat nämlich früher beobachtet, daß in der Kultur in der Aufeinanderfolge der Generationen die physiologische Depression resp. Degeneration auftritt; aber jeder physiologischen Erscheinung liegen doch gewisse kausale Faktoren zugrunde. Die nach meiner Beurteilung bedeutsame Arbeit von POPOFF (77) hat doch ergeben, daß man durch künstliche Faktoren diese Depressionen herbeiführen kann. Was durch die Versuche von POPOFF künstlich veranlaßt wurde, kann auch unter dem Einfluß normaler Stoffwechselprodukte auftreten (WOODRUFF) resp. durch die von Bakterien erzeugten Stoffwechselprodukte (ENRIQUES) veranlaßt werden. Durch diese Arbeiten erscheint also nur die Analyse dieser biologischen Erscheinung weiter gefördert. Außerdem werfen diese neuen Versuchsergebnisse noch Licht auf das Problem der vegetativen Zeugungsform, die danach in diesen künstlich gebesserten äußeren Bedingungen unbegrenzt lange verlaufen kann, und auf die Erscheinung des „natürlichen“ Todes. Der Tod ist eigentlich stets „natürlich“, denn der Tod als Aufhören der Lebensprozesse muß doch immer als natürliche durch den Mangel an erforderlichen Lebensbedingungen bewirkte Reaktion aufgefaßt werden. Gewöhnlich versteht man jedoch darunter ein Aufhören der Lebensfunktionen ohne nachweisbare äußere Faktoren als spezifische Eigentümlichkeit eines jeden Lebewesens. Faßt man derartig den Begriff des natürlichen Todes auf, so muß man bei Berücksichtigung der neuesten Resultate von ENRIQUES und WOODRUFF folgende Alternative stellen:

1) Man kann die Meinung vertreten, daß der natürliche Tod bei manchen Protozoengruppen nicht existiert, selbstverständlich, wenn es sich nur um ununterbrochene Kontinuität der lebenden Substanz von einer Generation zu der anderen handle. Dabei ist jedoch zu beachten, daß man hier von Unsterblichkeit der lebenden Substanz, nicht der lebenden Individuen spricht. Die Protozoenindividuen müßten natürlich in einzelnen Generationen ebenso, wie alle anderen Tierorganismen, als Wesen von begrenzter Dauerhaftigkeit betrachtet werden.

2) Für die oben besprochenen Versuchsergebnisse wäre noch eine andere Deutung vielleicht möglich, und zwar, daß durch stets gewechseltes Medium resp. durch Zuführung von reichlichen Mengen der Tiere umgebenden Flüssigkeit eine Renovierung resp. Verjüngung der lebenden Materie stattfindet. Aber der Mechanismus dieses Vorganges müßte doch dadurch zustande kommen, daß hier die „Ausspülung“ der Substanz sich vollzöge, und da kommen wir mit dieser Interpretation wieder auf das früher Angegebene zurück, daß nämlich die Lebensprozesse die Produktion gewisser toxischen Substanzen zur Folge haben und daß ein Wechsel der Kulturflüssigkeit nur zur Beseitigung der schädlichen Stoffwechselprodukte diene.

Diese Interpretation scheint mir auch wahrscheinlicher zu sein. Danach hängt also die Dauerhaftigkeit des Lebens sowohl von der Beschaffenheit der lebenden Materie als auch von der Einwirkung der Außenwelt auf dieselbe ab. Bestimmten Arten der lebendigen Materie sind verschiedene Lebenszyklen eigentümlich. In bestimmten

Stadien des Lebenszyklus kann durch die Außenwelt sein Verlauf gewissermaßen geändert werden.

In unseren bisherigen Betrachtungen befaßten wir uns mit denjenigen Teilungserscheinungen, bei welchen der mütterliche Organismus halbiert resp. in zwei Tochterzellen geteilt wird. Außer dieser Teilungsform, welche auch als Hemitomie bezeichnet wird, findet man bei den Protozoen die sogenannte mehrfache Teilung, Polytomie, welche in der Teilung eines Protistenorganismus in mehrere Derivate besteht. Diese Teilungsart tritt besonders oft bei Sporenbildung auf.

### 3. Zeugung durch Teilung bei Metazoen.

#### a) Morphologische Skizze des Verlaufes der Zeugung durch Teilung.

Die Zeugung durch Teilung bei vielzelligen Tieren ist häufiger bei niederen als bei höheren Organismen, obschon sie auch dort in gewissen Entwicklungsphasen auftritt.

In morphologischer Hinsicht ist diese Zeugungsart sehr gründlich in neuester Zeit im Handbuch von KORSCHULT und HEIDER charakterisiert, wo dieser Fortpflanzungstypus bei allen Tierklassen genau geschildert ist. Hier können wir uns also auf einige Beispiele beschränken.

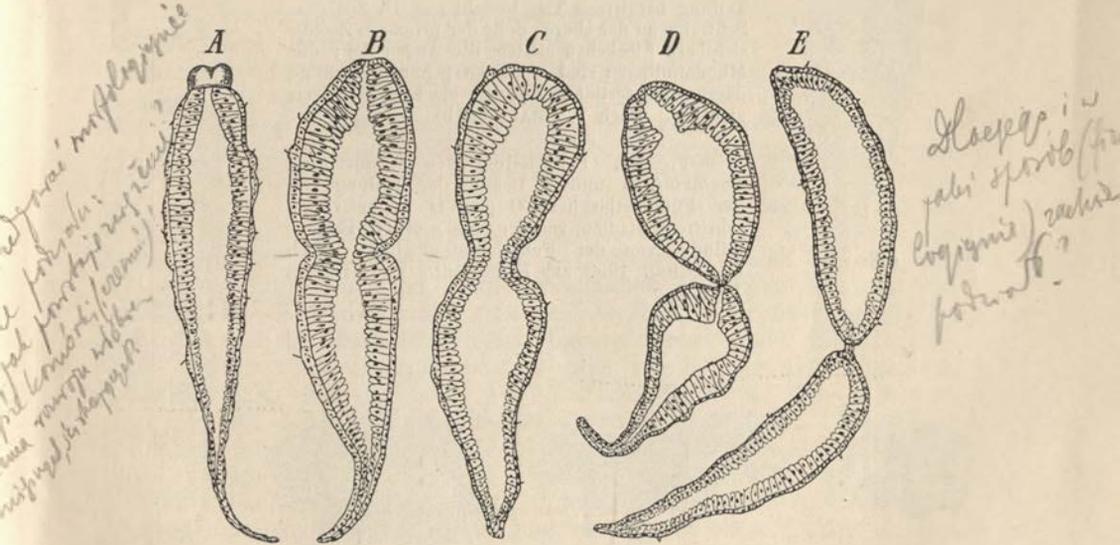


Fig. 22. *Protohydra Leuckarti* (A) in einigen aufeinander folgenden Stadien der Querteilung (B—E), in etwas schematischer Darstellung. (Nach ADERS 1903 aus KORSCHULT und HEIDER 1910.)

Die Teilung kann als Quer- und Längsteilung auftreten. Der einfachsten Form der Querteilung begegnen wir bei Cölenteraten, besonders bei Hydrozoen. Fig. 22 stellt die aufeinander folgenden Stadien der Fortpflanzung durch Teilung bei *Protohydra Leuckarti* dar. Der Prozeß verläuft so einfach, daß eine nähere Beschreibung überflüssig erscheint. Der Prozeß, welcher als Strobilation bei den Scyphomedusen beschrieben wird, läßt sich ebenfalls auf Teilungserscheinungen zurückführen.

Fig. 23 zeigt polydiske Strobila von *Aurelia aurita*. Das Aussehen dieses Organismus beweist, daß der Teilungsvorgang hier sehr rasch fortschreitet: bevor die oberen Teilstücke sich losgelöst haben, kommt die Teilung in der unteren Partie zum Vorschein. Im Gegensatz zu dem, was wir bei *Protohydra* kennen gelernt haben, verläuft hier also der Teilungsprozeß gleichzeitig an mehreren Stellen des Organismus.

Einen etwas anderen Typus der Teilung finden wir bei gewissen Würmern. Wir schildern hier diesen Prozeß nach den Untersuchungen von v. GRAFF (33 b) und v. WAGNER (93, 94) an der Turbellarie *Microstomum*. Die Teilung verläuft hier in zwei aufeinander folgenden Phasen. Die erste Phase besteht nämlich in der Bildung der sogenannten „Zooide“ d. h. Isolierung eines Wurmstückes, welches sich durch ein Septum von dem übrigen Organismus abgrenzt. Die zweite Phase dagegen äußert sich in der Ausgestaltung des „Zooids“. Aus der Teilung der Zooide erster Ordnung entstehen Zooide zweiter Ordnung, die wieder zu einer neuen Teilung fähig sind. Auf diese Weise können verhältnismäßig lange Kettenverbände entstehen.

Fig. 24 stellt eine Kette von 16 Zooiden dar, welche eben im Begriffe sind, ihre inneren Organe auszubilden. Dieser Prozeß der Organausgestaltung ist selbstver-

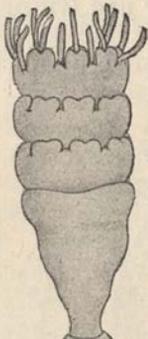


Fig. 23.

Fig. 23. *Aurelia aurita*, in Strobilation begriffen. Aus KORSCHOLT und HEIDER.

Fig. 24. Die vegetative Fortpflanzung bei der Turbellarie *Microstomum lineare*. Das in Teilung begriffene Tier besteht aus 16 Zooiden. Schwarze an der oberen Seite der primären Zooide sichtbare Fleckchen stellen die Augen dar; die Mundöffnungen sind rechts an primären, sekundären und tertiären Zooiden als Einstülpungen sichtbar. Nach v. GRAFF (33 b).

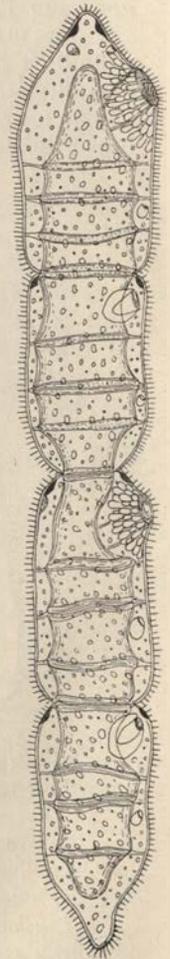


Fig. 24.

Fig. 25. Längsteilung von *Paranemonia Contarini*. A und B Beginn der Teilung von der Fußscheibe her, C und D weiter vorgeschrittene Stadien, von der Seite gesehen, E Dreiteilung, von der Fußscheibe gesehen. Nach CARLGREN 1903 aus KORSCHOLT und HEIDER 1910.

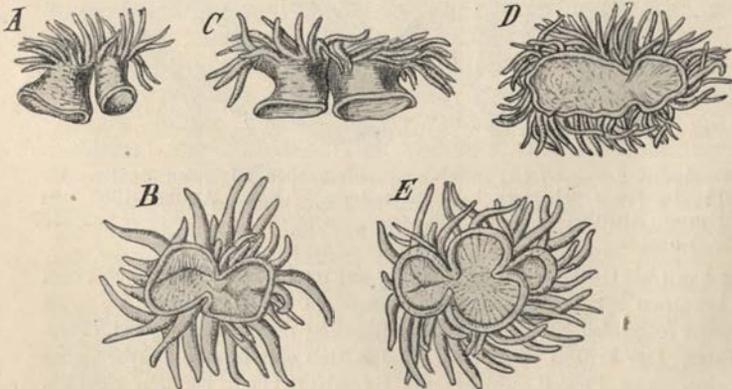


Fig. 25.

ständig in den Zooiden erster Ordnung weiter fortgeschritten, als in denjenigen der zweiten, in diesen wieder weiter, als in den Zooiden dritter Ordnung. Auf die Morphologie der Ausbildung der inneren Organe werde ich nicht eingehen (vgl. in dieser Hinsicht v. WAGNERS Beitrag zu GRAFFS Monographie).

Die Fortpflanzung bei Metazoen kann auch durch Längsspaltung des Organismus stattfinden. Fig. 25 illustriert den Verlauf dieses Prozesses bei der Actinie *Paranemonia Contarini*. Aus der Abbildung ist auch ersichtlich, daß die Längsspaltung nicht immer zwei ganz gleichgroße Individuen ergibt.

Nach diesen kurzen morphologischen Bemerkungen können wir jetzt die Natur dieser Erscheinung vom physiologischen Standpunkte kennen lernen.

Die Betrachtung der Physiologie dieser Fortpflanzungsart muß darin bestehen, daß wir die Erscheinungen, aus denen der Akt der Vermehrung zusammengesetzt ist, resp. die Erscheinungen, welche dieser Zeugungsform zugrunde liegen, näher analysieren. Zu diesen Erscheinungen müssen gerechnet werden 1) das Wachstum, 2) die Verjüngung, 3) die Bildungspotenz der Elemente, welche an dem Zeugungsprozeß teilnehmen, 4) die inneren Eigenschaften der lebenden Materie in bezug auf die Fortpflanzungsfähigkeit.

#### b) Wachstumsprozesse bei Zeugung durch Teilung.

Das Wachstum kann entweder der Teilung vorangehen und demnach den elterlichen Organismus betreffen, oder es kann, wenn sich die Teilung sehr langsam vollzieht, die Teilung begleiten, oder endlich erst nach vollzogener Teilung eintreten und demnach sich auf die Tochterorganismen beziehen. Wenn wir vom Wachstum sprechen, so ist hier hauptsächlich derjenige Wachstumstypus gedacht, welcher in der Roux'schen Analyse als aktives Wachstum bezeichnet wird. Sehr wichtig ist die Art und Weise des Wachstumsverlaufes bei der vegetativen Fortpflanzung, und zwar deshalb, weil wir darin das Kriterium für die Definition der Fortpflanzung durch Teilung und Knospung finden können. Am genauesten ist diese Analyse von v. WAGNER (93) auf Grund seiner Untersuchungen über vegetative Fortpflanzung der Turbellarie *Microstomum* durchgeführt. Die Morphologie dieses Vermehrungsprozesses habe ich bereits oben skizziert. Nun hat man die vegetative Fortpflanzungsform bei den Würmern längere Zeit hindurch als Knospungsprozeß bezeichnet. Zu dieser Annahme haben verschiedene Beobachtungen Anlaß gegeben. So erblickte man z. B. in den bei *Microstomum* geschilderten (Fig. 24) Kettenverbänden, welche bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung so oft vorkommen, den Beweis, daß man es hier mit einer Knospung, und zwar der sogenannten Terminal- oder Endknospenbildung zu tun hat. Von HALLER<sup>1)</sup> wurde weiter festgestellt, daß die Anlage des Septums, durch welches das Stammindividuum geteilt wird, sich nicht in der Mitte des Körpers ansetzt, sondern gewöhnlich in dem hinteren Körperabschnitte entsteht. Infolgedessen legte man bei der Analyse dieser Zeugungsform besonderen Nachdruck nicht auf den Teilungsvorgang, sondern vielmehr auf den Wachstumsprozeß. Es liegt nämlich im Wesen der Knospungserscheinung, daß ihr stets die Wachs-

1) Zitiert nach v. WAGNER (93).

tumsvorgänge, und zwar in einer ganz genau bestimmten Richtung und mit knapp beschränkter Lokalisation, vorangehen. Diese Knospungshypothese erscheint jedoch in neuerer Zeit im Lichte genauer analytischer Forschungen von F. v. WAGNER hinfällig. Auf Grund seiner Untersuchungen über die Wachstumsvorgänge von *Microstomum* konnte sich WAGNER überzeugen, daß „das Wachstum des in Teilung begriffenen *Microstomum* ein zwar auf die Längsachse beschränktes, sonst aber allgemeines und gleichmäßiges ist“; und damit ist der Knospungshypothese jede Grundlage entzogen. Auch das Verhalten der Zooide bei den Wachstumsvorgängen charakterisiert diese Zeugungsform nicht als Knospung, sondern als Teilung. Eine eingehende Besprechung dieses Problems findet sich in den Arbeiten von v. WAGNER (93, 94).

### e) Verjüngung bei Zeugung durch Teilung.

Die Fortpflanzung durch Teilung steht weiter mit der Erscheinung der Verjüngung der Gewebe im innigen Zusammenhang. Jeder weiß, daß die ganz jungen embryonalen Elemente anders aussehen, als die älteren Zellen. Worin aber das Wesen dieses Verhaltens besteht, das ist eine viel umstrittene Frage. In morphologischer Hinsicht zeichnen sich die älteren Gewebe des Metazoenorganismus gewöhnlich durch weiter fortgeschrittenen Grad der morphologischen Differenzierung aus; es unterliegt aber keinem Zweifel, daß tiefgreifende Unterschiede auch in den physiologischen Eigenschaften der jüngeren und der älteren Gewebe bestehen. Dieses Problem wurde mehrmals bereits in der Literatur behandelt. MINOT (67) vertritt die Ansicht, daß das Altern im innigsten Zusammenhang mit den Vorgängen der sogenannten Cytomorphose steht. Er unterscheidet darin mehrere Stadien, und zwar das undifferenzierte Stadium, die Phase der fortschreitenden Differenzierung, die Vorgänge der Degeneration und Todeserscheinungen. Das Wesen des Alterns jedoch soll nach MINOT (67) im bedeutsamen Zuwachs vom Protoplasma in den im Altern begriffenen Zellelementen bestehen. Infolgedessen ist das quantitative Verhältnis zwischen dem Protoplasma und dem Kern alteriert. Im Ei hat diese Alteration den Kulminationspunkt erreicht und wird während der Entwicklung ausgeglichen — eo ipso wird jetzt das junge Material produziert. Diese Auffassung basiert mehr auf morphologischen Prinzipien.

Etwas anders faßt den Prozeß des Alterns MONTGOMERY (68) auf, welcher die Meinung vertritt, daß der Organismus durch die sich bei den Lebensprozessen bildenden Substanzen vergiftet wird. Das Altern tritt demnach als Folge eines unzureichenden Exkretionsprozesses auf.

CHILD (16) ist neuerlich auf Grund seiner Forschungen über vegetative Fortpflanzung zu der Ueberzeugung gekommen, daß die von MINOT als Wesen des Alterns anerkannte Zunahme des Plasmavolumens in den Zellen eigentlich erst ein sekundärer Vorgang ist und nicht immer beim Altern des Organismus auftritt. Das Wesen dieser Erscheinung dagegen besteht darin, daß in den älteren Zellen der ganze Metabolismus gehemmt ist, was sich morphologisch durch Anhäufung struktureller Hindernisse für den Stoffwechsel determiniert, z. B. Abnahme der Permeabilität, Zunahme der Dichte, Anhäufung relativ

inaktiver Substanzen usw. Die Experimente von CHILD (16) wurden an Planarien ausgeführt. Als Reaktion, nach welcher sich der Grad des Alterns resp. der Verjüngung beurteilen läßt, gilt die Widerstandsfähigkeit der Elemente gegen Alkohol. CHILD hat festgestellt, daß die älteren Tiere eine bedeutend schwächere Resistenz gegen Alkohol aufweisen als die jungen. In bezug auf die vegetative Fortpflanzung hat diese Methode sehr wichtige Schlüsse ergeben. Es zeigte sich nämlich, daß die Individuen resp. Individuenstücke, welche in vegetativer Fortpflanzung begriffen sind, auch wenn sie von älteren Individuen herstammen, eine größere Resistenz gegen Alkohol besitzen, als Exemplare von gleichem Alter, welche sich nicht im Fortpflanzungszustande befinden. Daraus ergibt sich der Schluß, daß in diesen Geweben sich Verjüngungszustände abspielen. Diese Wiederverjüngung beruht physiologisch auf einer Zunahme des Metabolismus und kommt durch die Forträumung der für den Metabolismus bestehenden strukturellen Hindernisse zustande. Eine solche Verjüngung begleitet die Auslösung des Prozesses der vegetativen Fortpflanzung durch Teilung, was sich aus der Zunahme der Resistenz gegen Alkohol ergibt und sich durch diese Reaktion beinahe quantitativ bestimmen läßt.

#### d) Analyse der Bildungspotenz bei Zeugung durch Teilung.

Hand in Hand mit den Verjüngungsprozessen gehen auch gewöhnlich die Prozesse der Entdifferenzierung resp. die Vorgänge der Umdifferenzierung. Die Differenzierungsprozesse in einem morphogenetischen System sind in hohem Grade von den Bildungspotenzen der Systemkomponente, d. h. der Zellen abhängig. Die beste Analyse in dieser Hinsicht wurde von DRIESCH (22) durchgeführt und sie ist von prinzipieller Bedeutung, da sie auch eine Klassifikation der Systeme gestattet, so daß man sich auf diese Weise in den Bildungsprozessen bei der Fortpflanzung orientieren kann. In den grundlegenden Arbeiten von W. ROUX (85) wurde schon früher darauf hingewiesen, daß in morphogenetischen Entwicklungsvorgängen die Frage nach der Oertlichkeit der Ursachen des gestaltenden Geschehens vor allen anderen entschieden werden muß (vgl. auch ROUXS (85a) Abhandlung in „Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik“, Heft 1, p. 63). Die Bildungspotenz einzelner Systeme läßt sich nach DRIESCH aus der Beobachtung des Entwicklungsprozesses erschließen. Das, „was wirklich im Laufe einer gegebenen Ontogenese aus einer Zelle wird“, bestimmt in der Terminologie von DRIESCH deren prospektive Bedeutung. Dieser Terminus bezeichnet also das wirkliche Schicksal einer embryonalen Zelle oder eines embryonalen Zellkomplexes. Aus entwicklungsmechanischen Untersuchungen hat sich jedoch ergeben, daß das, was in gewöhnlichem Ablauf der Ontogenese aus einem Komplex von Elementen werden kann, der aktuellen Leistung desselben nicht immer entspricht. Potentiell kann oft das gegebene System mehr leisten, als es wirklich bei der Ontogenese zur Entfaltung bringt. Bei der vegetativen Vermehrung tritt dieses Prinzip oft mit ganz besonderer Klarheit hervor. Wird z. B. der Organismus in mehrere Stücke zerteilt, so sieht man oft, daß sich bei dem bald darauf auftretenden Gestaltungsgeschehen die Potenz des Zellkomplexes bedeutend größer erweist, als es der prospektiven Bedeutung desselben entspricht. Die Gesamtheit dessen, was aus einem gegebenen Zellkomplex werden

„kann“, bestimmt nach DRIESCH die prospektive Potenz desselben. Prospektive Potenz bezeichnet also nicht das aktuelle, sondern das mögliche Schicksal eines Zellsystems und umfaßt das typische und das atypische Geschehen, mag es eine aktive oder eine passive Leistung des betreffenden Keimbezirks sein.

Die prospektive Potenz kann in verschiedenen Bezirken eines größeren Systems entweder gleich oder verschieden sein. Zeichnen sich die gesamten Zellelemente eines betrachteten Organismusleibes durch dieselbe prospektive Potenz aus, so nennt DRIESCH einen solchen Bezirk, ein solches Zellenkonglomerat „äquipotentiell System“. Sind die den einzelnen Zellen des betrachteten Systems inhärenten prospektiven Potenzen verschieden, so bezeichnet DRIESCH ein solches System als ein „inäquipotentiell“.

Aus den ganz verschiedenen Leistungen, welche von den oben genannten Systemen, während der Gestaltungsvorgänge ausgeübt werden, kann man schließen, daß die Potenzen, welche den einzelnen Teilen des in Bildung begriffenen Organismusteiles innewohnen, sehr mannigfaltig sein können. DRIESCH hat sie in einige Klassen geteilt. Dem normalen typischen Ablauf der Ontogenese dienende Potenzen werden von DRIESCH als primäre Potenzen bezeichnet. Für die normale ontogenetische Zeugung, die uns hier beschäftigt, ist eben diese Potenzenkategorie die wichtigste. Bei der vegetativen Fortpflanzung jedoch, welche sehr oft durch äußere Faktoren ausgelöst wird, kommen auch die sekundären Potenzen in Betracht, da sie eben bei dem restitutiven Bildungstypus vorkommen. Von sekundären Potenzen wird gesprochen, „sobald eine Störung der Organisation berichtigt wird durch Prozesse, welche dem Bereiche des Normalen fremd sind; und derartige abnorme Prozesse geschehen auf Grund der Aktivierung von Potenzen, welche in der eigentlichen Ontogenie latent bleiben“ (DRIESCH 27 p. 111). Nun ist eben bei der vegetativen Vermehrung oft schwer zu unterscheiden, durch welche kausalen Momente der Fortpflanzungsakt zustande gebracht ist (vgl. unten die Bemerkungen über Polyembryonie), und deshalb ist nicht immer die Unterscheidung durchführbar, ob der Organismus nur mit primären oder auch mit sekundären Potenzen arbeitet. Die Potenz, welche ein System zu entfalten vermag, kann sich durch eine bestimmte unmittelbare Leistung äußern. Wenn sich z. B. ein Organismus geteilt hat und die Elemente, welche in der Teilungsebene liegen, eine Schicht von jungen neuen Zellelementen proliferieren, so ist dieser Proliferationsakt als Folge der unmittelbaren Leistung der an der Teilungsebene liegenden Zellen zu betrachten, und eine solche Leistung, welche von einem gegebenen äquipotentiellen System unmittelbar ausgeführt wird, ist nach DRIESCHS Bezeichnung ein Effekt der Aktivierung der expliziten Potenzen. Diese neu proliferierten Elemente werden sich aber weiter vermehren, werden verschiedenartige Differenzierung erfahren, und erst aus der Gesamtheit dieser Geschehnisse wird ein neuer Organismus resultieren. Und eben diese Gesamtheit der morphogenen Vorgänge, welche der Keim in seiner ganzen Entwicklung leistet, ist auf die sogenannte implizite Potenz der Bildungszone zurückzuführen. Explicit wird also von DRIESCH „die prospektive Potenz genannt in Hinsicht auf das, was unmittelbar aus

diesem Embryonalteil, wie er da ist, werden kann, implicit in bezug auf das, was überhaupt einmal aus ihm und aus seinen kraft der expliciten Potenz entstandenen näheren und fernerer Derivaten zu werden vermag“. Die von uns charakterisierten expliciten Potenzen sind gewöhnlich also zu ganz einfachen Leistungen befähigt, z. B. zur Teilung einer Zelle in zwei Tochterelemente, anders verhält sich die Sache mit den impliciten Potenzen, welche oft eine recht komplizierte Abfolge von Geschehnissen, einen Komplex von mannigfaltigsten morphogenetischen Vorgängen entfalten werden (Zellteilungen, Zellverschiebungen, Invaginationen, Ausstülpungen usw.). Dieser Komplex von Prozessen ist als Folge der Aktivierung der impliciten Potenz zu betrachten. Potenzen, welche eine so komplizierte Abfolge von morphogenetischen Vorgängen leisten können, nennt DRIESCH im Gegensatz zu den einfachen Potenzen: komplex.

Ein äquipotentielles System, welches mit solchen komplexen Potenzen ausgerüstet ist, bezeichnet DRIESCH als äquipotentielles System mit komplexen Potenzen.

Wenn man die morphogenetischen Prozesse überblickt, welche bei der Vermehrung der Organismen durch Teilung stattfinden, so lassen sich hier zwei Haupttypen in bezug auf die potentiellen Eigenschaften unterscheiden. Im ersten Typus sehen wir, daß nach vollzogener Teilung der elterlichen Organisation die Ergänzung der durch Teilung dekompletierten Struktur erfolgt, und zwar dadurch, daß die an der Teilungsebene liegenden Zellen zuerst das undifferenzierte neue Material proliferieren und dieses Bildungsmaterial sodann verschiedene, oft recht komplizierte Transformationen und Differenzierungen durchmachen muß, um die Totalität der neuen Organisation hervorzubringen.

Schneidet man einen Wurm z. B. *Lumbricus* in mehrere Stücke durch, so wird durch diesen mechanischen Eingriff der Vermehrungsakt eingeleitet, denn dadurch wird die prospektive Potenz der Elemente aktiviert. An jeder Schnittfläche wird infolgedessen die Ergänzung der Organisation entstehen. Wir haben es hier also mit komplexen äquipotentiellen Systemen zu tun.

Der zweite Typus läßt sich an einem Beispiel der künstlich hervorgerufenen Vermehrung an der Tunicate *Clavellina* illustrieren. Zu dieser Prüfung der Potenz bedient man sich ebenfalls eines operativen Eingriffes, denn in diesem Fall wird am besten die prospektive Potenz aktiviert. Das Tier von so komplizierter Struktur wie die Ascidie *Clavellina* (Fig. 40) vermag aus einem Teil des Kiemenkorbes oder Eingeweidesackes durch Sprossung die ganze Organisation zu ergänzen. Das ist aber noch nicht alles, und diese Art der Restitution gehört nicht zu dem jetzt in Rede stehenden Typus. DRIESCH (24) hat nämlich festgestellt, daß, wenn das Tier in zwei oder mehrere Abschnitte zerteilt wird, jeder von diesen Teilen ein ganzes Individuum ohne Sprossung zu ergeben vermag. In diesem Fall wird zuerst die Organisation dieses Abschnittes rückgebildet, bis er eine weiße Kugel darstellt, welche nur aus zwei den Keimblättern entsprechenden Epithelien, mit Mesenchym dazwischen, besteht und sich dann nach einer gewissen, vielleicht nur scheinbaren Ruheperiode zu einer neuen Organisation umbildet. Diese neue Organisation entspricht jedoch nicht dem Abschnitte des Tieres, sondern der Totalität desselben, sie stellt eine vollständige Ascidie dar. Diese Tatsache, daß sich ein beliebiger Teil in ein Ganzes umwandeln kann, ist

für die Analyse der Bildungspotenz der Elemente von prinzipieller Bedeutung. Diese Tatsache kann als Beweis dafür gelten, daß jedem Element die Potenz inhäriert, einen beliebigen Teil der allgemeinen Organisation zu bilden, und daß diese Elemente so arbeiten, daß aus ihrer gemeinsamen Leistung ein harmonisch organisiertes Ganze hervorgeht. Wir haben es hier demnach mit einem harmonischen äquipotentiellen System zu tun.

Wir haben im Vorhergehenden nur die wichtigsten Typen der Potenzen analysiert und sind zu dem Ergebnis gelangt, daß die Bildungskraft des Organismus sich entweder dadurch äußert, daß eine gewisse Gruppe von Zellelementen seine Potenz aktiviert, und daß bei ihrer Aktivierung neue Elemente proliferiert werden, welche zur Ergänzung der morphologischen Einheit beitragen, oder daß alle Zellen, aus denen der formativ tätige Abschnitt besteht, sich in gewisser Weise zu differenzieren vermögen und aus ihrer Leistung die neue Organisation hervorgeht<sup>1)</sup>.

e) Abhängigkeit der Bildungspotenz von den inneren Bedingungen der lebendigen Materie und von der äußeren Umgebung.

Die Bildungspotenz, die wir oben analysiert haben, ist, wie schon aus dem Vorhergehenden eigentlich zu erwarten war, bei verschiedenen Organismen sehr verschieden, und auch in einem und demselben Organismus muß sie wie jede physiologische Eigenschaft nach dem Zustande des Organismus, also nach den inneren Bedingungen desselben, variieren. Vor allem ist sie oft von dem Alter des Individuums abhängig. Wir begegnen zwar allerdings tierischen Organismen, die ihr ganzes Leben hindurch diese Art der Bildungspotenz manifestieren können. Bei vielen Anthozoen, bei denen die Teilung (Lazeration) eine sehr häufige Vermehrungsform bildet, bei Medusen, sehr verschiedenen Würmern, dauert die vegetative Fortpflanzung das ganze Leben hindurch. Es gibt aber auch Tiere, die sich in gewissen Entwicklungsstadien ausschließlich vegetativ durch Teilung vermehren können, und dann bleibt diese Eigentümlichkeit nur fakultativ erhalten oder wird sogar vollkommen eingebüßt. Zu dieser ersten Gruppe gehört z. B. *Lumbricus*. Im embryonalen Leben kann sich der *Lumbricus trapezoides* auf dem Gastrulastadium, wie es KLEINENBERG nachgewiesen hat, teilen (Fig. 26), so daß auf vegetativem Wege zwei Embryonen entstehen. Es ist bekannt, daß im späteren Leben bei dem *Lumbricus* die vegetative Fortpflanzung nur fakultativ erhalten bleibt, nämlich wenn das Tier z. B. mechanisch in mehrere Teile geteilt wird oder durch äußere Faktoren zur Autotomie, der die Ergänzung der Organisation nachfolgt, veranlaßt wird.

Bei Echinodermaten wurde die Fortpflanzung durch Teilung bei den Embryonen der Echiniden mehrmals beobachtet resp. veranlaßt. Es ist bekannt, daß durch Trennung der Blastomeren die Erzeugung von mehreren Embryonen aus einem Keim möglich ist [DRIESCH (23), HERBST (36) durch Behandlung der Keime mit kalkfreiem Seewasser]. Oft bleiben die Blastomeren noch ungetrennt, und jeder Teil ent-

1) Die Analyse der Bildungspotenz der Zellelemente hat zu bedeutsamen allgemeinen Schlüssen über den Begriff des Lebens berechtigten Anlaß gegeben. Darüber werden wir später berichten.

wickelt sich für sich, so daß zwei Zwillingorganisationen entstehen. Diese Erscheinung der Zwillingbildung tritt z. B. bei der Behandlung der Eier, welche soeben befruchtet worden sind, mit niedriger Temperatur ein, wie neuerdings Frl. J. BURY in meinem Laboratorium nachgewiesen hat. Zu der Vermehrung durch vegetative Teilung sind bekanntlich die Echiniden in späteren Lebensphasen vollkommen unfähig.

Von MAURICE und SCHULGIN (65) ist die Teilung der Larven der Ascidie *Amaroecium* beobachtet worden.

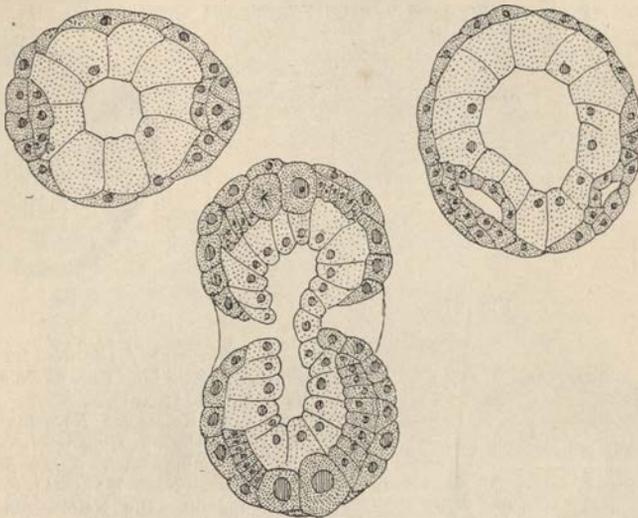


Fig. 26. Fortpflanzung durch Teilung des Keimes von *Lumbricus trapezoides* im Gastrulastadium. Nach KLEINENBERG aus KORSCHULT und HEIDER.

Ein eklatantes Beispiel der vegetativen Vermehrung in der embryonalen Lebensperiode bildet die Erscheinung der Polyembryonie, welche von P. MARCHAL (61) sehr genau beschrieben wurde. Die Untersuchungen von P. MARCHAL wurden an parasitischen Hymenopteren durchgeführt, und zwar an *Encyrtus (Ageniaspis) fuscicollis* und *Polygnotus minutus*. Die ersterwähnte Art legt ihre Eier in das Ei des Schmetterlings *Hyponomeuta* ab. Diesen Prozeß illustriert Fig. 27. In dem sich entwickelnden Keime von *Hyponomeuta* beginnt jetzt sehr langsam die Entwicklung des Keimes von *Encyrtus*. Im nächsten Frühjahr wächst dieser parasitische Keim rasch. In einem solchen Keime läßt sich ein sogenannter Paranucleus (*na*) von den embryonalen Kernen (*e*) unterscheiden (Fig. 28). Alle Kerne liegen zuerst im einheitlichen plasmatischen Territorium (Fig. 28). Der Paranucleus liefert sodann unter Beteiligung seiner Plasmapartie eine Schutzmembran, ein Amnion (Fig. 28—30 *Am*), die embryonalen Kerne sammeln um sich Plasmabezirke, und aus diesen Gebilden entstehen durch vegetative Teilung dieser Territorien (Fig. 29 u. 30) Morulen, die sich weiter vegetativ vermehren, so daß in einem durch eine einheitliche Schutzmembran umgebenen Keimgebilde eine sehr große Anzahl von einzelnen Keimen entstehen. Diese Keime sind demnach

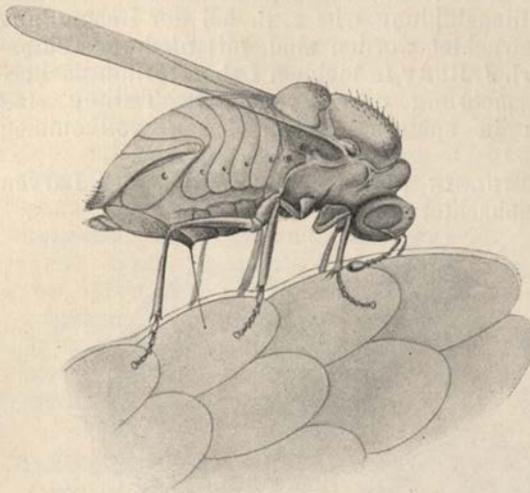


Fig. 27.

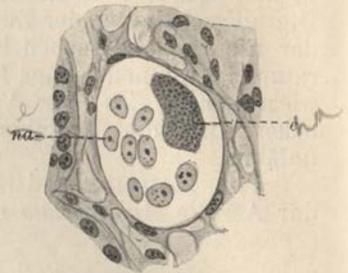


Fig. 28.

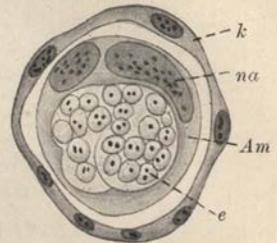


Fig. 29.

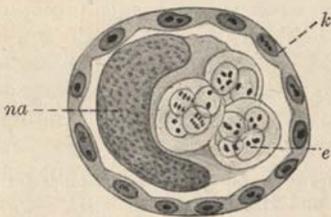


Fig. 30.

Fig. 27. *Encyrtus fuscicollis* im Momente des Ablegens der Eier in das Ei von *Hyponomeuta*. Nach MARCHAL (61).

Fig. 28. Der Keim von *Encyrtus fuscicollis* im embryonalen Gewebe von *Hyponomeuta*. *na* Paranucleus, *e* die embryonalen Kerne in einheitlicher Plasmamasse. Nach MARCHAL (61).

Fig. 29 und 30. Die Keime von *Encyrtus*, umgeben von einer adventiven Schale *k*. *Am* Amnion mit Paranukleen (*na*), innerlich der Keim mit embryonalen Kernen *e*, in vegetativer Teilung begriffen. Nach MARCHAL (61).

auf vegetativem Wege durch Teilung gebildet worden. Fig. 31 zeigt eben ein solches Gebilde. Dieser Prozeß ist von MARCHAL als Polyembryonie bezeichnet worden.

Dieselbe Erscheinung der Polyembryonie wurde von MARCHAL (61) auch bei *Polygnotus minutus* beschrieben und abgebildet.

Aber auch bei höheren Wirbeltieren kann im embryonalen Alter die Teilung der Keime stattfinden. Nach dem, was in neuerer Zeit über die Genese der monochoriellen Zwitter ermittelt wurde, scheint es am wahrscheinlichsten zu sein, daß die Entstehung dieser Kategorie von Mehrfachbildungen ebenfalls auf die vegetative Teilung des Keimes sich zurückführen läßt. Besonders wichtig scheinen hier die Befunde über die Gürteltiere zu sein, welche bekanntlich stets mehrere Junge gebären, welche alle in einem einheitlichen Chorion liegen und stets von gleichem Geschlecht sind. Näheres darüber werde ich in einem der späteren Kapitel berichten. Hier genügt die Bemerkung, daß darüber KÖLLIKER (52a), MILNE-EDWARDS (66), IHERING (42, 43), ROSNER (83), CUÉNOT (18), neuerlich FERNANDEZ (31) und letztens NEWMAN und PATTERSON (71) gearbeitet haben. Mit Ausnahme von ROSNER sind die genannten Autoren darin einig, daß die Mehrfach-

bildungen durch Teilung des einheitlichen Keimes entstehen. In diesem Fall würden wir also mit der vegetativen Vermehrungsform zu tun haben.

Es ist allgemein bekannt, daß auch beim Menschen monochorielle Zwitter geboren werden, und daß die Mehrfachbildungen dieser Kategorie immer von demselben Geschlecht sind. Nun liegt es nahe, anzunehmen, da die Verhältnisse mit Gürteltieren sehr analog zu sein scheinen, daß diese monochoriellen Keime sich aus einem befruchteten Ei entwickeln, und zwar daß sie der Teilung dieses Keimes ihre Genese verdanken. Demnach wäre auch beim Menschen im embryonalen Alter die vegetative Fortpflanzung möglich.

Es ist weiter zu beachten, daß die vegetative Fortpflanzung in einzelnen Individuen von der individuellen allgemeinen Wachstumsenergie abhängt und derselben proportional ist, was v. WAGNER in seiner bereits erwähnten Arbeit bei *Microstomum* hervorhebt.

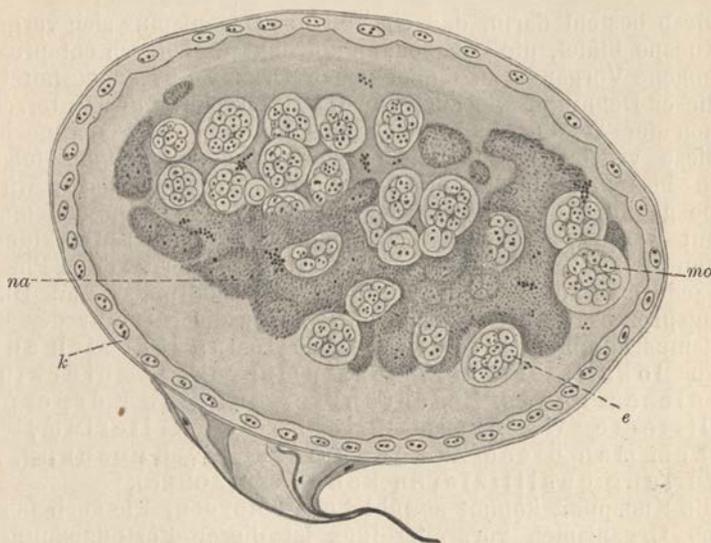


Fig. 31. Die Keime von *Encyrtus* im Morulastadium *mo*. *k* Adventivschale, *na* Paranuclei des Amnion, *e* embryonale Kerne der Morulae. Die vegetative Vermehrung ist noch nicht vollendet. Nach MARCHAL (61).

Was die äußeren Bedingungen betrifft, so können hier alle diejenigen Faktoren auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit Einfluß ausüben, welche auch bei Wachstumsvorgängen in Wirksamkeit treten. Zu diesen Faktoren gehören in erster Linie die Ernährungsbedingungen. „Reichliche Nahrung — schreibt v. WAGNER (94) p. 2453 — fördert das Wachstum, Nahrungsmangel dagegen wirkt retardierend und bringt Wachstum und Fortpflanzung bei längerem Andauern zum Stillstand, dem weiterhin das Absterben des Tieres zu folgen pflegt.“ Es wurde ferner festgestellt, daß größere Wärme des Wassers die Teilungsfortpflanzung begünstigt, woraus der Schluß abgeleitet werden kann, daß eine gewisse Temperaturerhöhung ebenfalls fördernden Einfluß auf das

Tempo der vegetativen Reproduktion ausübt. Spezielle systematische Untersuchungen über diesen Gegenstand wären sehr wünschenswert. Es soll noch auf eine gewisse Verwandtschaft zwischen den Erscheinungen der vegetativen Fortpflanzung durch Teilung und der Regeneration hingewiesen werden. Der Zusammenhang mit der Wachstumserscheinung ist sowohl der vegetativen Fortpflanzung, als auch der Regeneration gemeinsam. Aus den Arbeiten über diesen Vorgang ist nämlich bekannt, daß bei jedem Regenerationsprozeß zuerst die Knospe angelegt wird, welche sodann die Struktur des in regenerativer Bildung begriffenen Organs ausgestaltet. In zahlreichen, auf neue Tatsachen begründeten Arbeiten hat PRZIBRAM (vgl. allgem. Zusammenfassung seiner Resultate in No. 79, p. 212 ff.) den Zusammenhang zwischen dem Wachstum und der Regeneration nachgewiesen; wir haben oben gesehen, daß das Wachstum auch viel Gemeinsames mit der vegetativen Fortpflanzung hat.

## B. Zeugung durch Knospung.

Diese besteht darin, daß ein Teil des Organismus sich vergrößert, eine Knospe bildet, die sich sodann abtrennt und durch entsprechende morphogene Vorgänge zu einem neuen Organismus ausgestaltet wird. Aus dieser Definition wie auch aus der Besprechung des Unterschiedes zwischen der Teilung und der Knospung geht zur Genüge hervor, daß diese vegetative Zeugungsform aus zwei aufeinander folgenden Phasen besteht. In der ersten, der Vorbereitungsphase, wird die Knospe gebildet, in der zweiten kann sie vom Stammorganismus abgetrennt werden, um den Ausgangspunkt für die Entwicklung der nächsten Generation zu bilden. Das Wesen dieser zweiten Phase besteht jedoch in dem Ablauf bestimmter Gestaltungs- und Differenzierungsprozesse, durch welche die Knospe die Struktur des Elternorganismus annimmt. Die Knospenbildung läßt sich auf den genau lokalisierten Wachstumsprozeß zurückführen und dieses genau beschränkte, auf eine Körperpartie lokalisierte Wachstum bildet ein Kriterium, nach welchem man diese Zeugungsform als Knospung, nicht als Teilung qualifizieren kann (v. WAGNER).

Die Knospung kommt sowohl bei **Protozoen**, wie auch bei mehrzelligen Organismen vor, allerdings ist dieser Fortpflanzungsmodus nur auf die niederen Organismenklassen beschränkt. Bei gewissen Protozoenformen (Suctoria) ist die Knospung die fast ausschließlich herrschende Fortpflanzungsweise; sie kommt jedoch auch bei anderen Protozoengruppen vor. Anstatt den morphologischen Verlauf dieses Prozesses hier zu schildern, gebe ich die der Arbeit von F. SCHAUDINN entnommenen Figuren (Fig. 32—34), welche die Knospung eines Heliozoons, *Acanthocystis aculeata*, darstellen. Aus dieser Abbildung ist sofort zu ersehen, daß bei den Heliozoen die Kerne für die sich bildenden Knospen durch direkte Kernteilung entstehen; wenn sich dagegen der ganze Organismus in zwei Tochterindividuen teilen soll, so teilt sich der Kern durch Karyokinese. Die beiden Abbildungen geben uns also auch ein instruktives Beispiel einer Kombination von zwei vegetativen Fortpflanzungsformen. Bei den bisher beschriebenen Knospungsvorgängen bilden sich die Knospen an der Oberfläche des Stammorganismus. LANG (57) unterscheidet noch eine andere Knos-

pungsform, welche die innere Knospung genannt wird (kommt z. B. bei den Suctorien vor), bei welcher die Knospen in das Körperinnere ausgestülpt werden. Sehr interessant sieht der Knospungsprozeß bei *Wagnerella borealis*, einem im Meere lebenden Heliozoon, aus. Dieser Fortpflanzungsprozeß wurde kürzlich von M. ZÜLZER (102) gründlich untersucht und durch zahlreiche Abbildungen illustriert.

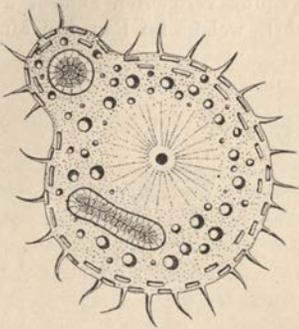


Fig. 32.

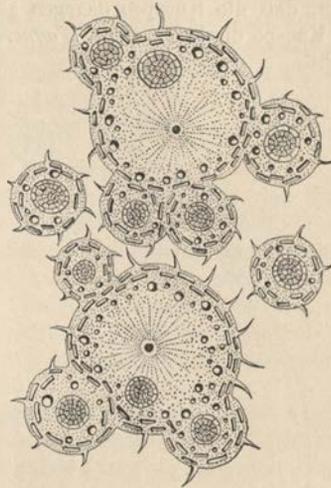


Fig. 34.

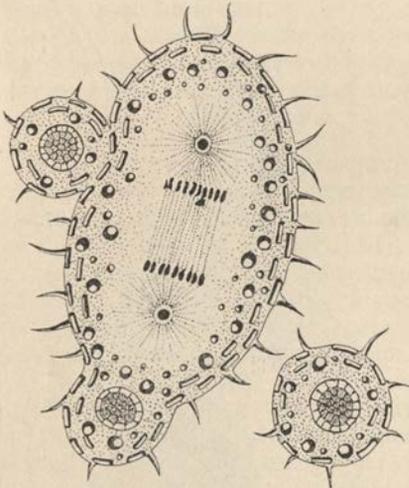


Fig. 33.

Fig. 32—34. Fortpflanzung durch Knospungsbildung von *Acanthocystis aculeata*. Die Verlängerung der Kerngestalt in Fig. 32 zeigt den Beginn der amitotischen Kernteilung. Die schwarzen Kugeln mit Strahlungen sind Centrosomen. — Fig. 33 und 34 zeigen die Bildungs- und Abschnürungsstadien der Knospen. Nach SCHAUDINN.

*Wagnerella* zeigt eine typische Gliederung des Tieres (Fig. 35) in drei Teile: Kopf, Stiel und dessen untere verbreiterte Partie, die Stielbasis. Während des vegetativen Lebens dieses Tieres liegt in der Basis ein bläschenförmiger Kern (Fig. 35), im Kopf ein wohlausgebildeter plastinreicher schwach chromatischer Zentralkern, der von einer breiten radiärgestreiften Sphäre umgeben ist. Vom Kopf aus können sich die Pseudopodien erstrecken.

Der Knospungsprozeß bildet bei *Wagnerella* den häufigsten Fortpflanzungstypus. Der Prozeß beginnt in der Basis, wo sich der Kern befindet. Von diesem schnüren sich am Beginn des Prozesses sukzessiv die Knospenkerne ab und gelangen in den Kopf, wo sich der weitere Vorgang abspielt. Um den Zentralkern ist jetzt eine sehr deutliche Strahlung wahrnehmbar. Der Zentralkern liegt in der Mitte, die Knospenkerne sind mehr randständig (Fig. 36). In anderen selteneren Fällen kann

man schon in der Basis den Zerfall des ganzen Kernes in mehrere Knospenerne bemerken, und nachdem der Kern aus der Basis in den Kopf übergewandert ist, vollzieht sich im Kopfe ein vollständiger Zerfall des Kernes in Knospenerne (Fig. 37). Nach erfolgter Ausbildung mehrerer Knospenerne sondert sich um jeden solchen Kern eine Plasmapartie ab, und so werden im Innern des Kopfes mehrere Knospenerne ausgebildet (Fig. 38). Die Knospenerne liegen hier in einer Vakuole. ZÜLZER hat festgestellt, daß der ganze Kopfstiel sodann zusammen mit dem Zentralkern zugrunde gehen, daß die Knospenerne dagegen sich durch Teilung vermehren können und daß jede Knospenerne direkt zu einer *Wagnerella* auswächst, welche im Bau dem Muttertier gleicht.

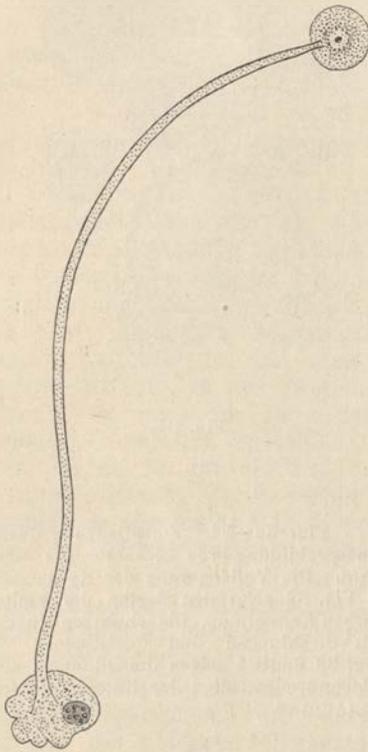


Fig. 35.

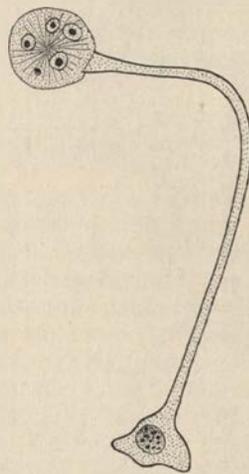


Fig. 36.

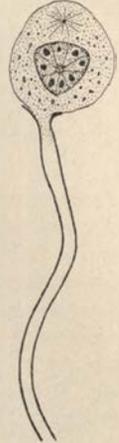


Fig. 37.

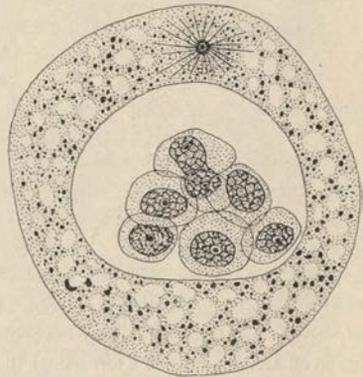


Fig. 38.

Fig. 35—38. *Wagnerella borealis* und ihre Fortpflanzung durch Teilung. Nach MARGARETE ZÜLZER (102).

Fig. 35. Das Tier im vegetativen Leben: Unten in dem basalen Teil ist der kugelige Kern wahrnehmbar, die Basis ist mit dem Kopfe durch den Stiel verbunden. Im Kopfe ist der Zentralkern sichtbar.

Fig. 36. Die Knospenerne sind in den Kopf geraten.

Fig. 37. Der Zerfall des Kernes in Knospenerne innerhalb des Kopfes.

Fig. 38. Die Knospenerne innerhalb der Vakuole.

Bei Metazoen geht die ungeschlechtliche Fortpflanzung sehr oft durch Knospung vor sich. E. SCHULTZ (87) weist darauf hin, daß die Erscheinung der Knospung in inniger Verwandtschaft mit der Regenerationsfähigkeit der Tiere steht, und er nimmt mit KENNEL (47 a), LANG (57 a) und SEELIGER (89) an, daß die Knospung sich phylogenetisch aus dem Regenerationsvermögen entwickelt hat. In dem vor kurzem erschienenen allgemeinen Teil der Embryologie der Wirbellosen von KORSCHULT und HEIDER (54) ist dieser Prozeß von morphologischer Seite sehr eingehend bei allen Tiergruppen geschildert. Da uns hier die physiologische Seite des Problems interessiert, kann ich mich nur auf einige allgemeine Bemerkungen in bezug auf die Morphologie beschränken und verweise sonst auf das oben erwähnte Werk.

Die Knospen können entweder an irgendeiner beliebigen Stelle des Körpers entstehen oder werden nur an prädestinierten Organismusteilen gebildet. Bei den *Cöleleraten*, wo die Knospung sehr verbreitet ist, können sich die Knospen, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung bilden, an den verschiedensten Stellen des Körpers entwickeln. Fig. 39 illustriert diesen Prozeß der Knospungsbildung.

Bei den Würmern ist oft das Hinterende des Tieres zur Knospungsbildung prädestiniert. Diesen Vorgang illustriert z. B. Fig. 41, welche die Knospenerzeugung bei *Syllis* veranschaulicht.

Bei den Ascidien wieder bildet der Organismus gewisse Anlagen, welche in Form eines oft langen Rohres vom Organismus auswachsen und die sogenannten Stolonen bilden. An diesen Stolonen entstehen durch Knospung die jungen Organismen, wie wir es in Fig. 40 sehen.

Die neuen, durch Knospung entstandenen Organismen können sich entweder bald vom Stammorganismus lostrennen, oder sie bleiben weiter mit diesem im inneren morphologischen Zusammenhang, was der Erscheinung der Stockbildung (*Cormus*) zugrunde liegt. Solche *Cormen* werden bei Spongiarien, Cnidarien, Bryozoen, Tunicaten gebildet. Sie sind entweder festsitzend oder freischwimmend. Es ist weiter zu beachten, daß die einzelnen Individuen eines solchen *Cormus* entweder gleichgestaltet bleiben, oder sich sodann differenzieren. Der letztere Fall tritt nämlich besonders dann auf, wenn sich bei einzelnen Individuen eine ausgesprochene Arbeitsteilung bezüglich der physiologischen Lebensfunktionen entfaltet. Durch diese Differenzierung entsteht Polymorphismus einzelner Individuen, dessen eklatantestes Beispiel unzweifelhaft die Siphonophoren bilden.

Oft sind die Stellen, an denen die Knospen erzeugt werden, im Organismus prädestiniert. Besonders trifft man das bei den Würmern. Fig. 41 zeigt den Knospungsvorgang am hinteren Ende von *Syllis*.

Hier kann noch erwähnt werden, daß bei gewissen Tierarten z. B. bei Dolioliden, die Knospen zu wandern vermögen.

Es drängt sich jetzt die Frage auf, welche Bildungspotenz den Zellen zukommt, aus denen die Anlage für den künftigen Organismus gebildet wird. Am besten läßt es sich an denjenigen Organismen demonstrieren, bei welchen die Knospen aus den dazu prädestinierten Organen entstehen, wie z. B. bei *Clavelina* oder irgend einer anderen Ascidie. Diese Tiere, deren morphologische Organisation Fig. 40 wiedergibt, zeichnen sich durch den Besitz eines besonderen Organes, Stolo

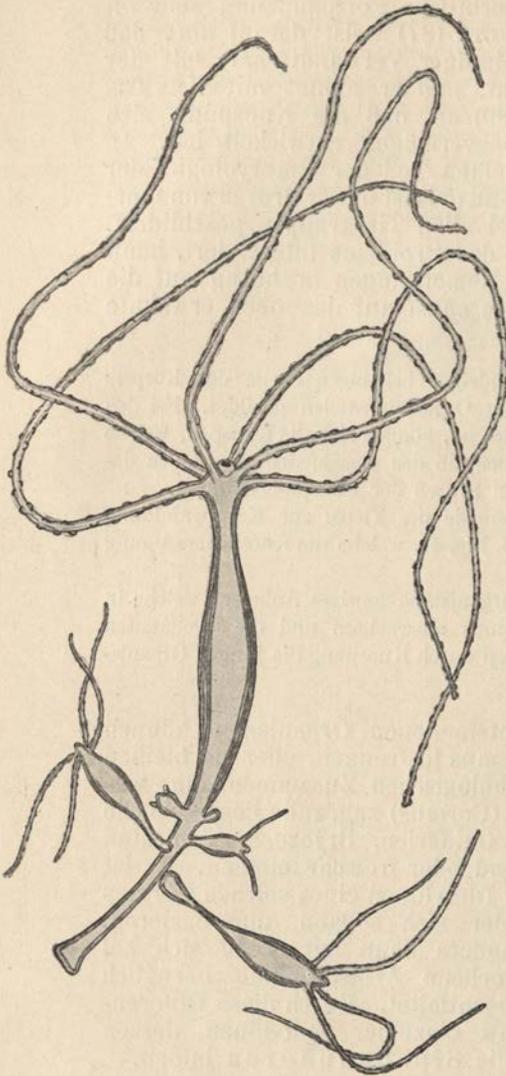


Fig. 39.

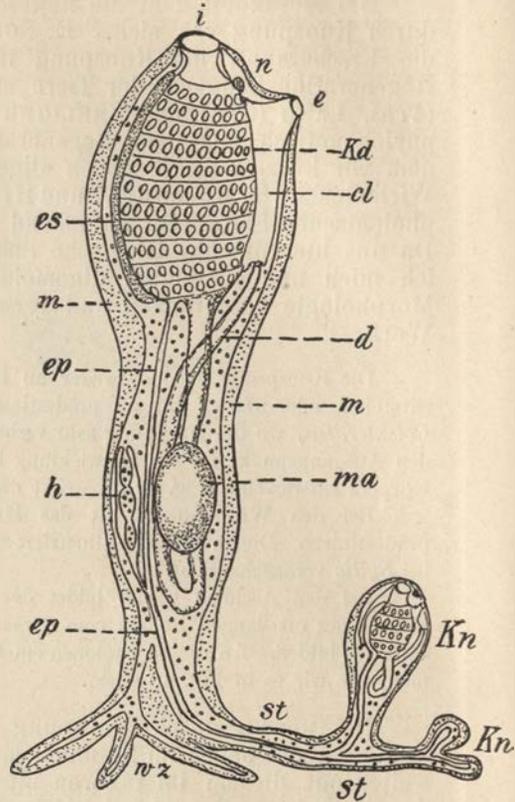


Fig. 40.

Fig. 39. Knospung eines braunen Süßwasserpolypen (*Hydra oligactis*). Nach KORSCHULT und HEIDER (54, 1910).

Fig. 40. Ascidie *Clavellina* mit Stolo und Knospen. *cl* Kloake, *d* Darmkanal, *e* Egestionsöffnung, *ep* Epicardialrohr, *es* Endostyl, *h* Herz, *i* Ingestionsöffnung, *kd* Kiemendarm, *Kn* Knospen, *m* Mantel, *ma* Magen, *n* Ganglion, *st* Stolo, *wz* Wurzel- ausläufer. Nach SEELIGER aus KORSCHULT und HEIDER (54, 1910).

prolifer (Fig. 40) aus, welcher mit ausgezeichneter Bildungspotenz ausgestattet ist. Der Stolo prolifer erzeugt nämlich Knospen, aus denen sich neue Ascidien entwickeln; er enthält alle Keimblätter und somit das ganze Bildungsmaterial für die neue Generation. In dem Entwicklungsprozeß aus den vom Stolo erzeugten Knospen wird das indifferente Material, aus welchem die Knospen zusammengesetzt sind, zum Aufbau des neuen Organismus verwendet. Dem Stolo kommt also eine indirekte Rolle beim Zeugungsprozeß zur: er erzeugt Knospen, und diese werden erst zum embryonalen Organismus differenziert.

Es drängt sich in Anbetracht dessen die weitere Frage auf, ob den Elementen, aus welchen der Stolo besteht, nicht die unmittel-

bare Bildungspotenz zukommt? Entscheidend in dieser Hinsicht sind die auch für die Entwicklungsmechanik sehr wichtigen Experimente von H. DRIESCH. Dieser Forscher experimentierte an *Clavellina lepadiformis*, und zwar an den Stolonen dieser Ascidie, unbekümmert um ihr Knospungsvermögen. Die Frage, welche hier H. DRIESCH (24) aufstellte, lautete: Vermag sich ein beliebig abgetrenntes Stolostück der *Clavellina* ohne seitliche Knospungsbildung, so wie es da ist, derart zu einer kleinen Ascidie auszugestalten, daß dabei jeder seiner Querschnitte eine andere Rolle übernimmt und können dabei dennoch die Leistungen aller zusammen im Einklang stehen? Unter 57 auf diese Eigenschaft hin untersuchten Stolonen fand DRIESCH bei 22 die Umwandlung in kleine Ascidien. Der Verlauf dieses Prozesses war folgender: Zuerst trat eine Schrumpfung der Länge des untersuchten Stolostückes auf, was beim Vergleich der zwei aufeinander folgenden Stadien (Fig. 42 a und Fig. 42 b) sofort auffällt, gleichzeitig büßte das Objekt seine Durchsichtigkeit ein. Erst einige Tage später begann der Differenzierungsprozeß, zuerst am proximalen Ende des Stolostückes, was sich zuerst durch Hellwerden der betreffenden Partie äußert. Fig. 42 a—d zeigen die sukzessiven Differenzierungsstadien des Stolos; wir sehen, daß daraus eine voll entwickelte kleine Ascidie resultiert.

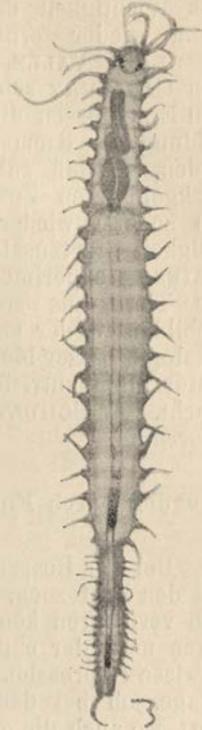


Fig. 41. Die Knospung von *Syllis*. Nach einem Präparat von Prof. M. SIEDLECKI.

Es ist also einleuchtend, daß nicht nur die von den Stolonen produzierten Knospen, sondern auch die Stolonen selbst eine neue Generation zu erzeugen vermögen.

Für die Kontinuität der lebenden Materie und die Fortsetzung der Zeugungstätigkeit ist die an Ascidien festgestellte Eigenschaft

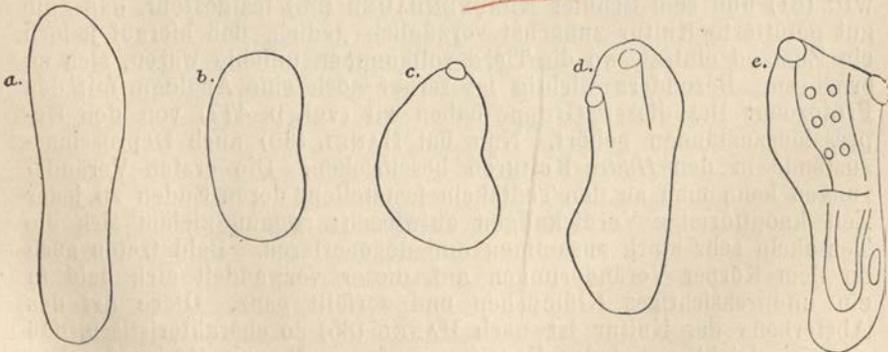


Fig. 42 a—d. Die sukzessiven Stadien der Differenzierung der Stolonenstücke zu Clavellinen. Nach H. DRIESCH (24 a).

von Wichtigkeit, daß diese Tiere sich nach der winterlichen Rückbildung wieder erneuern können (GIARD, GIARD und CAULLERY, A. DELLA VALLE, 91, CAULLERY, 13). Besonders hat die Arbeit von CAULLERY sehr wichtige neue Tatsachen zutage gefördert. Nach den Ergebnissen dieser Forschungen soll eine sehr weitgehende Rückbildung von Kiemenspalten, Wimperzellen und Muskelementen stattfinden, so daß zuletzt nur Zellenpakete zurückbleiben. In diesem rückgebildeten Zustand übersteht die lebende Materie den Winter, um sodann wieder den Organismus auszubilden und die Zeugungstätigkeit fortzusetzen. Einen analogen Rückbildungsprozeß hat DRIESCH experimentell hervorgerufen und dabei festgestellt, daß sich die Tiere aus solchen weit in der Degeneration vorgeschrittenen Gebilden wieder entwickeln können. DRIESCH (24, 24a) hat auf die Analogie dieser biologischen Erscheinung mit der in der anorganischen Natur oft anzutreffenden Umkehrbarkeit der Prozesse aufmerksam gemacht. E. SCHULTZ bestätigte diese Beobachtungen von DRIESCH an *Clavellina*.

#### Zeugung durch Knospung im Laufe der aufeinander folgenden vegetativ erzeugten Generationen.

Bei der Besprechung der vegetativen Fortpflanzung durch Teilung bei den Protozoen, besonders bei denjenigen, die sich auch geschlechtlich vermehren können, habe ich hervorgehoben, daß von vielen Autoren nach der einige Zeit lang dauernden vegetativen Fortpflanzung gewisse Depressionenzustände beobachtet wurden. Nun erhebt sich die Frage, ob bei den sich vegetativ vermehrenden Metazoen, und zwar dort, wo auch die geschlechtliche Zeugung möglich ist, etwas Analoges vorkommt. Zu solchen Gruppen gehören z. B. die Cölenteraten. Die Knospungserscheinungen bei *Hydra* sind jedem Biologen geläufig (vgl. Fig. 39). Diese Tiere können sich aber bekanntlich auch geschlechtlich vermehren. Nach den älteren Angaben von TREMBLEY (1744) und ROESEL VOM ROSENHOF (1755) können sich die Tiere unter günstigen Bedingungen bis 2 Jahre lang in den Aquarien halten und vermehren. Ob durch die ganze Zeit die vegetative Fortpflanzung vor sich ging, ist aus diesen Angaben nicht zu ersehen. Dagegen geht aus neueren Arbeiten auf diesem Gebiete hervor, daß *Hydra* z. B. das Gegenstück zu den Depressionenzuständen der Protozoen bildet. So haben R. HERTWIG (41) und sein Schüler KRAPPENBAUER (56) festgestellt, daß eine gut gefütterte Kultur zunächst vorzüglich gedieh, daß hierauf jedoch ein Zustand eintrat, wo die Tiere vollkommen unfähig waren, sich zu ernähren. Besonders wichtig ist ferner noch eine Analogie mit den Protozoen: Bei dieser Gruppe haben wir (vgl. p. 477) von den Depressionszuständen gehört. Nun hat HANEL (35) auch Depressionszustände in den *Hydra*-Kulturen beschrieben. Die ersten Veränderungen kann man an den Tentakeln feststellen, deren Enden zu jener Zeit knopfförmige Verdickungen aufwiesen; sodann ziehen sich die Tentakeln sehr stark zusammen und degenerieren. Bald treten auch an dem Körper Veränderungen auf, dieser verwandelt sich bald in ein undurchsichtiges Klümpchen und zerfällt ganz. Diese Art des Absterbens der Kultur ist nach HANEL (35) so charakteristisch, daß sie sich leicht von jeder Vergiftung oder z. B. vom Zugrundegehen in verdorbenem Wasser unterscheiden läßt.

R. HERTWIG fand noch in anderer Richtung eine Analogie mit dem Depressionszustand bei Protozoen. Aus den Arbeiten von MAUPAS (63, 64), R. HERTWIG (37, 40) und seinen Schülern war es nämlich bekannt, daß bei Protozoen die Zeit, in welcher sich die Depressionszustände vorbereiten, der Periode der Geschlechtsreife entspricht. Die Neigung zu Kopulationsvorgängen in dieser Zeit ist gesteigert. Nun beobachtete HERTWIG (41) bei seinen *Hydra*-Studien eine unverkennbare Neigung zu Depressionszuständen bei geschlechtlicher Fortpflanzung, sowie die Tatsache, daß gleiche Umstände wie bei den Protozoen Depressionen herbeiführen (Nahrung, Temperatur).

Neuerdings hat im Institut von R. HERTWIG E. FRISCHHOLZ (32) gründliche Studien an *Hydra fusca* und *grisea* angestellt, um sich über die Entstehung der Depressionszustände und das Verhältnis der vegetativen zu der geschlechtlichen Zeugung zu orientieren. Er hat, wie auch die anderen oben erwähnten Autoren, die Depressionszustände im Laufe der Kulturen beobachtet. Auf Grund seiner Tabellen hat FRISCHHOLZ (32) festgestellt, „daß für die meisten Depressionen ein besonderer gleichzeitiger äußerer Anstoß sich erkennen läßt, daß die periodische Wiederholung hier nur eine scheinbare ist“. Man kann eine Depression künstlich bei *Hydra* hervorrufen. Bei Hydren, welche lange Zeit ( $\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$  Monate) in Kultur stark gefüttert wurden, hat neu einsetzende Fütterung nach einer Fütterungspause von wenigen Tagen bis über 1 Monat den Ausbruch einer Depression sofort oder in ca. 1—10 Tagen zur Folge. Auch das Umsetzen der Hydren in anderes frisches Wasser, besonders in der Periode, in der sie zur Depression geneigt sind, kann sofortigen Eintritt der Depression verursachen. Dasselbe kann durch rasche Temperaturveränderung herbeigeführt werden. Auch die Durchlüftung der Aquarien kann hier einen Einfluß ausüben.

Dabei läßt sich aber immer auch innere Disposition geltend machen. FRISCHHOLZ faßt die Resultate seiner Untersuchungen über die Depression dahin zusammen, „daß neben einem ursächlichen Faktor, welcher bei den Hydren die Neigung zu Depression erzeugt (längere reichliche Fütterung), gewisse auslösende Faktoren (rascher Wechsel in gewissen Existenzbedingungen) für den Zeitpunkt des Eintrittes der Depression und zum Teil auch für den Grad derselben bestimmend sind.“

Da bei *Hydra* sowohl die vegetative als auch die sexuelle Fortpflanzung stattfindet, so bildet dieses Tier wirklich ein Material, an welchem das Verhältnis zwischen diesen beiden Vermehrungstypen studiert werden kann. Histogenetisch ist dabei zu beachten, daß an der Knospenbildung alle Wandschichten des Körpers teilnehmen. Die Bildung der Geschlechtselemente wird dagegen nur von den interstitiellen Zellen des Ektoderms besorgt. Diese Tatsache bildet für R. HERTWIG einen Ausgangspunkt bei der Besprechung des ganzen Problems. Nach seinen Forschungen „ergibt sich als notwendige Vorbedingung für die Geschlechtsentwicklung, daß trotz vorhandenen Nährmaterials die epithelialen Elemente des Entoderms und Ektoderms ihre Fähigkeit zu wachsen und sich zu teilen verloren haben müssen, während die interstitiellen Zellen diese Fähigkeit noch besitzen“.

Von dem Ergebnis seiner Protozoenforschung ausgehend, erklärt sich R. HERTWIG solche Zustände der Unfähigkeit zu weiterer Teilung gewisser Zellengruppen dadurch, daß die „Kernplasmarelation“

(Massenverhältnis der Kern- zu Plasmasubstanz) in ungünstiger Weise verschoben sein mußte. „Ich erkläre mir somit — sagt R. HERTWIG (41, p. 26) — die zur Geschlechtsbildung nötige Verschiebung der Ernährungsbedingungen aus einer verschiedenen Kernplasmarelation der entodermalen und ektodermalen Epithelzellen einerseits und der interstitiellen Zellen andererseits. Während jene, bis sie sich in den veränderten Bedingungen akkommodiert haben, durch die kombinierte Wirkung lange fortgesetzter Kultur und dazu hinzutretender Temperaturabnahme in Depression versetzt werden, werden diese zu gesteigerter Fähigkeit veranlaßt, weil ihnen nun alles Material allein zur Verfügung steht.“

So wahrscheinlich mir auch und theoretisch richtig begründet die Anschauungen von R. HERTWIG erscheinen, glaube ich doch, daß sie noch einer weiteren Bestätigung durch unmittelbare Untersuchungen bedürfen.

Ich glaube nämlich, daß es bisher noch an entsprechenden Angaben bezüglich der Kernplasmarelation in den Depressionszuständen, resp. solchen, welche der sexuellen Reife entsprechen, fehlt, und zwar in den ekto- und entodermalen Zellen einerseits, in den interstitiellen Elementen andererseits.

Hier kann uns nach diesen Erörterungen noch eine weitere Frage interessieren, ob die geschlechtliche und vegetative Fortpflanzung an einem und demselben Individuum gleichzeitig vor sich gehen kann. Es wurde mehrmals beobachtet, daß das knospenbildende Tier auch Geschlechtsorgane produziert. R. HERTWIG hält diese Erscheinung einfach für ein Uebergangsstadium von der Knospenbildung zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Er betont dabei mit Nachdruck, daß die Entwicklung von Hoden in keinem einzigen Fall an den Knospen, sondern stets nur an dem Muttertier stattfindet. Neuerlich hat sich jedoch A. MRAZEK (69) der früheren Behauptung E. DOWNINGS wieder angeschlossen, nach welchem die Bildung der Sexualorgane auch an den Knospen stattfindet. MRAZEK hat an *Hydra* häufig beobachtet, daß bei geschlechtsreifen, aber zugleich knospenden *Hydra*-Exemplaren die Geschlechtsorgane, resp. Hoden auch an Knospen vorkommen. Besonders häufig wurde diese Beobachtung bei *Hydra viridis* gemacht. Auch die Arbeit von WHITNEY (97) beweist, daß an den Knospen Geschlechtsorgane gebildet werden können.

Wenn wir von dem Verhältnis der vegetativen und geschlechtlichen Zeugung sprechen, so müssen wir die Resultate der Arbeit von C. CHUN (17) an den zu der Gruppe der Margeliden gehörenden Medusen erwähnen. Der genannte Autor hat festgestellt, daß bei den Margeliden sich an denselben Stellen des Manubriums und aus demselben Keimblatt Knospen und Gameten bilden können. Der Uebergang tritt hier nicht rapid auf. Zuerst werden nur Knospen, sodann Knospen und Gonaden zugleich und endlich nur Gonaden gebildet.

An diese Beobachtung von CHUN hat später F. BRAEM (7) seine theoretischen Erörterungen angeschlossen, und ist zu der Ueberzeugung gelangt, daß die Knospung ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung bildet.

Es ist klar, daß die Art der Fortpflanzung auch von der Einwirkung der Außenwelt abhängig ist. Dieses Problem ist bisher nur wenig untersucht worden. Kürzlich wurde auf diesem Gebiete die Arbeit von D. WHITNEY (97) veröffentlicht. Der genannte Forscher

studierte hauptsächlich den Einfluß der Nahrung und der Temperaturveränderungen und die Kombination dieser beiden Faktoren, ohne daß er jedoch seine Resultate mit den bisherigen Literaturangaben in Zusammenhang zu bringen gesucht hätte. Besondere Beachtung verdient eine von seinen Beobachtungen, nämlich daß durch Einwirkung niederer Temperatur mit nachfolgender Erhöhung derselben ohne Rücksicht auf die Nahrungsverhältnisse eine rapide Knospenbildung veranlaßt werden kann. Die wichtige Beobachtung von E. SCHULTZ (87), daß beim Hungern die Tiere die Geschlechtsorgane zur Entfaltung bringen, steht nach meiner Auffassung der Sache mit der Hypothese R. HERTWIGS nicht im Widerspruch. Nach HERTWIG tritt die sexuelle Fortpflanzung an Stelle der vegetativen in dem Moment, wo das Gleichgewicht in Kernplasmarelation im Ektoderm und Entoderm gestört ist und nur die interstitiellen Zellen regelrecht funktionieren. Dieser Zustand kann sowohl bei Nahrungsentziehung, wie auch bei Ueberfütterung eintreten.

### C. Zeugung durch Sporen.

Unter Sporen verstehen wir einzellige Gebilde, welche von manchen Organismen erzeugt werden, die sich gewöhnlich durch größere Resistenz gegen die Einwirkung der äußeren Welt auszeichnen und denen die Fähigkeit zukommt, eine neue Generation der betreffenden Art im Laufe der Entwicklungsvorgänge auszugestalten. Ich muß hier gleich am Eingang dieses Kapitels bemerken, daß Sporen auch auf nichtvegetativem Wege entstehen können, wir wollen jedoch hier in unseren Betrachtungen nur solche Fälle berücksichtigen, in denen die Sporen ungeschlechtlich produziert werden.

Die vegetative Sporenbildung ist im Pflanzenreiche besonders stark verbreitet. Bei den Tieren ist sie nur bei niedersten Gruppen, und zwar bei Protozoen, beobachtet worden. Bei der Sporenbildung kann man entweder die Auflösung des ganzen Organismus in diese Gebilde feststellen, oder es differenzieren sich zu Sporen nur gewisse Körperzellen resp. Zellgruppen. Bei manchen Pflanzen sind besondere Organe zur Sporenproduktion bestimmt, bei Moosen und Farnen z. B. werden die Sporen in besonderen Organen, welche Sporangia heißen, erzeugt. Die Sporen entstehen hier als Derivate der Teilung jener Zellen, welche die Wand der Sporangien bilden.

Bei den Tieren finden wir die Fortpflanzung durch Sporenbildung ausschließlich bei den Protozoen. Nach LANG (57) bilden sich die Sporen bei den Protisten entweder durch Zweiteilung ohne nachfolgendes Wachstum der Tochterelemente, welche direkt zu Sporen werden, oder durch Knospung, so daß sich die Knospen von der Mutterzelle abtrennen und in Sporen umwandeln, oder endlich bilden sich diese Fortpflanzungselemente auf die Weise, daß sich zuerst der Kern durch mehrfache aufeinander folgende Teilung im Innern des Protoplasmas vermehrt und sodann das Protoplasma simultan in ebenso viele Klümpchen zerfällt, wie Kerne vorher im ungeteilten Protoplasma vorbereitet worden sind. Es bilden sich also auf diese Weise zahlreiche kleine Zellelemente im Innern des früher einheitlichen Zelleibes, und nachdem derselbe jetzt zerfällt, werden die Sporen vollkommen frei. In manchen Fällen wird bei der Sporenbildung nicht das ganze Plasma der Stammzelle verbraucht, und es bleibt nach vollzogener Sporenbildung ein sogenannter Restkörper zurück, welcher sodann degeneriert.

Die Bildung von Sporen charakterisiert die Gruppe der Sporozoa. Gewöhnlich geht der Sporenbildung hier der Prozeß der Encystierung voran. Der ganze Organismus wird dabei zu einem sogenannten Sporoblasten. Am Körper eines solchen Organismus verschwinden zu dieser Zeit die inneren Organzellen, wie Vakuolen, und die äußeren, wie Pseudopodien, und durch die Tätigkeit der äußeren Plasmahülle bildet sich gewöhnlich eine Kapsel, in welcher der Sporoblast sich encystiert<sup>1)</sup>. Bei manchen Formen verläuft die Sporenbildung am nackten Organismus. Der Sporoblast bildet die Sporen durch simultane Teilung (Zerfallsteilung) innerhalb der Cyste. Die so ausgebildeten Sporen sind in stände, unter entsprechenden Lebensbedingungen eine neue Generation des betreffenden Organismus zu erzeugen.

Die Sporenbildung wurde vom physiologischen Standpunkte fast ausschließlich bei den Pflanzen untersucht, und in dieser Beziehung verdanken wir den klassischen Untersuchungen von KLEBS (49) sehr wichtige Entdeckungen. Der genannte Autor hat festgestellt, daß die vegetative Sporenbildung bei Algen sehr viel von der äußeren Welt abhängt. So hat er z. B. nachgewiesen, daß *Ulotrix zonata* gewaltige Massen von Schwärmosporen bildet, wenn man sie aus kühlem, lebhaft bewegtem Wasser in wärmeres, ruhigeres Wasser überführt. Die einzellige Alge *Chlorococcum infusium*, welche einige Zeit lang auf nährsalzreichem Substrat in feuchter Luft kultiviert wurde, kann zu jeder beliebigen Zeit zur Sporenbildung angeregt werden, sobald sie in frisches Wasser gebracht wird, gleichgültig, ob dieser Versuch in Licht oder in Dunkelheit ausgeführt wird.

Bei anderen Algenarten hat wieder die Veränderung der Natur des früheren Mediums stets die Bedeutung des Auslösfaktors zur Sporenbildung. Das hat KLEBS (49) bei *Vaucheria sessilis* nachgewiesen. „Wenn man *Vaucheria* in feuchter Luft kultiviert und dann in Wasser bringt, wenn man sie aus nährsalzreicher Flüssigkeit in reines Wasser überführt, wenn man sie aus lebhaft bewegtem Wasser in ruhig stehendes bringt, immer erhält man Schwärmosporen.“ Besonders empfindlich sind aber diese Algen gegen Aenderungen der Lichtintensität, worauf sie stets mit der Sporenbildung reagieren.

KLEBS (50) hat auch eine ausgedehnte Versuchsreihe an den Mucorineen durchgeführt, und zwar an *Sporodinia grandis*, aus denen sich ergibt, daß die Sporangienbildung notwendig an eine Umgebung von Luft gebunden ist; lebhaftere Sporangienbildung findet bei reichlicher und günstiger Ernährung nur dann statt, wenn die Luft nicht völlig mit Wasserdampf gesättigt ist. „Eine relative Feuchtigkeit von ca. 70–80% ist für den Bildungsprozeß am günstigsten; bei geringerer Feuchtigkeit wird er verlangsamt, und bei ca. 40% ist er gehemmt“ (KLEBS, 50, p. 53). In einer seiner späteren Arbeiten (52) stellt KLEBS die bei der Bildung von Fortpflanzungsorganen, also auch bei der Sporenbildung an dem wachsenden Thallus wirksamen Faktoren folgendermaßen zusammen: 1) Verringerung des Salzgehaltes im Außenmedium, 2) Verringerung der Lichtintensität, 3) Verringerung der Sauerstoffgehaltes beim Uebergange aus fließendem in stehendes Wasser, 4) Verringerung der Temperatur, 5) Verringerung der organischen Nährstoffe im Außenmedium, 6) Verringerung der Feuchtig-

1) Die Encystierung erfolgt bei den Protozoen nicht ausschließlich vor der Sporenbildung. Neben Sporocysten unterscheiden wir noch die Teilungscysten, die sich vor der Teilung bilden, und die Dauerzysten, das ist die Umhüllung mit der Kapsel, welche unter ungünstigen inneren und äußeren Bedingungen stattfindet.

keit beim Uebergang aus Wasser in Luft oder aus feuchter in trockenere Luft, 7) Verringerung der organischen Nährstoffe im Substrat mit gleichzeitiger Einwirkung der Luft, 8) Verringerung der organischen Nährstoffe in Substrat bei gleichzeitiger Einwirkung der Luft und des Lichtes, 9) Verringerung der anorganischen Nährsalze im Außenmedium bei gleichzeitiger Mitwirkung hellen Lichtes, 10) Steigerung des Nährsalzgehaltes im Außenmedium, 11) Steigerung der organischen Nährstoffe im Außenmedium, 12) Steigerung der Feuchtigkeit beim Uebergang aus Luft in Wasser oder aus relativ trockener in feuchtere Luft, 13) Steigerung des Sauerstoffgehaltes, 14) Steigerung der Temperatur.

Demnach liegt der entscheidende Grund für das Auftreten von Fortpflanzungsorganen an Stelle des Wachstums, welches zeitweise sistiert wird, in quantitativen Veränderungen der für alle Gestaltungsprozesse wichtigen allgemeinen äußeren Bedingungen. Mit Recht hebt also KLEBS hervor, daß diese Änderungen die Bedeutung von formativen Reizen haben.

Bei den Tieren ist die Bedeutung der Einwirkung der Außenwelt auf die Sporenbildung bisher systematisch nicht untersucht worden; aus gelegentlichen Angaben in der Literatur ergibt sich jedoch, daß bei freilebenden Protozoen Sporen gebildet werden; sobald sich die äußeren Bedingungen für das Wachstum ungünstig gestalten. Es wurde jedoch auch beobachtet, daß manchmal auch bei Ueberfütterung Sporen gebildet werden.

Die hier näher besprochenen Tatsachen, welche die Bedingungen der vegetativen Fortpflanzung bestimmen, werden von C. CHILD (15) als Argumente verwendet, welche für seine Hypothese der Bedeutung der physiologischen Isolation für die Zeugung (vgl. p. 463) sprechen. Bei der Fortpflanzung durch Sporenbildung werden, wie wir in der morphologischen Skizze (p. 507) hervorgehoben haben, gewisse Teile des Organismus abgelöst, oder es findet dabei totale oder partielle Auflösung des Organismus in kleinere Individuen statt, und eben diese Prozesse können eine physiologisch notwendige Folge der ungünstigen Bedingungen sein, indem durch diese die physiologische Korrelation zwischen gewissen Organismusteilen abgeschwächt wird.

Die physiologische Bedeutung der Sporen beruht darauf, daß in dieser Form die lebendige Materie eine größere Dauerhaftigkeit und Resistenz besitzt, so daß sie imstande ist, ungünstigen Lebensverhältnissen zu trotzen. Findet sich also ein Organismus in solchen ungünstigen oder nicht entsprechenden Verhältnissen, so ist er durch die Fähigkeit der Sporenbildung in der Lage, diesen Bedingungen doch Widerstand zu leisten, so daß die Kontinuität der Art erhalten bleiben kann. Diese Dauerhaftigkeit ist besonders bei gewissen Bakteriensporen erstaunlich. So hat z. B. unter anderen MAC FADYEN (60) nachgewiesen, daß die Milzbrandsporen der Temperatur flüssiger Luft von ca.  $-190^{\circ}\text{C}$  1—7 Tage ausgesetzt werden können, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen.

#### D. Zeugung durch Dauer- resp. Winterknospen, Gemmulen, Statoblasten.

Dauer- resp. Winterknospen, Gemmulen, Statoblasten können als Fortpflanzungsgebilde betrachtet werden, welche in physiologischer Hinsicht eine gewisse Analogie mit den soeben besprochenen Sporen

aufweisen. Diese Analogie äußert sich zuerst darin, daß diese Reproduktionsgebilde unter ungünstigeren Existenzbedingungen resp. bei veränderten äußeren Bedingungen entstehen, und sodann sind ihre Resistenzeigentümlichkeiten auch denjenigen der Sporen ähnlich.

Die Dauerknospen werden von Spongariern gebildet, sie werden auch Sorite (F. E. SCHULTZE) genannt. Morphologisch stellt sich eine solche Dauerknospe als ein Zellenkonglomerat dar (Fig. 43). In morphogenetischer Beziehung sind diese Gebilde bisher noch nicht genau erforscht. Bei Bryozoen werden Winterknospen (Hibernacula) gebildet, welche z. B. bei *Victorella* als kolbenförmige Anschwellungen an Stolonen entstehen. Die weitere Entwicklung solcher Knospen wird aber sistiert, sie werden von einer harten chitinösen Kapsel umschlossen und zeichnen sich in physiologischer Hinsicht durch eine derartige Widerstandsfähigkeit aus, daß sie den Winter in diesem Zustande überdauern und sich im Frühjahr weiterentwickeln.

Gemmulae werden speziell von den Spongien gebildet. Fig. 44 zeigt ein solches von dem Schwamm *Ephydatia fluviatilis* erzeugtes Fortpflanzungsgebilde. Ein Blick auf diese Abbildung lehrt, daß jede Gemmula von einer sehr starken Kapsel umschlossen ist. Sie liegen im Parenchym des Schwammes.

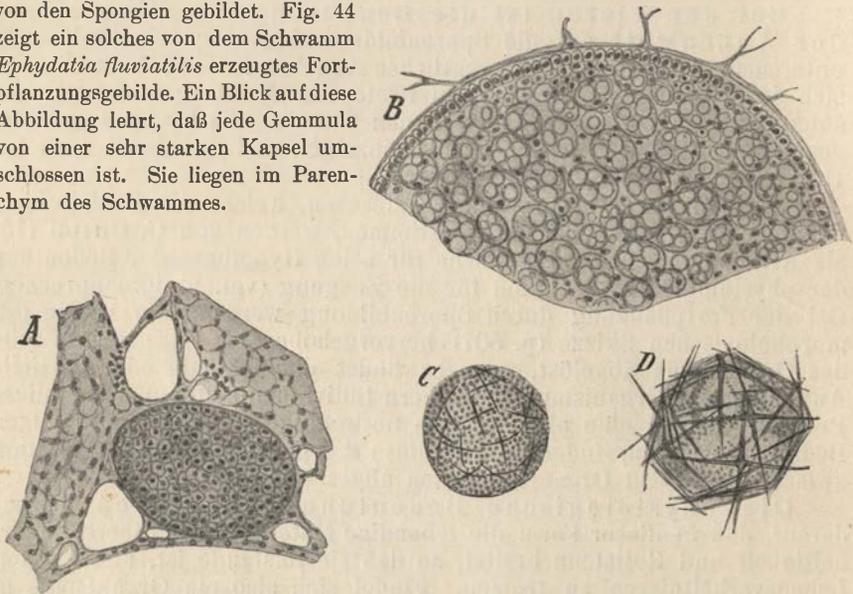


Fig. 43. Dauerknospe A von *Euryplegma auriculare*. B von *Euplectella aspergillum*. C, D von *Leucopsacus ortodocus*. Nach F. E. SCHULTZE und IJIMA aus KORSCHULT und HEIDER (54, 1910).

Die Gemmulae werden unmittelbar vor derjenigen Jahreszeit gebildet, deren Ueberdauern für die Organismen der Schwämme schwierig ist. In den Tropen produzieren die Spongien ihre Gemmulae vor der Trockenperiode (KORSCHULT und HEIDER), in unseren Breiten gegen den Herbst und den Winter. In diesem Zustande kann die lebende Materie der betreffenden Art die Trockenzeit resp. die Winterkälte überdauern und im Frühjahr wieder die volle Organisation des Tieres entwickeln. Die Gemmulae werden auch von Meerschwämmen gebildet, die physiologische Bedeutung ist in jenen Fällen nicht so klar.

Die Statoblasten sind vielzellige Reproduktionskörper, welche von Bryozoen erzeugt werden. In Fig. 45 sehen wir verschiedene

Statoblastenformen, welche oft mit Chitinstäbchen an der Kapsel oder mit anderen Schwimmvorrichtungen versehen sind. Diese Gebilde können ebenfalls als Anpassungserscheinung betrachtet werden, welche der betreffenden Art ein Ueberdauern der kalten Jahreszeit sichert.

Bei allen in diesem Kapitel erwähnten Reproduktionsarten ist es beachtenswert, daß mit ihrer Bildung der Organismus auf verschiedene Außenbedingungen reagiert, und daraus zieht CHILD (15) wohl mit Recht

Fig. 44. Gemmula von *Spongilla (Ephydatia) fluviatilis*. a äußere cuticulare Schicht, b Amphidiskenschicht, c innere cuticulare Schicht, d Keimkörper, p Porus. (Nach VEJDovsky aus KORSCHULT und HEIDER [54, 1910].)

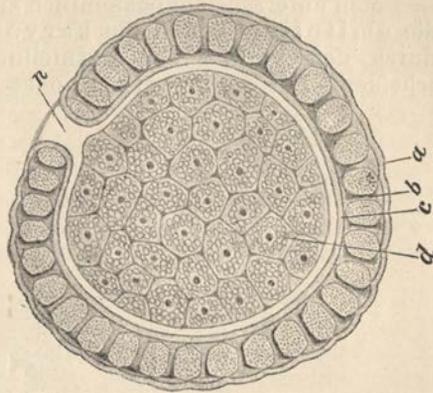


Fig. 44.

Fig. 45. Statoblasten von A *Fredericella sultana*, B *Plumatella punctata*, C, D *Cristatella mucedo*, E sitzender Statoblast von *Plumatella princeps*. (Nach KRAEPELIN aus KORSCHULT und HEIDER [54, 1910].)

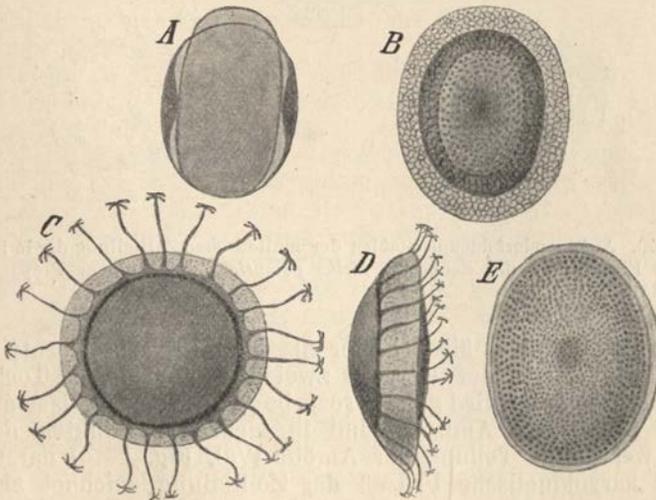


Fig. 45.

den Schluß, daß die Entstehung dieser Gebilde nicht auf eine direkte Einwirkung jener Bedingungen, sondern vielmehr auf eine indirekte, den physiologischen Zustand des Organismus beeinflussende zurückzuführen ist.

Allerdings wären systematische physiologische Untersuchungen auf diesem Gebiete über die Faktoren, welche eine solche Fortpflanzungsart auslösen und bedingen, sehr wünschenswert, um so mehr, als die Methoden bereits in botanischen Forschungen (KLEBS u. a.) ausgearbeitet worden sind.

## E. Anhang. Die vegetative Fortpflanzung der Zellen im Organismus der Metazoen.

Anhangsweise möchte ich hier über die morphologischen Phänomene der vegetativen Fortpflanzung der Elemente berichten, aus welchen der Organismus der Metazoen zusammengesetzt ist. Die Kenntnis dieser Vorgänge wird sich uns in unseren späteren Erörterungen als unumgänglich nötig erweisen.

Man unterscheidet bekanntlich zwei Haupttypen der Zellvermehrung, die amitotische und die karyokinetische Teilung, welche sich durch den Verlauf der Kernteilung voneinander wesentlich unterscheiden. Bei der Amitose oder direkten Teilung (Fig. 46), welche

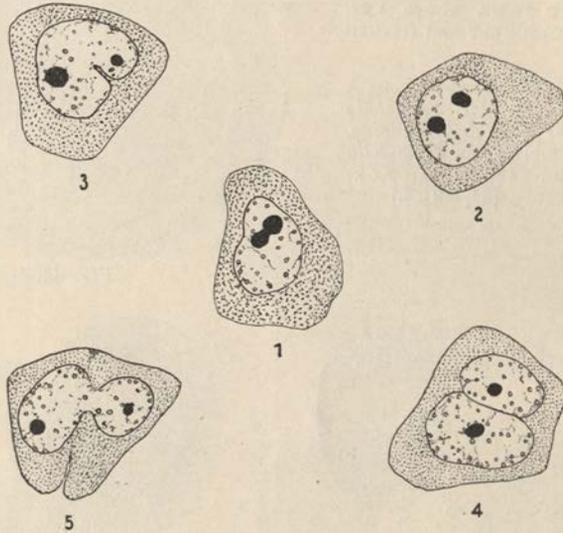


Fig. 46. Aufeinanderfolgende Stadien der amitotischen Zellteilung der in Entwicklung begriffenen Eiweißdrüse der Schnecke *Helix pomatia*. Nach einem Präparat von Dr. MARIE KRAHELSKA.

überhaupt verhältnismäßig seltener als die mitotische Kernteilung vorkommt, schnürt sich der Kern in zwei ungefähr gleiche Tochterkerne ab, und diese Teilung wird gefolgt resp. begleitet von der Plasmateilung<sup>1)</sup>.

Die Bilder der Amitose sind in mehreren Punkten denjenigen ähnlich, welche die Teilung der Amöbe (vgl. Fig. 1—4) darstellen.

Der karyokinetische Prozeß der Zellteilung zeichnet sich durch komplizierte Veränderungen in der Kernstruktur aus.

In dem chromatischen Kerngerüst wandelt sich der immer deutlicher werdende chromatische, kontinuierlich verlaufende, einheitliche Faden in einen Knäuel (Spirem) um, das anfangs dichter (Fig. 47), sodann locker erscheint (Fig. 48). Der chromatische Faden gliedert sich in einzelne chromatische Segmente, welche man als Chromosomen bezeichnet. Die Anzahl der Chromosomen ist für verschiedene Species verschieden, ist jedoch für alle Zellen einer Species stets konstant (von der Chromosomenanzahl

1) Näheres über die Literaturangaben hinsichtlich der Amitose vgl. GODLEWSKI 33a), p. 112 ff.

in den spermato- und ovogenetischen Elementen wird noch weiter unten speziell die Rede sein). Gleichzeitig mit den Veränderungen im Kerninneren verschwindet die Kernmembran, und die Chromosomen liegen jetzt direkt im Protoplasma. Um das Centrosoma der Zelle, welches gleich am Anfang der Mitose sehr deutlich auftritt, ist jetzt die sogenannte achromatische Strahlung wahrnehmbar. Das Centrosoma teilt sich in zwei Tochtercentrosomen, zwischen denen die achromatische Spindel jetzt erscheint (Fig. 48). Je mehr die Centrosomen sich voneinander entfernen, desto länger wird die Spindel. Von den beiden Centrosomen gehen jetzt ganz deutliche Polstrahlungen aus. Die Chromosomen, welche bisher außerhalb der Spindel lagen, gelangen jetzt in den Aequator der Spindel, mithin auch in den Aequator der Zelle (Fig. 49). Dieses Mittelstadium wird als Muttersternstadium (Monaster) bezeichnet. Jedes Chromosom erfährt eine Längsspaltung (Fig. 49), so daß aus jedem Chromosom zwei Tochterchromosomen entstehen. Jedes neu entstandene Paar trennt sich jetzt so, daß die beiden Hälften des Paares nach den entgegengesetzten Polen auseinander-rücken. Dieses Karyokinesestadium (Fig. 50), in welchem die Chromosomen an beiden Polen der Zellen in zwei Gruppen gesammelt sind, heißt Diasterstadium. Im nächsten Stadium (Tochterknäuel, Fig. 51) organisieren sich aus beiden Chromosomengruppen die Tochterkerne (Fig. 52), welche jetzt in die Ruheperiode eintreten.

Für das Zellenleben ist eine periodisch sich wiederholende Ruhe von großer Bedeutung, denn in dieser Zeit vollzieht sich die Regeneration des Chromatins aus dem im Protoplasma enthaltenen Material. Da die Tochterchromosomen aus den Mutterchromosomen durch die Längsspaltung derselben entstanden sind, so müssen sie weniger Chromatinsubstanz enthalten, und nun erfolgt die Ergänzung des Chromatins in der Ruheperiode auf Kosten des im Protoplasma enthaltenen Materials.

Ich muß noch bemerken, daß der Verlauf der karyokinetischen Teilung in hohem Grade von der äußeren Welt und dem physiologischen Zustande der Zellelemente abhängig ist. Durch den Einfluß narkotischer Mittel ist es z. B. NATHANSOHN (70) gelungen, bei *Spirogyra* den karyokinetischen Kernteilungstypus in einen amitotischen zu verwandeln. Die sogenannten Pseudoamitosen, welche an den amitotischen Kernteilungsmodus erinnern und sich doch als karyokinetische Teilungsfiguren erweisen, wurden durch Einwirkung verschiedener Agentien auf die sich teilenden Zellelemente, wie Aetherisierung (HÄCKER und SCHILLER) bei Copepoden, hypertonische Flüssigkeiten (KONOPACKI, 53), Temperaturerniedrigung (J. BURY)<sup>1)</sup>, CO<sub>2</sub>-haltiges Seewasser (GODLEWSKI, 33) bei Echiniden beobachtet.

Durch ähnliche Aenderungen der äußeren Bedingungen kann künstlich die Sistierung der Zelleibteilung bei den in Furchung begriffenen embryonalen Zellen veranlaßt werden, wie es aus den Beobachtungen von DRIESCH (Temperaturerhöhung), NORMANN (72), LILLIE (58, 59), KOSTANECKI (55), GODLEWSKI (33) u. a. (Konzentrationserhöhung im umgebenden Medium), Sauerstoffmangel (GODLEWSKI, 32a) hervorgeht. Daraus resultieren mehrkernige Zellelemente, die eventuell noch später simultan in einkernige Zellen zerfallen können. Die Erscheinung kann auch bei abnormer polyspermischer Befruchtung stattfinden (BOVERI), worauf wir noch bei der Vererbungslehre zurückkommen werden.

1) Die Arbeit von J. BURY wird demnächst im Arch. f. Entw.-Mech. erscheinen.  
Handbuch d. vergl. Physiologie. III, 2.

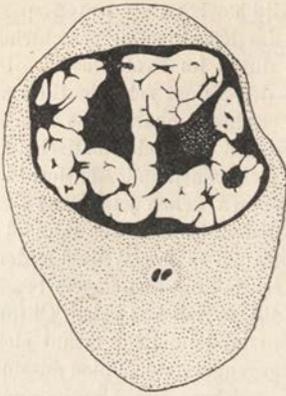


Fig. 47.

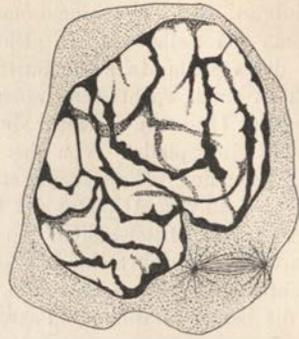


Fig. 48.

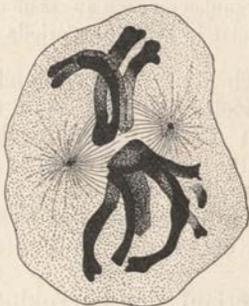


Fig. 49.

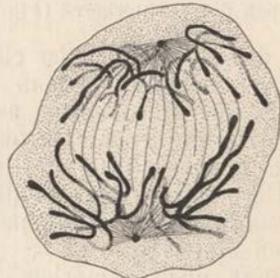


Fig. 50.



Fig. 51.



Fig. 52.

Fig. 47—52. Die sukzessiven Stadien der karyokinetischen Kernteilung bei den Leukoeyten von *Salamandra maculosa*. Nach M. SIEDLECKI (90).

Was die physiologischen Auslösungsmomente der Zellteilung betrifft, muß auf die speziellen Monographien der Zellenlehre hingewiesen werden. Hier möchte ich aber hervorheben, daß das Problem der Wechselbeziehung zwischen dem Kern und Protoplasma in allen

modernen Hypothesen, welche die Zellteilung zu erklären suchen, eine wichtige Rolle spielt. **BOVERI** (5) war der erste, welcher das Problem der Kernplasmaproportion (vgl. p. 472) in die Biologie eingeführt hat. Sodann wurde es von **R. HERTWIG** und seinen Schülern an Protistenorganismen entwickelt. An Zellelementen der Metazoen von **BOVERI** (6) durchgeführte Studien ergaben, daß das die innere Zellteilung bewirkende Moment in dem Mißverhältnis zwischen Kern- und Protoplasmamenge zu suchen ist. Diese Tatsache ist z. B. für die Entwicklungsvorgänge von prinzipieller Bedeutung. Gegenwärtig wird in der Biologie fast allgemein angenommen, daß die entwicklungsfähigen Elemente sich durch dieses Mißverhältnis zwischen Kern und Protoplasma auszeichnen. Im Laufe der Entwicklung wird dieses Mißverhältnis ausgeglichen, da, wie oben (p. 513) erwähnt wurde, nach erfolgter Chromosomenhalbierung die chromatische Substanz sich auf Kosten der im Plasma enthaltenen Stoffe regeneriert. Die Beendigung des Furchungsprozesses steht eben mit der Normierung der Kernplasmarelation (**DRIESCH**, 21) in einzelnen embryonalen Zellen resp. im ganzen embryonalen Keim (**GODLEWSKI**, 33) im innigen Zusammenhange. Es ist selbstverständlich, daß Hand in Hand mit dem Prozeß der Zunahme der Kernsubstanz eine Umarbeitung, eine Transformation des Keimmaterials stattfindet. Die Plasmamasse wird nämlich in Kernmaterial umgewandelt; aus morphogenetischen Untersuchungen von **GODLEWSKI**, welche in den chemischen Studien von **MASING** (62) ihre volle Bestätigung und Erweiterung gefunden haben, scheint hervorzugehen, daß die Beendigung des Furchungsprozesses also die Sistierung der Zellteilung gleichzeitig mit der Erschöpfung des Vorrates derjenigen Substanzen, die zur Synthese des Kernmaterials nötig sind, erfolgt.

#### Literatur.

(Kap. I—III.) Allgemeines. Ungeschlechtliche Zeugung.

1. **Allen, F.**, *What is life? Proceed. of the Birmingh. Nat. History and Philosoph. Soc.*, Vol. 11 (1899).
2. **Arrhenius, S.**, *Das Werden der Welten*, Leipzig 1908.
3. — *Die Vorstellung der Weltgebäude im Wandel der Zeiten. Das Werden der Welten*, N. F., Leipzig 1909.
4. **Borowsky, W. M.**, *Untersuchungen über Actinosphaerium Eichhorni*. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 19 (1910), Heft 3.
5. **Boveri, Th.**, *Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns*. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 35 (1902).
6. — *Zellenstudien. 5. Ueber Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen*, Jena 1905.
7. **Braem, F.**, *Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung*. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908).
8. **Bury, J.**, *Zagadnienie ilościowego stosunku jądra do protoplazmy*. Kosmos, T. 35 (1910).
9. **Calkins, G. N.**, and **Lieb, C. C.**, *Studies on the Life-History of Protozoa. II. The effect of stimuli on the life cycle of Paramecium caudatum*. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 1 (1902).
10. **Calkins, G. N.**, *Studies on the life-history of Protozoa. I. The life-cycle of Paramecium caudatum*. Arch. f. Ent.-Mech. d. Org., Bd. 15 (1902).
11. — *Studies on the life-history of Protozoa. III. The 620 generation of Paramecium caudatum*. Biol. Bull., Vol. 3 (1902).
12. — *Studies on the life-history of Protozoa. IV. Death on the A series. Conclusions*. Journ. of exp. Zool., Vol. 1 (1904).
13. **Caullery, M.**, *Contribution à l'études des Ascidiens composées*. Bull. sc. France et Belgique, T. 27 (1897).

14. **Child, C. M.**, *Physiological isolation of parts and fission in Planaria*. Arch. f. Entw.-Mech., Festband für W. Roux, Bd. 30 (1910).
15. — *Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösnungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution*. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., Heft 11 (1911).
16. — *A study of senescence and rejuvenescence based on experiments with Planaria dorotocephala*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 31 (1911).
17. **Chun, C.**, *Atlantis*. Bibl. Zool., Bd. 7 (1895).
18. **Cuénot, L.**, *L'ovaire de Tatou et l'origine des jumeaux*. Compt. rend. Soc. Biol., T. 40 (1903).
19. **Dobell, C. C.**, *Physiological degeneration in Opalina*. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 51 (1907).
20. — *Contributions to the cytology of the bacteria*. Ebenda, Vol. 56 (1911).
21. **Driesch, H.**, *Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 6 (1898).
22. — *Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 8 (1899).
23. — *Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes*. Ebenda, Bd. 10 (1900).
24. — *Ueber ein neues harmonisch-äquipotentielles System und über solche Systeme überhaupt*. Ebenda, Bd. 14 (1902).
- 24a. — *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen*. Ebenda.
25. — *Die Physiologie der tierischen Form*. Ergebn. d. Physiol., 5. Jahrg. (1906).
26. — *Die Entwicklungsphysiologie 1905—1908*. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 17 (1909).
27. — *Philosophie des Organischen*, Leipzig, Engelmann, 1909.
28. **Enriques, P.**, *Della degenerazione senile nei Protozoi*. Atti Acad. Lincei, Vol. 14 (1905).
29. **Erdmann, R.**, *Kern und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander*. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 18 (1908).
30. — *Depression und fakultative Apogamie bei Amoeba diploica*. Festschr. f. R. Hertwig, 1910.
31. **Fernandez, M.**, *Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere*. 1. Zur Keimblätterinversion und spezifischen Polyembryonie der *Mulita Tatusia hybrida*. Morph. Jahrb., Bd. 39 (1909).
32. **Frischholz, E.**, *Zur Biologie von Hydra*. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909).
- 32a. **Godlewski, E. jun.**, *Die Einwirkung des Sauerstoffs auf die Entwicklung von Rana temporaria und Versuch der quantitativen Bestimmung des Gaswechsels in den ersten Entwicklungsstadien*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11 (1901).
33. — *Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden*. Ebenda, Bd. 26 (1908).
- 33a. — *Das Vererbungproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet*, Leipzig 1909.
- 33b. v. **Graff, L.**, *Vermes. Turbellaria*. In Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 4, Abt. 1, Leipzig 1904—1908.
34. **Gregory, L.**, *Observations on the life history of Tillina magna*. Journ. of exper. Zool., Vol. 6 (1909).
35. **Hanel, E.**, *Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea*. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 43.
36. **Herbst, C.**, *Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreiem Medium*. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 9 (1900).
37. **Hertwig, R.**, *Ueber physiologische Degeneration bei Protozoen*. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 1900.
38. — *Ueber das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma*, München 1903.
39. — *Ueber Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle*. Biol. Ctbl., Bd. 23 (1903).
40. — *Ueber physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni*. Nebst Bemerkungen zur Aetiologie der Geschwülste. Festschr. f. Haeckel (1904).
41. — *Ueber Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca*. Festschr. f. F. Rosenthal u. Biol. Ctbl., Bd. 26, Leipzig 1906.
- 41a. — *Ueber neue Probleme der Zellenlehre*. Arch. f. Zellforschung, Bd. 1 (1908).
42. v. **Ihering, H.**, *Ueber Generationswechsel bei Säugetieren*. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1886.
43. — *Ueber die Fortpflanzung der Gürteltiere*. Sitz.-ber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Heft 47 (1885).
44. **Jennings, H. S.**, *Heredity, variation and evolution in Protozoa*. II. Proceedings of the Americ. Philos. Soc., Vol. 47 (1908).
45. — *Heredity, variation and evolution in Protozoa*. I. Journ. of exp. Zool., Vol. 5 (1908).

46. **Joukowsky, D.**, Beiträge zur Frage nach den Bedingungen der Vermehrung und des Eintrittes der Konjugation bei den Ciliaten. Verhandl. Nat.-med. Vereins Heidelberg, Bd. 2 (1898).
47. **Kasanzeff, W.**, Experimentelle Untersuchungen über *Paramecium caudatum*. Inaug.-Diss. Zürich, 1901.
48. **Kennel, J.**, Ueber Teilung und Knospung der Tiere, Dorpat 1882.
49. **Klebs, G.**, Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Ctbl., Bd. 13 (1893).
50. — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. *Sporodinia grandis* Link. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32 (1893).
51. — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixta* de Bary. Ebenda, Bd. 33 (1899).
52. — Ueber Probleme der Entwicklung. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904).
- 52a. **Kölliker, A.**, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, 2. Aufl. (1876).
53. **Konopacki, M.**, Ueber den Einfluß hypertotonischer Lösungen auf befruchtete Echinideneier. Arch. f. Zellforsch., Bd. 7 (1911).
54. **Korschelt, E. und Heider, K.**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1902—1910.
55. **Kostanecki, K.**, Mitotische Kernteilung ohne Zellteilung in künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Macra*. Bull. de l'Ac. des Sc. de Cracovie, 1908.
56. **Krapfenbauer, A.**, Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra*. Inaug.-Diss. München, 1908.
57. **Lang, A.**, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1901.
- 57 a. — Ueber den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere, Jena 1888.
58. **Lillie, F. R.**, Differentiation without cleavage in the egg of the Annelid *Chaetopterus pergamentaceus*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 14 (1902).
59. — Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in *Chaetopterus*. Journ. of exper. Zool., Vol. 3 (1906).
60. **MacFadyen**, On the influence of the temperature of liquid air on Bacteria. Proc. of the Royal Soc., Vol. 66 (1900).
61. **Marchal, P.**, Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. Arch. de Zool. expériment. et générale, Sér. 4, T. 2 (1904).
62. **Masing, E.**, Ueber das Verhalten der Nukleinsäure bei der Furchung des Seeigeleis. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 67 (1910).
63. **Maupas, E.**, Sur la multiplication des Infusoires ciliées. Arch. de Zool. expériment. et générale, Sér. 2, T. 6 (1888).
64. — Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliées. Ebenda, Sér. 2, T. 7 (1889).
65. **Maurice et Schulgin**, Embryogénie de *Vampirocyclops proliferum*. Ann. Sc. nat., Sér. 6 (1884).
66. **Milne-Edwards, A.**, Recherches sur les enveloppes foetales du Tatou à neuf bandes. Ann. Sc. nat., Sér. 5, Zool., T. 8.
67. **Mitot, Ch. S.**, The problem of age, growth and death. The Popul. Science Monthly, 1907.
68. **Montgomery, Th. H.**, On reproduction animal life cycles and the biographical (biological) unit. Trans. Texas Acad. Sc., Vol. 9 (1907).
69. **Mrázek, A.**, Einige Bemerkungen über die Knospung und geschlechtliche Fortpflanzung bei *Hydra*. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906).
70. **Nathansohn, A.**, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35.
71. **Newman, H. and Patterson, J.**, The development of the ninebanded armadillo from the primitiva streakstage to birth, with especial reference to the question of specific polyembryony. Journ. of Morph., Vol. 21 (1910).
72. **Normann, W.**, Segmentation of the nucleus without segmentation of the protoplasma. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3 (1896).
73. **Pflüger, E.**, Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Arch. f. Physiol., Bd. 10 (1875).
74. **Popoff, M.**, Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforsch., Bd. 1 (1908).
75. — Ueber den Einfluß chemischer Reagentien auf den Funktionszustand der Zelle. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. in München, 1909.
76. — Experimentelle Zellstudien. II. Ueber die Zellgröße ihre Fixierung und Vererbung. Arch. f. Zellforsch., Bd. 3 (1909).
77. — Experimentelle Zellstudien. III. Ueber einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Ebenda, Bd. 4 (1909).

78. **Preyer, W.**, *Die Hypothesen über den Ursprung des Lebens. Naturwiss. Tatsachen und Probleme*, Berlin 1880.
79. **Przibram, H.**, *Experimental-Zoologie. Regeneration. Leipzig u. Wien, Fr. Deuticke, 1909.*
80. **Rautmann, H.**, *Einfluß der Temperatur auf das Größenverhältnis des Protoplasma-körpers zum Kern. Experimentelle Untersuchungen an Paramecium caudatum. Arch. f. Zellforschung, Bd. 2 (1909).*
81. **Richter, H.**, *Zur Darwinischen Lehre. Jahrb. d. ges. Med., Bd. 126 (1865).*
82. — *Die neueren Kenntnisse von den krankmachenden Schmarotzerpilzen. Ebenda, Bd. 151 (1871).*
83. **Rosner, A.**, *Sur la genèse de la grossesse gemellaire monochoriale. Bull. Ac. d. Sc. Cracovie 1901.*
84. — *O powstawaniu ciąży bliźniaczej monochorialnej. Rozpr. Akad. Umiej. Wydz. mat. przyrodn. Kraków 1901.*
85. **Roux, W.**, *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Leipzig, Engelmann, 1895.*
- 85a. — *Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologische Wissenschaften. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., H. 1 (1905).*
86. — *Die angebliche künstliche Erzeugung von Lebewesen. Umschau 1906.*
87. **Schultz, E.**, *Ueber das Verhältnis der Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Ctbl., Bd. 22 (1902).*
88. — *Ueber Reduktionen. II. Hungererscheinungen bei Hydra fusca L. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21 (1906).*
89. **Seeliger, O.**, *Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung bei Metazoen. Verhandl. d. Deut. Zool. Ges., VI (1896).*
90. **Siedlecki, M.**, *O budowie leukocytów oraz o podziale ich jądra. Rozpr. Akad. Um., Kraków 1895.*
91. **Della Valle, A.**, *Sur le rajeunissement des colonies de la Diazona violacea Sav. Arch. Ital. Biol., Vol. 5 (1884).*
92. **Verworn, M.**, *Allgemeine Physiologie, 5. Aufl., Jena (Fischer) 1909.*
93. **v. Wagner, Fr.**, *Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma nebst allgemeinen Bemerkungen. Zool. Jahrb., Bd. 4 (1891).*
94. — *Ungeschlechtliche Fortpflanzung. Beitrag zu Graffs Turbellaria. In Bronns Klassen und Ordnungen, IV B (1904—1908).*
95. **Wallengreen, H.**, *Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 15.*
96. **Weismann, A.**, *Ueber Leben und Tod, eine biologische Untersuchung, 2. Aufl., Jena, Fischer, 1884.*
97. **Whitney, D. D.**, *The influence of external factors in causing the development of sexual organs in Hydra viridis. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 24 (1907).*
98. **Woodruff, L.**, *An experimental study on the life history of hypotrichous Infusoria. Journ. of exper. Zool., Vol. 2 (1905).*
99. — *Further studies on the life cycle of Paramecium. Biol. Bull., Vol. 17 (1909).*
100. — *The effect of excretion products of Paramecium on its rate of reproduction. Journ. of exper. Zool., Vol. 10 (1911).*
101. — *Two thousand generations of Paramecium. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 21 (1911).*
102. **Zülzer, M.**, *Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis Mereschk. Arch. f. Protistenkunde., Bd. 17 (1909).*

## IV. Die geschlechtliche Zeugung.

### A. Der Begriff der geschlechtlichen Zeugung und des Geschlechts.

Im vorhergehenden Kapitel haben wir die vegetative Zeugungsform kennen gelernt, bei welcher die neue Generation aus einer morphologischen, von einem Organismus erzeugten Einheit entsteht, ohne daß sich an diesem Zeugungsakte irgendwo produzierte Elemente

beteiligen<sup>1)</sup>. Die sexuelle Zeugungsform charakterisiert sich dagegen dadurch, daß an der Bildung der morphogenetischen Anlage einer neuen Generation in der Regel zwei Elemente teilnehmen<sup>2)</sup>. Die sich an diesem Zeugungsakt beteiligenden Elemente nennen wir Geschlechts- oder Sexualelemente. Sie werden gewöhnlich von zwei verschiedenen Organismen produziert, können aber bei manchen Formen auch von einem und demselben Individuum hervorgebracht werden, solche Individuen nennen wir Hermaphroditen. Das Zusammenwirken von zwei Geschlechtselementen an dem Entwicklungsgeschehen äußert sich in morphologischer Hinsicht durch Kopulation, bei der sicher gewisse physiologische Wechselbeziehungen stattfinden müssen. Die Kopulation ist entweder ein temporärer Vorgang oder führt zu einer definitiven Verschmelzung von zwei morphologischen Einheiten. Bei den Protozoen, bei denen der ganze Organismus aus einer einzigen Zelle besteht, nehmen an der Kopulation oft ganze Organismen teil, ohne daß sich in ihnen vorher eine morphologische Veränderung nachweisen ließe; sehr verbreitet sind jedoch solche Protozoenformen, bei denen die Organismen auffallende Differenzierungsprozesse vor der Kopulation durchmachen, so daß man dort wirklich von Geschlechtselementen sprechen kann.

An der Kopulation können bei den Protozoen Elemente, resp. Individuen teilnehmen, welche eigentlich morphologisch sich in keiner Weise voneinander unterscheiden — in anderen Protozoengruppen dagegen können die morphologischen Differenzen sehr leicht nachgewiesen werden. Man muß jedoch bei der Beurteilung dieser Erscheinungen immer beachten, daß wir, auch wenn sich keine wahrnehmbaren morphologischen Unterschiede nachweisen lassen, dennoch nicht berechtigt sind anzunehmen, daß die betreffenden Individuen wirklich vollkommen gleichartig sind. Es können in der lebenden Materie der beiden Organismen sogar tiefgreifende chemische oder physiologische Unterschiede vorhanden sein und den Umwandlungen, welche die Kopulation dieser Organismen in der lebendigen Substanz veranlaßt, zugrunde liegen. Wir haben bereits im vorhergehenden Kapitel darauf hingewiesen, daß manche sich längere Zeit vegetativ vermehrende Individuen in ein Depressionsstadium geraten, welches durch Kopulation von zwei Individuen beseitigt werden kann. Die an dem Kopulationsvorgang teilnehmenden Infusorien zeigen in morphologischer Beziehung keinen Unterschied untereinander, ich bin aber dennoch von der Richtigkeit der Behauptung von CALKINS (12) überzeugt, daß wir es hier mit zwei wesentlich verschiedenen Individuen zu tun haben.

In der Protistenwelt kommen zahlreiche Formen vor, welche einen deutlichen Dimorphismus aufweisen, und es ist in bezug auf unser Problem von besonderer Wichtigkeit, daß an dem Kopulationsakt nicht gleichartige, sondern eben differente Individuen teilnehmen. BOVERI (9) zitiert *Eudorina elegans* als Beispiel für diese Erscheinung, da bei dieser Tiergruppe die in Kolonien lebenden Organismen zwei

1) Eine Ausnahme von dieser Regel werden die Pflropfbastarde bilden, welche ihre Genese zwei elterlichen Organismen verdanken, und doch vegetativ erzeugt sind. Darauf werden wir im Kapitel über Vererbung näher eingehen.

2) Parthenogenese, welche von dieser Regel eine Ausnahme bildet, sowie ihr Verhältnis zu der geschlechtlichen Zeugung werden wir noch weiter unten speziell besprechen.

Typen aufweisen, die sich durch ihre Größe und Gestalt voneinander beträchtlich unterscheiden. An dem Verschmelzungsakt nimmt immer eine kleine und eine große Zelle teil. BOVERI (9, p. 28) schreibt darüber: „Hier haben wir also die ersten Eier, die ersten Spermatozoen; aber jedes Individuum der weiblichen Kolonie repräsentiert ein Ei, jedes der männlichen ein Spermatozoon.“ Aber auch in einzelligen, in Kolonien lebenden Organismen haben wir den Prototyp der Verteilung der Lebensfunktionen in der Art, daß die einen elementaren Organismen nur die Fortpflanzungstätigkeit, die anderen dagegen andere vegetative Funktionen übernehmen. Diese Verhältnisse sehen wir z. B. bei *Volvox*. Aber außer männlichen und weiblichen Elementen unterscheiden wir hier Propagationseigenschaften, denen ausschließlich vegetative Funktionen zukommen.

Wir haben gesehen, daß in der Anordnung und Einrichtung der sexuellen Erscheinungen in der Tierwelt sich zahlreiche Uebergangsformen nachweisen lassen, es ist jedoch zu beachten, daß es noch lange nicht bedeutet, daß dieser Kontinuität der Uebergangsformen ein phylogenetischer Zusammenhang zugrunde liegen müßte, was bereits von manchen Autoren behauptet wurde. Darauf wollen wir jedoch nicht näher eingehen, da dieses Thema eigentlich nicht hierher gehört.

Bei den Metazoen, wo die Verteilung der physiologischen Arbeit noch deutlicher als bei den in Kolonien lebenden Protisten auftritt, finden wir bekanntlich gewisse Organe, welche die Geschlechtstätigkeit des Organismus besorgen. Die in den betreffenden Organen (Geschlechtsdrüsen, Gonaden) produzierten Geschlechtselemente sind von zweierlei Typus — wir nennen sie weibliche und männliche Geschlechtselemente. Ihren Bau, ihre Struktur und ihre physiologischen, prinzipiell verschiedenen Eigenschaften werden wir weiter unten näher kennen lernen. Es genügt vorläufig die allgemeine Bemerkung, daß die weiblichen Elemente im Ooplasma in der Regel eine größere oder kleinere Menge von Dottermaterial enthalten, welches für den sich entwickelnden Keim als Nahrungsstoff bestimmt ist, daß dagegen die männlichen Elemente ihren plasmatischen Teil verhältnismäßig zurückbilden und bei ihren relativ geringen Dimensionen eine eminente Beweglichkeit erlangen, die bei der Ausführung ihrer physiologischen Funktionen als Ausdruck der Anpassung gelten muß. Diese zwei Typen der Geschlechtszellen entstehen entweder in ganz besonderen Gonaden, oder in besonderen Teilen eines und desselben Organs (Zwitterdrüse). Bei der Mehrzahl der tierischen Formen sind die weiblichen und die männlichen Geschlechtsdrüsen nicht in einem und demselben Organismus entwickelt, sondern es gibt Individuen mit nur männlicher und andere mit nur weiblicher Geschlechtsdrüse, kurz gesagt, männliche und weibliche Individuen. Wir gelangen hiermit zu dem Begriff des Geschlechtes. Aus dem Obigen geht deutlich hervor, daß das Kriterium des Geschlechtes in der Fähigkeit besteht, männliche oder weibliche Elemente zu produzieren. Diejenigen Organismen, welche ihrer Struktur nach befähigt sind, die beiden Arten der Geschlechtselemente zu erzeugen, nennen wir hermaphroditische Individuen.

So einfach auch diese Definition erscheint, wird sie doch oft vergessen oder anders aufgefaßt, und es ergeben sich daraus

in der Literatur mannigfache Mißverständnisse, welche oft zu einer Verwirrung in der Erklärung der Erscheinungen auf dem Gebiete der Zeugungsphysiologie führen.

Außer den oben besprochenen Merkmalen, welche die männlichen und die weiblichen Individuen von einander unterscheiden, sind oft noch andere äußere Kennzeichen vorhanden, welche als sekundäre Geschlechtsmerkmale bezeichnet werden können. T. H. MORGAN (77, p. 416) weist darauf hin, daß diejenigen Individuen, welche ihre Geschlechtsprodukte nach außen ins Wasser entleeren, gewöhnlich keine deutlich wahrnehmbaren sekundären Geschlechtscharaktere aufweisen. Dagegen bei geschlechtlich miteinander verkehrenden Formen stehen diese sekundären Geschlechtsmerkmale in erster Reihe mit den Genitalorganen, außerdem jedoch auch mit verschiedenen anderen Organen des Körpers im Zusammenhang<sup>1)</sup>. Sowohl die Dimensionen der Organismen, als auch die innere Struktur einzelner Organe kann bei beiden Geschlechtern verschieden sein. Es würde zu weit führen, wenn ich die morphologischen Unterschiede bei verschiedensten Tierformen hier aufzählen und besprechen wollte, und ich verweise deshalb in dieser Beziehung auf die Lehr- und Handbücher der Zoologie, wo diese Differenzen bei der Besprechung der einzelnen Tierformen Berücksichtigung finden.

Neben den morphologischen sekundären Geschlechtscharakteren treten auch physiologische Unterschiede auf. Die allgemeinen Merkmale des physiologischen Lebens, besonders der Stoffumsatz, sind sehr oft, wenigstens in quantitativer Hinsicht, verschieden. Wir werden im Laufe unserer Erörterungen Formen kennen lernen, bei denen die beiden Geschlechter eine ganz verschiedene Lebensweise führen. Oft sind z. B. die vegetativen Organe bei den Männchen sehr stark rückgebildet, so daß diese (z. B. bei Cirripedien) parasitisch auf dem Weibchen leben. Als konstant auftretender physiologischer Unterschied sind diejenigen Merkmale zu nennen, welche mit dem Geschlechtsleben der Tiere im Zusammenhang stehen. Die Richtung des Geschlechtstriebes, die bei gewissen Tiergruppen auftretenden Brunstmerkmale, das Verhalten bei der Kopulation, die Brutpflege, das sind alles Eigentümlichkeiten, welche beim männlichen und beim weiblichen Geschlecht anders zum Ausdruck gelangen.

Alle die morphologischen wie physiologischen sekundären Geschlechtscharaktere sind mit dem primären Geschlechtskennzeichen korrelativ verbunden, so daß sie in der Regel eine einheitliche Merkmalgruppe bilden; da jedoch oft Abweichungen in der Gruppierung dieser Korrelationscharaktere vorkommen können, darf man nicht vergessen, daß eigentlich nur das primäre Geschlechtsmerkmal, d. i. die Fähigkeit der Produktion einer bestimmten Art sexueller Elemente das Kriterium bei der Geschlechtsbestimmung bildet.

---

1) Diese Regel gilt selbstverständlich nicht ohne gewisse Einschränkungen. Es sind z. B. viele Fischarten bekannt, deren beide Geschlechter sich wesentlich voneinander unterscheiden.

## B. Die Bedingungen der Geschlechtstätigkeit in den Sexualdrüsen.

Die Geschlechtstätigkeit und ihre Intensität ist sowohl von inneren als auch äußeren Bedingungen, unter welchen das Leben des Individuums verläuft, abhängig.

### 1. Die inneren Bedingungen der Geschlechtstätigkeit.

#### a) Der Entwicklungsgrad des Geschlechtsapparates.

Dieser ist selbstverständlich die erste Vorbedingung der sexuellen Funktion des Individuums. Hier ist eine wichtige Tatsache zu beachten, daß neben anomaler Sistierung der Entwicklung des Geschlechtsapparates, welche als Mißbildung gilt und bei allen Tieren vorkommen kann, auch regelmäßige nicht hinreichende Entwicklung dieses Systems bei manchen Individuen in bestimmten Tierformen vorkommt. Bei den Insekten, bei Bienen, Ameisen, Termiten u. a. ist es allgemein bekannt, daß hier die Entwicklung der Geschlechtsdrüse und der Geschlechtswege auf frühem Entwicklungsstadium sistiert wird, so daß bei diesen Individuen die sexuelle Tätigkeit das ganze Leben hindurch nicht stattfindet, obschon in diesen Organismen die Anlagen des Geschlechtsapparates vorhanden sind. Besonders oft begegnen wir dieser Erscheinung bei denjenigen Tieren, die in Staaten und Kolonien leben. In Kolonien und Kormen, bei denen die Arbeitsteilung der Lebensfunktion sehr oft streng durchgeführt ist, werden bei gewissen Individuen eines solchen Kormus die Geschlechtsorgane überhaupt nicht angelegt.

#### b) Das Alter des Individuums.

Dieses bildet ebenfalls eine Vorbedingung der Geschlechtstätigkeit, und zwar in dem Sinne, daß diese Funktion bei den meisten Tieren in bestimmtem Alter beginnt und eine bestimmte Zeitdauer aufweist. Gewöhnlich tritt die Geschlechtsreife in den auch somatisch völlig ausgebildeten Individuen auf, sie bleibt demnach in korrelativem Verhältnisse mit dem Entwicklungsfortschritt der übrigen Körperorgane.

Erst nachdem die Geschlechtsreife erreicht ist, treten auch sekundäre physiologische Merkmale in voller Entfaltung auf. Das gilt z. B. als Regel für den Geschlechtstrieb und nur in seltenen Fällen (Capitelliden, Acarinae vgl. unten das Kapitel über die Begattung), lassen sich die Erscheinungen des entfalteteten Geschlechtstriebs noch vor der Reife der Gonaden konstatieren.

Wenn bei den meisten Tieren die Geschlechtsreife im korrelativen Verhältnis mit der Entwicklung und Ausgestaltung anderer Organe steht, so sind doch solche Tierformen bekannt, bei denen die Geschlechtsreife eigentlich im embryonalen Zustande der Organismenentwicklung bereits auftritt. Diese Erscheinung wird als Progenese resp. als Neotenie bezeichnet; diese beiden Typen unterscheiden sich nur quantitativ voneinander, und diesen Unterschied hat GIARD am besten präzisiert. Progenese ist eine Erscheinung, welche darauf beruht, daß die Entwicklung der ganzen Organisation

frühzeitig stehen bleibt und nur die Geschlechtsdrüse ihre Reife erreicht; das Tier trägt dabei den larvalen resp. embryonalen Charakter zur Schau. Der eigentliche Grund der Progenese scheint also demnach in der zu frühen Reife der Gonaden zu liegen. Bei der Neotenie dagegen läßt sich die Hemmung nur in einzelnen Organen feststellen, während die Geschlechtsdrüse und andere Organe ihre volle Entwicklung erreichen. Manche Autoren (E. SCHULTZ, 100) legen viel Gewicht auf diesen Unterschied; wir müssen aber damit rechnen, daß in der Literatur die beiden Begriffe Neotenie und Progenese eigentlich fast in demselben Sinne gebraucht werden. Mir scheint es auch, daß der Unterschied nur quantitativ ist und daß eine genaue Abgrenzung der beiden Begriffe oft schwer durchführbar erscheint. BOAS (6) unterscheidet drei Typen der Neotenie: Im ersten Typus verbleibt der ganze Körper auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe, während die Geschlechtsapparate schon reif geworden sind, im zweiten ist der Entwicklungsfortschritt bei verschiedenen Organen ungleichmäßig, dabei jedoch die Geschlechtsdrüse am weitesten in der Entwicklung fortgeschritten, im dritten Typus endlich ist in der Zeit der Geschlechtsreife die Entwicklung gewisser Organe gehemmt. Ein klassisches Beispiel der Neotenie bildet in der Amphibiengruppe der Axolotl. Dieses zu der Familie der Salamandridae gehörende Amphibium bewahrt in seiner Körperkonstitution in der Regel sein ganzes Leben hindurch die larvale Form, so daß es z. B. die Kiemen das ganze Leben hindurch nicht verliert. Diese Larve produziert jedoch Geschlechtselemente, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung der nächsten vollständig ausgereiften Generation bilden. Es wurde jedoch festgestellt (FILIPPI [29], CHAUVIN [13], SHUFELDT), daß unter gewissen Lebensbedingungen gezüchtete Tiere die ganze Metamorphose durchmachen können und sich zu vollkommen ausgebildeten Amphibien entwickeln, so daß sie mit der Salamandridengattung (*Amblystoma*) übereinstimmen. Darin liegt ein Beweis dafür, daß der Axolotl wirklich nur eine Larve repräsentiert, welche imstande ist, Geschlechtselemente zu erzeugen.

Von prinzipieller biologischer Wichtigkeit sind die vor kurzem veröffentlichten schönen Versuche von P. KAMMERER (53), welchem es gelungen ist, die Neotenie künstlich an *Alytes obstetricans* hervorzurufen. Er versuchte zu diesem Zwecke, das Larvenleben bei dem genannten Tiere zu verlängern, und zwar auf Grund seiner früheren Erfahrung mit Hilfe folgender äußerer Faktoren: Dunkelheit, niedrige Temperatur (10—12°), Luftreichtum, große Quantität und Ruhe des Wassers, intensive Nahrungszufuhr, wenn der Normaltermin der Metamorphose herrannahte, nach vorausgegangener streng regelmäßiger, aber etwas knapper Ernährung. Bei Anwendung dieser Mittel gewinnt man Riesenlarven, welche mehrere Jahre im Wasser leben, ohne sich zur Metamorphose vorzubereiten. Wenn die Tiere weit über die zu erwartende Zeit der Verwandlung hinaus verharren (Fig. 54) und doch zur Geschlechtsreife nicht gelangen, so haben wir nach KAMMERERS Terminologie mit partieller Neotenie zu tun. Durch kombinierte Anwendung aller oben aufgezählten Faktoren, welche behufs Hinausschiebung der Metamorphose zu Gebote stehen, ist es ihm gelungen, in einem Falle bei einer *Alytes*-Larve eine totale Neotenie in dem Sinne zu erzielen, daß die Geschlechtsreife noch vor der Metamorphose erreicht wurde (Fig. 53). Die Geschlechtsreife ist dabei nicht nur aus

der Größe der Larve, die über 4 Jahre alt war, erschlossen, sondern auch durch den künstlich zustande gebrachten Fortpflanzungsakt bewiesen worden.

Ein lehrreiches Beispiel der Neotenie liefern uns die in den Termitenkolonien herrschenden Verhältnisse (GRASSI). Wenn der König oder die Königin, d. h. die vollkommen entwickelten, geschlechtlich ausgebildeten Tiere, in einer Kolonie verunglücken, entwickelt sich eine von den Nymphen, d. i. von denjenigen Tieren, deren Entwicklung auf früherem Stadium gehemmt worden ist, zum Ersatzkönig resp. zur Ersatzkönigin. Der unentwickelte und nur angelegte Geschlechtsapparat gelangt jetzt zur vollständigen Entfaltung und Reife, das „Soma“ persistiert jedoch auf larvalem Stadium, so daß wir wieder mit der Neotenie zu tun haben.

Auch die vor kurzem von GRASSI veröffentlichten Beobachtungen an Phylloxeriden verdienen in dieser Beziehung Beachtung. Er hat nämlich festgestellt, daß sich die Entwicklung der Flügel und des Darmkanals auf verschiedenen Entwicklungsstadien zum Stillstand bringen läßt, wenn sich die Gonaden früher entwickeln. Daraus resultieren also die neotenischen Tiere.

Vorzeitige sexuelle Reifung der Tiere findet man auch bei parthenogenetisch, d. i. ohne vorangehende Befruchtung sich fortpflanzenden Tierformen. Die Entwicklung der nächsten Generation beginnt hier gewöhnlich noch im Innern der Mutterlarve, so daß daraus Larven im Larvenkörper resultieren. Diese Erscheinung wurde zuerst von WAGNER (114) im Jahre 1862 bei den Cecidomyien beschrieben und später von BAEHR als Pädogenese bezeichnet. Die Mutterlarve wird oft in solchen Fällen von den jungen Larven zerstört. Zwischen der Pädogenese und der Neotenie besteht der Unterschied,



Fig. 53.

Fig. 53. Totale, künstlich hervorgerufene Neotenie von *Alytes*. Nach KAMMERER (53).

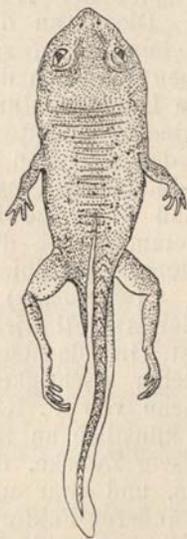


Fig. 54.

Fig. 54. Partielle, künstlich hervorgerufene Neotenie von *Alytes*. Nach KAMMERER (53).

daß bei der ersteren stets die parthenogenetische Fortpflanzung, bei der Neotenie die sexuelle stattfindet.

Zu dieser Kategorie der Erscheinungen, bei denen die Geschlechtsreife nicht in gewöhnlichem korrelativen Verhältnisse zu der Entwicklung des somatischen Organismusteiles steht, muß auch die von CHUN (14) als Dissogonie beschriebene Erscheinung gerechnet werden. Der genannte Autor hat nämlich festgestellt, daß bei der

Rippenqualle *Bolina hydatina* die Geschlechtsreife zweimal im Leben stattfindet. Zum ersten Male wurde sie von CHUN (14) im larvalen Stadium, wo die Larve  $\frac{1}{2}$  mm groß ist, konstatiert; in diesem Stadium legt die Larve Eier ab. Nach der Eierablage vollzieht sich die Degeneration der Gonade, doch entwickelt sich diese wieder beim ausgewachsenen Tiere. Die sich aus den von der Larve abgelegten Eiern entwickelnden Tiere unterscheiden sich nicht von denjenigen, welche ihre Genese den Geschlechtselementen ausgewachsener Tiere verdanken. Die vorzeitige, bereits bei den Larven hier auftretende Geschlechtsreife erklärt CHUN (14) durch die höhere Temperatur der oberen Wasserschichten des Meeres, in denen die Larven leben. Die Erscheinung der Dissogonie ist demnach dadurch charakterisiert, daß zwei Perioden der Geschlechtsreife durch eine Zeit unterbrochen sind, wo die Gonaden eigentlich nicht existieren, so daß sie für die zweite Periode der Geschlechtsreife neugebildet werden müssen.

Bei denjenigen Tieren, bei denen die Geschlechtstätigkeit in der vollen Entwicklung ihres Somas beginnt, dauert sie in der Regel nicht das ganze Leben hindurch, sondern hört bei älteren Individuen auf. Bei höheren Wirbeltieren und beim Menschen treten im höheren Alter, besonders beim weiblichen Geschlecht, Degenerationserscheinungen der Geschlechtsdrüsen auf, welche nicht selten auch von einer partiellen Involution des übrigen Geschlechtsapparates begleitet werden. Bei vielen Tieren läßt sich besonders bei den Weibchen die Altersgrenze für die sexuelle Tätigkeit ziemlich scharf bestimmen, bei Männchen sind hier die individuellen Schwankungen beträchtlicher. Wie einerseits das Alter des Individuums seine Geschlechtstätigkeit beeinflußt, so wird andererseits auch der Lebensprozeß bei vielen Typen durch die Geschlechtstätigkeit selbst beeinflußt. Es ist wohl bekannt, daß oft nach vollzogener Geschlechtstätigkeit das Leben des Individuums sein Ende erreicht, eine bei den Insekten häufig beobachtete Erscheinung. Bei vielen Würmern sind, wie wir noch im Kapitel über Begattungsverhältnisse erwähnen werden, für die Geschlechtselemente keine präformierten Ausführwege vorhanden, so daß das Tier bei der Entleerung der Sexualprodukte durch Dehiscenz der Körperwand zugrunde geht.

**c) Konstitutionelle Bedingungen der Geschlechtstätigkeit im Zusammenhang mit den elterlichen Organismen. (Sterilität der Bastarde.)**

Es wurde mehrfach die Beobachtung gemacht, daß die Fruchtbarkeit bei einzelnen Individuen der gegebenen Art sehr verschieden ist, was offenbar mit gewissen konstitutionellen Anlagen im Zusammenhang steht. Bei Menschen wurde wiederholt festgestellt, daß die Fruchtbarkeit gewisser Familien größer ist, so daß dieser Umstand den Eindruck macht, daß es sich hier um eine Vererbung einer individuellen Eigenschaft gewisser Konstitutionen handelt. Andererseits wurde ebenfalls beim Menschen beobachtet, daß besonders die zur „famille neuropathique“ gehörenden Individuen gewöhnlich eine herabgesetzte Fruchtbarkeit aufweisen. Oft ist dieser Erscheinung zuzuschreiben, daß die sich vererbende herabgesetzte Resistenz des Nervensystems im Laufe einer ganz kurzen Generationsreihe durch Unfruchtbarkeit der Individuen erlischt. Dasselbe wurde noch bei

verschiedensten Zeichen der Degeneration konstatiert, so daß die Annahme berechtigt erscheint, daß die Fertilität der Individuen mit der Konstitution des Organismus in enger Verbindung steht.

Einen speziellen Fall des Einflusses der Konstitution auf die Geschlechtstätigkeit bildet das sexuelle Verhalten der Bastarde. Es ist eine längst bekannte Tatsache, daß die Fertilität der Bastarde oft beträchtlich herabgesetzt erscheint.

α) Beobachtungen an **Pflanzen** lehren uns, daß viele Bastarde nur taube Pollen besitzen, und daß sich bei ihnen nur ganz selten Samenknospen entwickeln, eine Erscheinung, welche gewöhnlich mit der ungenügenden Entwicklung der männlichen Geschlechtselemente im Zusammenhang steht. Eine Entwicklung kann nur dann stattfinden, wenn die weiblichen Geschlechtselemente der Bastarde mit den Pollen der reinen Kultur bestäubt werden. Als extremes Beispiel der Sterilität zitiert JOST (52) manche *Rhododendron*-, *Epilobium*- und andere Bastarde, welche überhaupt keine Blüten mehr bilden. Es ist aber bei der Beurteilung des Problems der Hybridensterilität immer zu beachten, daß diese Erscheinung keine Allgemeingültigkeit für alle Kreuzungskombinationen besitzt. Im Gegenteil, es gibt zahlreiche Bastarde, welche sich durch vollkommene Fertilität auszeichnen. Die eventuelle Sterilität hängt also in hohem Grade von den zur Kreuzung verwendeten Arten ab, ein für die Erforschung der kausalen Momente der Hybridensterilität wichtiger Umstand, da man bisher der Frage nur von der cytologischen Seite näher zu treten versuchte und ausschließlich aus diesen Forschungsergebnissen Schlüsse auf die physiologischen Eigenschaften ableitete. Sehr wichtig erscheinen mir in dieser Hinsicht die Arbeiten von G. TISCHLER (112—113), welcher sich in seinen kürzlich erschienenen Arbeiten mit den Ursachen der Sterilität bei mehreren Bastardformen befaßt.

In seiner ersten Arbeit untersuchte er die Pollenentwicklung sowohl bei dem fertilen *Ribes intermedium*, als auch bei den sterilen Bastardformen von *Ribes Schneideri* (= *R. grossularia* × *nigrum*) und verglich die Resultate miteinander. Bekanntlich entstehen die Pollenkörner in jenen Teilen der Staubblätter, die wir Antheren nennen. Die in den Antheren enthaltenen Pollensäcke verdanken ihre Genese aufeinanderfolgenden Teilungen der hypodermalen Zellschicht der Anthere, die mehrere Lagen bildet. In der Mitte des Organs liegen jetzt die sogenannten Pollenmutterzellen, deren jede vier Pollenkörner erzeugt. Diese Zellen sind von mehreren Zellschichten umgeben, deren innerste, die sogenannte Tapetenschicht, die Ernährung der sich entwickelnden Pollenkörner besorgt. Bei den Untersuchungen mußten, wie aus obiger Skizze des Pollenstammorgans ersichtlich ist, hauptsächlich die Pollenmutterzellen und die Tapetenschicht berücksichtigt werden. TISCHLER (112) fand nun, daß die Chromatinanordnung während der Vermehrung der Pollenmutterzellen nicht als Ursache der Untauglichkeit der Pollenkörner betrachtet werden kann. „Die Sterilität ist vielmehr in der Plasmaarmut der Zellen begründet, die höchstwahrscheinlich durch eine ungenügende Ernährung der ganzen Organe bedingt ist“ (TISCHLER, 112, p. 573). In seiner zweiten Arbeit (113) über die Entwicklung des sporogenen Gewebes bei den sterilen Bastarden beschäftigte er sich mit den Bastarden verschiedener Arten von *Mirabilis potentilla* und *Syringa*. Es wurden dabei vollkommen sterile Bastardformen gewählt, sowie auch solche, welche nur in gewissem Umfange Sterilität aufweisen. In zutreffender Weise richtete TISCHLER seine Studien auch auf die Entwicklung der Tapetenzellen, um zu sehen, ob sich nicht eine Ungleichmäßigkeit in der Ausbildung der genannten Elemente und des

sporogenen Gewebes herausstellt. Die Untersuchungen wurden auch auf die Eltern (Stammorganismen) erweitert, wodurch selbstverständlich der Vergleich der fertilen Geschlechtselemente mit den sterilen ermöglicht wurde.

Die Resultate der neuen, gründlichen Arbeit von TISCHLER (113) bestätigten und erweiterten die Ergebnisse seiner früheren Forschungen: es wurde hier wieder festgestellt, daß die Sterilität der Hybriden mit der atypischen Chromatinanordnung nicht zusammenhängt. Die Sterilität der Bastarde hält TISCHLER für durchaus relativ. Sie ist auf Grund der Studien dieses Forschers dadurch bedingt, „daß zwei Sexualzellen zusammengetreten sind, die eine nicht identische Entwicklungsrichtung oder -tendenz besitzen. Einmal ist der bei der Fusion ausgelöste Anreiz zu gering, ein andermal wieder zu groß, vor allem aber kommt die erforderliche Ausglei chung niemals zustande, so daß der ganze Ablauf einer normalen Ontogenese gut gelingen könnte. Beim Eintritt des Individuums in den besonders ‚kritischen‘ Zeitpunkt der generativen Phase wird sich dann die starke ‚Harmoniestörung‘ auch äußerlich dokumentieren“. Diese Harmoniestörung ist durch die Störung der Kernplasmarelation in den Elementen des sich entwickelnden Keimes bedingt.

Es ist sehr wichtig, daß sowohl bei den sterilen Mutanten (TISCHLER), wie auch bei Pflanzen, welche in veränderten äußeren Lebensbedingungen kultiviert wurden und unfruchtbar geworden sind, die Produktion der Geschlechtselemente ebenfalls gewisse Abweichungen aufweist. Daß die Sterilität durch Kultur hervorgerufen werden kann, wurde bereits im Jahre 1816 von GALLESIO erwähnt, auch DARWIN hat in seinen Studien über Variieren der Tiere und Pflanzen darauf hingewiesen. WILLE (123) betont ausdrücklich, daß die Sterilität bei Kulturpflanzen häufig sich genau so wie bei Bastarden in den Störungen der Pollenbildung zeigt. Die Verkümm erung der Pollenorgane bei den kultivierten Pflanzen wurde weiter von GUIGNARD (39) und FAMILIER hervorgehoben. Neuerlich hat wieder TISCHLER (113) konstatiert, daß bei *Syringa persica*, wenn sie in abnormen äußeren Bedingungen kultiviert wird, Sterilität auftritt. „So weist — sagt TISCHLER — alles darauf hin, daß sowohl bei sterilen Pflanzen, wie auch bei Mutanten und gewissen Kulturpflanzen ein gemeinsamer Grund vorhanden ist, der die Pflanzen verhindert, ihre normale Ontogenese zu durchlaufen.“

Beachtenswert sind die Ergebnisse der vor kurzem erschienenen Arbeit von E. JANCZEWSKI (51) über die *Ribes*-Bastarde. Der Verfasser kommt zu dem Schluß, daß in manchen Bastardformen (*R. cereum*) der Pollen sehr frühzeitig degeneriert, in anderen Formen dagegen (*Ribes Bethmonti*, *R. sanguineum floribundum*) nicht entsprechend ernährt wird, da die zur Ernährung bestimmten Elemente sich an den Wänden des Sackes überhaupt nicht entwickeln; daß endlich in der dritten Kategorie der Bastarde die entsprechend differenzierten Nährzellen sehr frühzeitig einer Degeneration anheimfallen, und daß infolgedessen auch die Pollenmutterzellen resorbiert werden, bevor noch ihre Teilung angefangen hat.

Alle diese Untersuchungen, welche die kausalen Momente der Sterilität der Bastarde erforschen sollten, können jedoch bisher noch nicht als abgeschlossen gelten, sondern es ist eigentlich nur die nächstliegende Ursache der Sterilität erforscht worden. Es ist recht

wahrscheinlich, daß die von TISCHLER ausgesprochene Hypothese über die Störung der Kernplasmarelation in dem heterogen gebildeten embryonalen Keim richtig ist — dafür wären aber noch weitere Beweise erwünscht. Die bisher von TISCHLER (112, 113) und JANCZEWSKI (51) erzielten, ganz positiven Forschungsergebnisse machen es wahrscheinlich, daß bei den Bastarden die Ernährung der Keimelemente und in weiterer Folge die Entwicklungsvorgänge nicht in allen Bastardorganen gleichmäßig verlaufen, und zwar daß in dieser Funktion die Geschlechtsorgane beeinträchtigt werden. Warum jedoch eben dieser Organismusteil betroffen ist, das ist aus den bisherigen Forschungen gar nicht ersichtlich. Weitere Untersuchungen erscheinen also sehr wünschenswert.

Am Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch erwähnen, daß anfänglich sterile Bastarde später doch fertil werden können. v. WETTSTEIN (119) hat einen solchen Fall bei *Sempervivum* beobachtet.

β) Bei **Tieren** wurde ebenfalls schon längst die Beobachtung gemacht, daß die Bastarde sehr oft steril sind, oder daß wenigstens ihre Fertilität sehr beeinträchtigt ist. Ein klassisches, jedermann wohlbekanntes Beispiel bildet das Maultier, ein Bastard von Esel und Pferd, von dem allgemein bekannt ist, daß es in der Regel keine Nachkommenschaft zu erzeugen vermag. Aus den langjährigen Beobachtungen an Insekten von STANDFUSS (106) ist ebenfalls bekannt, daß die Kreuzungen bei diesen Tieren oft sterile Bastarde ergeben, oder die Fertilität derselben stark herabgesetzt ist. Sehr wichtig sind die von A. LANG (63a) begonnenen planvoll angestellten Kreuzungsversuche zwischen verschiedenen *Helix*-Arten: die Experimente, welche sich auf die Fruchtbarkeit der Bastarde beziehen, sind aber bisher noch nicht abgeschlossen. LANG (63a) hat jedoch schon einige Versuche von Rückkreuzungen der Bastarde von *Helix hortensis-nemoralis* mit Individuen der elterlichen Arten vorgenommen und nach seinen Resultaten scheinen sowohl Fruchtbarkeit wie Prosperität (Entwicklungsfähigkeit) der daraus resultierenden Nachkommenschaft sehr beschränkt zu sein.

Uns interessiert hier jedoch hauptsächlich die physiologische Seite der ganzen Erscheinung — wir möchten über die Funktion der Geschlechtsorgane der sterilen Bastarde Näheres erfahren. Die Untersuchungen, welche sich die Erforschung der kausalen Momente der Sterilität der tierischen Hybriden zur Aufgabe stellten, haben in der Zoologie ebenso wie in der Botanik mehr cytologischen Charakter. Die Autoren bemühen sich nämlich um die Lösung der Frage, ob der Funktionslosigkeit der Geschlechtsdrüsen nicht etwa gewisse morphologische Mißbildungen resp. Entwicklungshemmungen im Geschlechtsapparat zugrunde liegen. Abgesehen von geschlechtlich weniger genauen Beobachtungen verdienen die Untersuchungen von STEPHAN (107) Erwähnung, welcher die Hodenstruktur des Maultiers untersuchte und sich überzeugte, daß in der histologischen Struktur des Hodens sofort der Mangel an organisierten Samenkanälchen (Tubuli seminiferi) auffällt.

Bekanntlich sind die samenbildenden Kanälchen die wichtigsten Bestandteile jedes funktionierenden Hodens. Hier zeigen die epithelartigen Elemente, aus welchen die Hoden zusammengesetzt sind, eine in morphologischer Hinsicht variabel beschaffene Masse, die durch das Bindegewebe nicht regelmäßig geteilt ist. Die Quan-

tität des Bindegewebes ist auch reichlicher, als es in der funktionierenden Geschlechtsdrüse auftritt. Besondere Beachtung verdient aber die Art der Kernvermehrung der epithelialen Massen, in denen oft keine deutlichen Zellgrenzen wahrnehmbar sind, so daß sie ein Syncytium bilden. Die Kerne dieser syncythialen Territorien teilen sich größtenteils nur amitotisch, ausnahmsweise kann man in diesem Gewebe mitotische Kernteilungen finden; doch diese von STEPHAN (107) beschriebenen und abgebildeten Mitosen zeigen keinen regelmäßigen Verlauf. Mir erscheint die Fixierung des Materials (nach den Abbildungen STEPHANS zu beurteilen) nicht vollkommen einwandfrei.

Die genannte Arbeit erschöpft jedoch keineswegs die Fülle der Aufgaben, welche das Problem der Sterilität der Bastarde bietet. Es ist aus diesen Untersuchungen vor allem nicht zu ersehen, ob die oben beschriebenen Veränderungen als Abweichung in der Entwicklung entstanden sind, oder ob zuerst eine normale Ausgestaltung der Struktur und dann erst die Degeneration auftrat. Es wurde ferner die Untersuchung der Ausführungswege und der Anhangsdrüsen unterlassen, auch wäre es von prinzipieller Wichtigkeit zu erfahren, ob die weiblichen Geschlechtsdrüsen des Maultieres normal beschaffen sind, und wie die Struktur der anderen weiblichen Geschlechtsteile aussieht. Die Frage nach der Beschaffenheit der weiblichen Geschlechtsorgane bei dem Maultier ist auch aus dem Grunde sehr wichtig, da es in der Literatur nicht an Hinweisen fehlt, daß der weibliche Maulesel und das weibliche Maultier durch Kreuzung mit einem Hengst oder Esel manchmal Nachkommenschaft hervorbringen können. Aus älteren Beobachtungen von HEBENSTREIT erscheint zwar die Unmöglichkeit der Eierproduktion in den Eierstöcken des Maultieres hervorzugehen, die Sache ist jedoch bisher noch keineswegs erledigt.

Von Wichtigkeit für das Problem der Sterilität sind die Arbeiten von IWANOFF (48, 49) über die Ursache der Unfruchtbarkeit der Zebroiden. Die Untersuchungen dieses Autors beziehen sich sowohl auf das ejakulierte Sperma, als auch auf die Struktur der männlichen Geschlechtsdrüsen. Das Sperma wurde auf möglichst aseptische Weise vermittlems eines in die Vagina der Stute eingelegten Schwammes gesammelt, seine Quantität im Meßzylinder bestimmt und sodann mikroskopisch untersucht. Die Untersuchung des Ejakulates ergab nie das Vorhandensein von Samenfäden im Sperma. Die früheren Literaturangaben, besonders diejenigen von EWART, nach welchen das Sperma Samenfäden enthält, beruhen nach der Meinung von IWANOFF wohl auf Irrtum. Auf Schnittpräparaten wurden auch Hoden und Nebenhoden untersucht. Nach seinen Befunden sind die Samenkanälchen und die Kanälchen des Epidymis auffallend eng, und ihre Wände sollen hauptsächlich aus SERTOLISCHEN Zellen bestehen. Beim Zebroid bleibt jedoch die kanälchenartige Struktur des Hodens unverändert.

Die von IWANOFF für die Sterilität der Bastarde gegebene Erklärung ist eigentlich nur hypothetisch. „Ich habe — schreibt er — hier die Tatsache des Verschlingens der Spermien durch Leucocyten in den Geschlechtsorganen weiblicher Säugetiere im Auge. Davon hatte ich Gelegenheit, mich an meinen Versuchen an Pferden zu überzeugen. In der Literatur finden sich darüber Angaben in den Arbeiten von ROSSI, PLATO und SOBOTTA. Bei der Einspritzung der Spermien unter die Haut oder in die Bauchhöhle wird dieselbe

Erscheinung beobachtet; das Resultat derartiger Injektionen ist das Auftreten einer spezifischen Substanz im Blute des Tieres, des sog. Spermatoxins, welches eine spezifische Wirkung auf die Spermien der Art ausübt, die das Material zur Injektion abgab. Es drängt sich auf diese Weise von selber die Annahme auf, ob nicht die Erscheinung der Ausbildung des Spermatoxins im Blute der Mutter einen Einfluß ausübt. Die Anwesenheit des Spermatoxins müßte auch ungünstig auf die Ausbildung der Geschlechtszellen der Frucht einwirken, und zwar zunächst auf die des männlichen Geschlechtssystems, wobei jedoch in der Entwicklung desselben keine besonderen Abweichungen stattzufinden brauchen, außer der Abwesenheit normaler Spermien und der daraus folgenden degenerativen Veränderung im Bau der Kanälchen (geringer Durchmesser, stärker entwickelte Tunica propria, ausschließliches Vorwiegen SERTOLIScher Zellen, Eindringen von Lymphocyten in die Kanälchen).“

Es liegen indessen der Hypothese von IWANOFF bisher zu wenige bewiesene Tatsachen zugrunde, so daß sie eigentlich nur den Wert einer persönlichen Anschauung des Autors haben kann. In allen bisherigen an tierischem Material durchgeführten Untersuchungen wurde auch das Weibchen des Bastardorganismus noch zu wenig untersucht. Bei der Literaturumschau hat man den Eindruck, daß die bisherigen Forschungsergebnisse, sowohl diejenigen, welche hier genauer besprochen wurden und die sich auf Säugetiere beziehen, als auch die anderen Forschungen, in welchen die Vögelbasterde untersucht wurden, ergeben, daß die männliche Geschlechtsdrüse nicht normal ausgebildet ist. Leider wissen wir aber bisher überhaupt nicht, warum eben der Geschlechtsapparat bei den Bastarden in seiner Konstitution beeinträchtigt ist.

Als zweiter spezieller Fall, in welchem die Fertilität von den konstitutionellen Verhältnissen der Eltern abhängt, wäre die Inzucht zu erwähnen. Da wir auf dieses Problem noch bei der Vererbungsfrage eingehen werden, werde ich dort auch über Fertilität bei der Inzucht sprechen.

#### d) Die Periodizität im Sexualleben.

Diese tritt sehr deutlich sowohl im Pflanzen- wie im Tierreiche auf. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß diese Eigentümlichkeit als Anpassungserscheinung an die Wirkung äußerer Faktoren auf die Organismen aufzufassen ist. Es unterliegt jedoch keinem Zweifel, daß dieser Charakter der Periodizität im Geschlechtsleben so tief in der Natur der lebendigen Materie eingewurzelt ist, daß er nicht mehr als Reaktion der Organismen auf die Einwirkung der äußeren Bedingungen aufgefaßt werden kann, sondern vielmehr als eine der inneren Eigentümlichkeiten der betreffenden lebendigen Materie.

α) Bei **Pflanzen** wurden sehr interessante Beobachtungen von Forschern gemacht, die sich mit der Pflanzengeographie befassen. SCHIMPER (98) hebt in seinem Werke hervor, daß Blüten und Laub bei den meisten Pflanzen einen gewissen Antagonismus aufweisen und sich entweder zeitlich oder räumlich getrennt zu entwickeln pflegen. Dieser Antagonismus läßt sich nicht in allen Fällen darauf zurückführen, daß dem Laube die Rolle zufällt, Nährstoffe für die Erzeugung von Blüten und Früchten zu bilden, da z. B. bei Rhizompflanzen und

Holzgewächsen die Blütenbildung der Laubbildung vorausgeht. In diesem Falle muß sie offenbar auf Kosten vorjähriger Reservestoffe stattfinden.

Die zeitliche Trennung der vegetativen und der sexuellen Periode wird dadurch erreicht, daß beide an ungleiche Jahreszeiten gebunden sind. „Die Blütezeiten tropischer Gewächse sind, wie Belaubung und Entlaubung, von den Jahreszeiten um so weniger abhängig, je weniger letztere klimatisch voneinander abweichen. Die das ganze Jahr blühenden Arten sind in den Gebieten mit nahezu gleichmäßigem Klima am häufigsten.“ (SCHIMPER, 98, p. 268.) Daß eine Pflanze das ganze Jahr blüht, ist so zu verstehen, daß blühende Stöcke zu jeder Zeit angetroffen werden, und bedeutet nicht, daß ein und derselbe Stock immer Blüten trägt.

Sehr beachtenswert ist die Erscheinung, daß in den Tropen bei wenigen Pflanzen mit kurzer Blütezeit „innerhalb eines mehr oder weniger ausgedehnten, häufig viele Quadratkilometer umfassenden Gebietes sämtliche Stöcke einer Art am selben Tage aufblühen“ (SCHIMPER, 98, p. 270). Zu dieser Pflanzenkategorie gehören drei Arten der Iridaceengattung *Marica*, sodann die Orchidee *Dendrobium crumenatum*. SCHIMPER hat z. B. bei allen Exemplaren dieser Pflanze in Buitenzorg und Umgebung (Westjava) an einem Tage, am 13. Dez. 1889 sämtliche Blütenknospen sich öffnen gesehen. Dieselbe Erscheinung hat er wieder an sämtlichen Exemplaren von *Dendrobium* in Mitteljava am 19. Jan. 1890 beobachtet.

Außerst interessant sind auch die Beobachtungen an denjenigen Pflanzen, die in Abständen von mehreren Jahren ihre Blütenperioden durchmachen. So blühen nach SCHIMPERs Angaben die Bambusen (*Bambusa arundinacea*) in den südbrasilianischen Provinzen St. Catharina und Rio Grande do Sol in Zwischenräumen von 13 Jahren, an der Westküste von Vorderindien in solchen von 32 Jahren. Nach den von SCHIMPER zitierten Angaben von RIDLEY blühen 2 Arten von *Hopea* und vier Arten von *Shorea* mit großer Regelmäßigkeit jedes 6. Jahr. Diese Perioden sollen mit sehr trockenen Jahren zusammenfallen. Bei Verallgemeinerung seiner Angaben hebt SCHIMPER hervor, daß „auf dem reproduktiven Gebiete eine durch innere Ursachen bedingte rhythmische Abwechselung von Ruhe und Bewegung vorhanden ist“.

β) Bei **Tieren** ist die Periodizität in der Geschlechtstätigkeit ebenfalls als ein wichtiger innerer Faktor zu betrachten. Man muß hier allerdings sehr darauf achten, daß man die Periodizität mit der Reaktion auf die Einwirkung der äußeren Welt nicht verwechsle. Am leichtesten ist dies vielleicht bei höheren Tieren, besonders bei den sogenannten Warmblütern, welche dank ihrer Organisation sich von der äußeren Welt ziemlich unabhängig verhalten, gründlicher durchzuführen. Allgemein bekannt ist z. B. die Periodizität der Geschlechtstätigkeit bei weiblichen Individuen. Sie äußert sich sowohl im Verhalten der Genitaldrüsen wie auch im Verhalten der übrigen Genitalien. Periodische in 4-wöchentlichen Zwischenräumen auftretende Reifung der Eier und ihr Austritt aus dem Eierstock, periodische Rückbildungsvorgänge am geplatzten Eierstockfollikel, sodann bestimmte, ungefähr gleichzeitig auftretende physiologische Veränderungen in den Geschlechtswegen, wie menstruelle

Blutabsonderung, Degeneration und Regeneration der Schleimhaut im Uterus — das sind alles Beispiele der physiologischen Periodizität in der Geschlechtstätigkeit der Organismen.

Aber auch bei anderen Tieren muß z. B. die sogenannte Brunstzeit, das Hervortreten der erhöhten Geschlechtstätigkeit, welche im reichlicheren Austritt der Eier aus der Geschlechtsdrüse ihren Ausdruck findet und von gewissen Veränderungen in dem übrigen Geschlechtsapparat begleitet ist, auf dieselbe Erscheinung zurückgeführt werden. W. HEAPE (40a) hat die Periodizität der Geschlechtstätigkeit bei Säugetieren einer gründlichen Diskussion unterzogen, in welcher besonders die weiblichen Individuen berücksichtigt sind. In der Geschlechtssaison der weiblichen Individuen unterscheidet er folgende Phasen: 1) Prooestrum, in welcher Periode der Geschlechtsapparat sich zu der Geschlechtsfunktion vorbereitet, resp. seine Geschlechtstätigkeit beginnt, 2) Oestrum oder Brunst, d. i. die Phase der eigentlichen Geschlechtstätigkeit, 3) Metoestrum, in welcher Phase der Geschlechtsapparat wieder zur Norm zurückkehrt, 4) Anoestrum, d. i. längere Ruheperiode, resp. Dioestrum oder kurzdauernde Ruheperiode. Die einzelnen hier aufgezählten Perioden zeichnen sich durch bestimmte Veränderungen des Geschlechtsapparates aus. Diejenigen Säugetiere, bei denen in einer Geschlechtssaison nur ein „Oestrum“ eintritt, werden als monoestralsche Tiere bezeichnet im Gegensatz zu polyoestralen, bei denen mehrere „Oestra“ in einer Saison auftreten, die stets durch Dioestrum getrennt sind. Zwischen beiden Kategorien lassen sich Uebergangsformen nachweisen. Die Typen der Periodizität sind durch individuelle und klimatische Faktoren bedingt, können jedoch durch Domestikations- und Zivilisationsfaktoren, wie auch materne Bedingungen (wie Graviditätsdauer) modifiziert werden.

Die Geschlechtstätigkeit, welche bei niederen Tieren auf bestimmte Jahresperioden beschränkt ist, muß in großem Maße auch von der inneren Beschaffenheit der betreffenden lebenden Materie abhängig sein, obschon der Einfluß äußerer Faktoren hier nicht auszuschließen ist.

## 2. Die äußeren Bedingungen der Geschlechtstätigkeit.

Die Geschlechtstätigkeit wird in ihrer Intensität in hohem Grade von denjenigen Faktoren reguliert, welche auch die Assimilationstätigkeit beeinflussen. Diese Erscheinung wurde sowohl bei Pflanzen als auch bei Tieren festgestellt.

Bei Pflanzen wurden in dieser Beziehung sehr schöne Versuche von KLEBS (59) an *Sempervivum Tunkii* angestellt. Sie ergaben das wichtige Resultat, daß gewöhnlich diejenigen Faktoren, welche das Wachstum fördern, gerade auf die Geschlechtstätigkeit hemmend einwirken und umgekehrt. Die Resultate der Untersuchungen faßt KLEBS folgendermaßen zusammen:

„1) Bei lebhafter Kohlenstoffassimilation im hellen Licht und bei starker Aufnahme von Wasser und Nährsalzen wächst die Pflanze unbegrenzt rein vegetativ, entweder indem die Rosette als solche weiterwächst oder indem sie seitliche Ausläufer erzeugt, die sich in der gleichen Weise verhalten.

2) Bei lebhafter Kohlenstoffassimilation im hellen Licht, aber bei Einschränkung der Wasser- und der Nährsalzabnahme tritt Blütenbildung auf.

3) Bei einer mittleren Wasser- und Nährsalzaufnahme hängt es von der Intensität der Beleuchtung ab, ob Blüten oder vegetatives Wachsen eintritt. Bei schwächerer Lichtintensität (bzw. bei Verwendung von blauem Licht) erfolgt nur Wachsen, bei stärkerer Beleuchtung (bzw. bei Verwendung roten Lichtes) Blühen." Voll

Das tierische Material wurde bisher noch nicht in so ausgiebiger Weise wie in den Versuchen von KLEBS an Pflanzen ausgenützt. Aus gelegentlichen Angaben, in den verschiedenen Arbeiten oder Monographien ist zu ersehen, daß die Produktion der Geschlechts-elemente mit dem allgemeinen Zustand des Organismus im Zusammenhang steht. Zwar hört die Geschlechtstätigkeit in einem schlecht ernährten Individuum nie vollkommen auf, aber die Beobachtung lehrt, daß sie in diesem Fall stark beeinträchtigt wird. Dagegen in den Organismen, die sich vegetativ und geschlechtlich fortpflanzen, wird durch stärkere Ernährung die vegetative Vermehrung gefördert, beim Hungern dagegen ist die Tendenz zur sexuellen Fortpflanzung größer (Protozoen, Cöloenteraten).

Von großer Wichtigkeit ist der Einfluß der klimatischen Bedingungen auf die Geschlechtstätigkeit der Individuen. Vergleicht man die Angaben über die Geschlechtsfunktion der im Meere lebenden Tiere (vgl. in dieser Beziehung die Zusammenstellung der Geschlechtsreife der im Neapler Golf lebenden Tiere von LO BIANCO, 67), so fällt sofort auf, daß die Geschlechtstätigkeit bei einer Anzahl von Tierformen das ganze Jahr fortdauert, dagegen andere Tiere nur eine ganz beschränkte Zeit im Laufe des Jahres Geschlechtselemente produzieren. Vergleicht man weiter die Periode der Geschlechtsreife gewisser Tiere im Neapler Golf mit der analogen Periode bei der Triester zoologischen Station, so geht daraus ohne weiteres hervor, daß die letztere in der Regel bedeutend kürzer ist. Das kann man z. B. bezüglich der Geschlechtsreife des *Echinus microtuberculatus* feststellen. *Antedon rosacea* bildet ebenfalls ein ganz hübsches Beispiel dafür. In Neapel ist diese Comatulide das ganze Jahr hindurch geschlechtsreif, in Triest beginnt (nach SEELIGER) die Maturitätsperiode beim *Antedon* erst im Juni und dauert nur einige Monate hindurch.

Sogar kurz andauernde klimatische Störungen sind auf die Geschlechtstätigkeit nicht ohne Einfluß. So habe ich z. B. in Neapel nach einem heftigen, einige Tage lang dauernden Sturm beobachtet, daß die gewöhnlich mit den Sexualelementen gefüllten Gonaden des *Strongylocentrotus lividus* vollkommen leer waren, ein Umstand, welcher deutlich zeigt, daß durch diese klimatischen Faktoren die Entleerung der Gonaden und eine zeitweilige Hemmung der Geschlechtselementenproduktion herbeigeführt wurde.

Ich habe bereits oben darauf hingewiesen, daß es in der bisherigen Literatur an genaueren Anhaltspunkten fehlt, auf Grund deren man die Einwirkung der äußeren Faktoren und die der davon unabhängigen Periodizität der Geschlechtselementenproduktion scharf unterscheiden könnte. Ein Umstand verdient noch Beachtung: die inneren und die äußeren Faktoren wirken zwar in vielen Fällen auf beide Geschlechter in ähnlicher Weise, in zahlreichen Fällen jedoch kann man feststellen, daß die männlichen und die weiblichen Gonaden hier

anders reagieren müssen, da die Geschlechtsreife bei Männchen und Weibchen in verschiedene Jahreszeiten fällt. Ein klassisches Beispiel hierfür bildet *Vespertilio*, dessen männliche Geschlechtselemente im Herbst reif sind, so daß auch die Befruchtung im Herbst stattfindet, während die Produktion der Eier sich erst im Frühjahr vollzieht, so daß die männlichen Geschlechtselemente in weiblichen Geschlechtswegen den Winter überdauern. In gewissen Fällen reagiert nur eine von zwei verschiedenen Gonaden auf die Einflüsse, welche ihre Reifung fördern. Einen Beweis dafür liefert der sogenannte protandrische Hermaphroditismus; es sind Fälle, in denen die männlichen Elemente früher als die weiblichen in Hermaphroditen reifen. Es leuchtet ein, daß die Gonade des einen Geschlechtes anders als die des anderen auf die betreffenden Faktoren reagiert.

### C. Die das Geschlecht bestimmenden Momente.

Vom Standpunkte der Physiologie im allgemeinen und besonders vom Standpunkte der Zeugungs- und Entwicklungsphysiologie ist die Frage nach den kausalen Momenten der Geschlechtsentstehung von prinzipieller Bedeutung. Zu dieser Erkenntnis ist man auch in letzter Zeit gelangt, und deshalb ist die Erforschung der die Geschlechts- genese bestimmenden Momente ein Lieblingsthema der modernen Biologie geworden, so daß die Literatur über dieses Problem gegenwärtig riesig angeschwollen ist. Die monographische Darstellung der Frage bei Pflanzen von CORRENS (15) und STRASBURGER (110), bei Tieren von LENHOSSÉK (64), die besonderen Kapitel in den Werken von DELAGE (18), MORGAN (79, 80), von NUSSBAUM (86), BATESON (4), HÄCKER (40), GOLDSCHMIDT (34) u. a. geben auch übersichtliche Zusammenstellungen der Literatur über die von verschiedenen Gesichtspunkten betrachteten Forschungsergebnisse. Für uns handelt es sich um Verwertung der physiologischen Momente in den bisherigen Untersuchungen.

Das ganze Problem zerfällt nach meiner Beurteilung in zwei Hauptteile.

Erstens muß man fragen, warum bei Individuen, die sich vegetativ und geschlechtlich vermehren können, die geschlechtliche Fortpflanzungsform in gegebenem Fall aufgetreten ist, mit anderen Worten, warum das Tier oder die Pflanze, resp. Tier- oder Pflanzen- generation Geschlechtsindividuum geworden ist.

Zweitens muß entschieden werden, warum die sich geschlechtlich vermehrenden Individuen sich zu männlichen oder weiblichen Individuen differenzieren.

#### 1. Die Ursachen des Auftretens der geschlechtlichen Zeugung an Stelle der vegetativen Fortpflanzung.

Sie wurden sowohl bei Pflanzen als auch bei Tieren untersucht.

##### a) Beobachtungen an Pflanzen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei **Pflanzen** die zyklische Abwechslung von Geschlechts- und Vegetativgenerationen stattfinden kann, so daß bei bestimmten Arten ganz regelmäßig dieser Fortpflanzungszyklus verläuft. Bei Farnen ist aus der allgemeinen Botanik bekannt, daß die Prothalliumgeneration geschlechtlich ist und also

Gameten produziert, während der Sporophyt nur Sporen erzeugt, sich mithin nur vegetativ fortpflanzt. In solchen Fällen, wenn die geschlechtlichen und vegetativen Generationen in einer und derselben Art regelmäßig abwechseln, haben wir es mit der Erscheinung der Metagenese zu tun. Zu diesem Gegenstande werden wir noch zurückkehren. Hier genügt die Feststellung der Tatsache, daß das Erscheinen von Sexualindividuen im Laufe des Generationswechsels nur von den inneren Bedingungen der Artkonstitution bei gewissen Formen abhängt, daß es demnach als Ausdruck einer Zyklizität der Fortpflanzungsweise zu betrachten ist.

Diese Unabhängigkeit von der Außenwelt kann jedoch nicht als allgemeine Regel gelten. Bei manchen Pflanzen, besonders aber bei solchen, wo ein und dasselbe Individuum sich sowohl vegetativ, z. B. durch Sporen, als auch sexuell durch Geschlechtselemente fortpflanzen kann, steht die Vermehrungsweise der Pflanzen mit äußeren Bedingungen im innigsten Zusammenhang. Einen Beleg hierfür bilden die Resultate der von G. KLEBS (58) an Pilzen angestellten Versuche. Aus diesen Experimenten ergibt sich, daß bei Sporodina grandis, welche sich sowohl durch Sporangien, wie auch Zygotenbildung fortpflanzen kann, sich durch Variation der Bedingungen die beiden Arten der Fortpflanzung mit größter Sicherheit, und zwar jede für sich allein oder in beliebiger Aufeinanderfolge, zur Erscheinung bringen lassen, solange nur die genügende Nahrungsmenge der Pflanze zur Verfügung steht. „Bei allen günstig zusammengesetzten Substraten entscheidet innerhalb der Temperaturen 6—26° C allein der Feuchtigkeitsgehalt der Luft, ob Sporangien- oder Zygotenbildung eintritt.“ Alle anderen Faktoren üben nur sekundären Einfluß auf die Zeugungsweise aus, und zwar durch Begünstigung oder Behinderung der Transpiration oder durch Steigerung oder Veränderung des Feuchtigkeitsgehaltes. Bei einer Feuchtigkeit von 75—95 Proz. und nicht lebhaft bewegter Luft kann man Zygotenbildung erwarten, während in einem Raum mit 50—55 Proz. relativer Feuchtigkeit nur Sporangienträger entstehen. Außer der Feuchtigkeit spielen auch andere Faktoren eine gewisse Rolle, wenn es sich um Direktiven handelt, ob sich die Pflanze vegetativ oder sexuell entwickeln soll. „Dabei gilt im allgemeinen die Regel, daß, wenn der Wirkungsgrad einer solchen Bedingung sich dem für das Leben überhaupt gesetzten Grenzwert nähert, die Zygotenbildung immer etwas früher als die Sporangienbildung unterdrückt wird. So wirkt eine Temperatur von 28° C unter allen Umständen, auch in feuchter Luft, hemmend auf den Geschlechtsprozeß ein, während dabei die Sporangienbildung, sofern für Transpiration gesorgt wird, stattfinden kann.“ (KLEBS, 58, p. 66.)

#### b) Untersuchungen an Tieren.

Bei Tieren wurden sowohl bei Protozoen wie Metazoen die Verhältnisse der Geschlechtsentstehung untersucht.

α) Bei **Protozoen**, welche sich bekanntlich auch vegetativ vermehren, treten von Zeit zu Zeit die sogenannten Konjugationsepidemien auf. Wir haben diese Tatsache bereits bei der Besprechung der vegetativen Fortpflanzung (p. 477) erwähnt und dort auch darauf hingewiesen, daß diese Erscheinung der Unterbrechung der vegetativen

Vermehrung durch Konjugationsperioden zuerst von MAUPAS beobachtet wurde. Es funktioniert bei solcher Kopulation entweder das ganze Tier in der vorher unveränderten Form, oder es bilden sich ganz speziell differenzierte Gameten. In diesem Falle wird die vegetative Fortpflanzungsperiode durch eine Reihe von speziellen morphologischen Veränderungen eingeleitet.

Nun ist es vom physiologischen Standpunkte von Interesse, zu erfahren, ob solche Konjugationsperioden durch innere Anlage der Organismen oder durch äußere Einflüsse herbeigeführt werden. Die Protozoologie zeigt uns, daß bei manchen Formen ganz präzise ausgeprägte Entwicklungszyklen vorkommen, so daß man in diesen Formen mit einer Erscheinung zu tun hat, welche sich mit Generationswechsel, Metagenese, vergleichen ließe. In diesem Fall unterliegt es also absolut keinem Zweifel, daß der Fortpflanzungszyklus als Ausdruck der inneren Organisation dieser lebenden Materie aufzufassen ist. In anderen Fällen ist jedoch die Entscheidung dieser Frage etwas schwieriger, besonders wenn die Konjugationsperioden nicht so regelmäßig auftreten.

Eine Reihe von Autoren ist der Meinung, daß die Geschlechtsphänomene erst durch Einwirkung von äußeren Faktoren hervorgerufen werden. Wir haben bereits früher (p. 485) gehört, daß in neuerer Zeit WOODRUFF, vor ihm auch noch ENRIQUES die Ansicht vertreten, daß sich die Protozoen unbeschränkt lange unter sehr günstigen Lebensbedingungen vegetativ fortpflanzen können. ENRIQUES weist nach, daß durch veränderte äußere Bedingungen die Sexualerscheinungen hervorgerufen werden. Chemische Faktoren vermögen gewisse Infusorien zur Kopulation anzuregen. Bei *Colpoda Steini* soll beim Eintrocknen des umgebenden Wassers die Konjugationsepidemie auftreten. Auch durch andere äußere Faktoren kann dieselbe Erscheinung veranlaßt werden. R. HERTWIG (44) spricht sich in seiner soeben veröffentlichten Arbeit entschieden gegen die Anschauungen aus, nach welchen die inneren Faktoren bei der ursächlichen Erklärung der Befruchtungsprozesse der Protozoen auszuschließen sind. Der genannte Autor behauptet, daß die elementarsten Erfahrungen der Protozoenforschung damit im Widerspruche stehen. „Diese lehren, daß Hungerkulturen Befruchtungsprozesse auslösen, bei Infusorien Konjugationen, bei anderen Protozoen Enzystierungen, welche nicht selten, wie z. B. bei *Actinosphaerium Eichhorni*, mit Befruchtung kombiniert sind. Das Verfahren ergibt jedoch nicht zu allen Zeiten günstige Resultate. Ich habe die Verhältnisse bei Actinosphärien und Dilepten durch jahrelange Kulturen auf das genaueste verfolgt. Es wechseln hier Zeiten, in denen man mit Leichtigkeit Konjugationen, resp. Enzystierungen erhält, mit solchen, in denen man nur Mißerfolge erzielt, in denen die Tiere anstatt sich zu enzystieren oder zu konjugieren allmählich verhungern. Auch innerhalb einer und derselben Hungerkultur verhalten sich nicht alle Individuen gleich; es kann ein größerer oder geringerer Prozentsatz verhungern, ohne die zur Befruchtung notwendigen Vorbereitungen zu treffen. Bei einer nahezu 2 Jahre lang dauernden Kultur eines und desselben *Dileptus*-Stammes war bei den ersten „Konjugationsepidemien“ der Prozentsatz der konjugierenden Tiere sehr gering; er steigerte sich bei späteren „Epidemien“ und erreichte nahezu 100 Proz. bei einer Hungerkultur, welche kurz vor ihrem Erlöschen von der Hauptkultur abgezweigt worden war. Um

diese Zeit war die Konjugationstendenz so groß, daß selbst in der Futterkultur Paarungen auftraten“.

Dieses verschiedenartige Verhalten einzelner Individuen spricht gegen die Annahme, daß nur äußere Faktoren die Befruchtungstendenz bedingen; alle Tiere wurden unter gleichen Bedingungen kultiviert, und es stellt sich dennoch heraus, daß sie darauf verschieden reagieren. Die Sache muß also auch von der inneren Beschaffenheit der lebenden Materie abhängig sein. Wir müssen demnach mit R. HERTWIG annehmen, „daß der Eintritt der Geschlechtsperiode von der Konkurrenz äußerer und innerer Faktoren abhängig“.

β) Dasselbe Problem des Eintrittes der Sexualität wurde auch bei den Metazoen erforscht. Bei **Cölateraten** verdienen hier Beobachtung die Untersuchungen von D. D. WHITNEY (128), welcher an *Hydra viridis* experimentierte. Es handelt sich hier um die Entscheidung der Frage, ob durch die Einwirkung äußerer Faktoren die sich durch Knospung vermehrenden Individuen zur Gametenbildung gezwungen werden können. Es zeigte sich, daß *Hydra viridis*, welche eine Zeitlang (einige Wochen) einer niedrigen Temperatur ausgesetzt wurde, worauf eine Periode mit höherer Temperatur und Hunger folgte, Hoden und Eier entwickelte, dagegen produzierten Hydren der Kontrollkultur ohne Temperaturerniedrigung, während der Nahrungs-entziehung keine Reproduktionsorgane. Nahrungsüberfluß nach der Kälteperiode unterdrückt die Bildung der Geschlechtsorgane.

Sehr interessant sind die Resultate der von E. FRISCHHOLZ (31) an Hydren in dieser Beziehung durchgeführten schönen Versuche. Es sollte ermittelt werden, ob sich durch äußere Faktoren die geschlechtliche Fortpflanzung bei diesen Tieren künstlich herbeiführen lasse. Temperatureinwirkung, reichliche Fütterung und Hungern wurden als Versuchsmittel angewandt. Sehr wichtig scheint mir folgende Schlußfolgerung von FRISCHHOLZ (31) zu sein: „Es besteht demnach sichtlich bei den Hydren, wenigstens bei *Fusca*, bisweilen eine in ihren Ursachen zunächst unbekannte fast absolute Sterilität in bezug auf Ausbildung von Geschlechtsprodukten; in diesem Zustande unterbleibt jede Reaktion auf sonst wirksame Temperatur.“ Ist das Tier in der Periode, in welcher sich die äußeren Mittel als wirksam erweisen, so kann durch Temperaturveränderungen die Geschlechtsdrüsenbildung veranlaßt werden. Die Kultur muß zu diesem Zwecke nach vorübergehendem oder längerem Verweilen bei mittlerer Temperatur (+ 20°) einer erniedrigten Temperatur von + 5° bis höchstens + 12° ausgesetzt werden. Die Stärke der Hoden- resp. Eierbildung kann in diesem Falle durch Fütterungsverhältnisse reguliert werden. „Die Fütterung hat aber keinen merklichen Einfluß auf den Zeitpunkt des Eintrittes einer Geschlechtsperiode nach einem Temperaturwechsel“ (FRISCHHOLZ, 31, p. 273).

Aus obigen Angaben und auch aus anderen Versuchsergebnissen von FRISCHHOLZ darf wohl gefolgert werden, daß das Auftreten der Geschlechtsphänomene bei Hydren sowohl von der inneren Beschaffenheit des Materials, als auch von äußeren Einflüssen bedingt sein kann.

Weitere Untersuchungen über das Auslösen der Geschlechtstätigkeit bei Tieren wurden an **Rotatorien**, besonders an *Hydatina*, angestellt, bei welcher Art die Entwicklung nicht nur echt sexuell, sondern

mehrere Generationen hindurch auch parthenogenetisch verlaufen kann. Nun hat man auch hier beobachtet, daß nach länger dauernder parthenogenetischer Fortpflanzung oft eine „Epidemie“ der rein geschlechtlichen Zeugung auftritt. Diese Erscheinung äußert sich durch massenhafte Produktion von Männchen, wie auch durch Erzeugung von befruchtungsbedürftigen Eiern. Nun drängt sich die Frage auf, ob diese Fortpflanzungszyklen durch innere Faktoren der Tierspecies oder durch äußere Bedingungen hervorgerufen werden.

Nach MAUPAS (72) soll das Auftreten der Männchen bei *Hydatina* im Entwicklungszyklus von den Einflüssen der Temperatur abhängig sein; M. NUSSBAUM (83) hat auf Grund seiner Versuche die Ernährungsverhältnisse als ausschlaggebenden Faktor angegeben; er deutet auch die Versuchsergebnisse von MAUPAS anders: er ist nämlich der Meinung, daß die Temperatur indirekt wirkt, indem sie den Stoffwechsel reguliert.

PUNNETT (93) hat ebenfalls den Einfluß des Fütterns, Hungerns und der Temperatur auf *Hydatina* geprüft, ist aber zu der Ueberzeugung gekommen, daß die äußeren Faktoren den durch innere Anlagen bedingten Fortpflanzungszyklus nicht verändern können, auch wenn der Typus der Eier sich ändert. Es treten nämlich bei diesem Tier zwei Eiertypen auf; kleine Eier, aus denen sich in der Regel Männchen entwickeln und größere, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung von Weibchen bilden. Durch Wärmeeinfluß konnte man zwar die Ablage kleiner Eier veranlassen, die innere Anlage derselben war jedoch nicht undifferenziert, so daß aus ihnen Weibchen hervorgehen. PUNNETT glaubt, daß wir es bei der Fortpflanzung dieser Tiere mit sog. Generationsfolgen („sex strains“) zu tun haben. R. HERTWIG (44) hat neuerlich gegen die Arbeit von PUNNETT den Einwand erhoben, daß man aus seinen Versuchen nicht entnehmen kann, „ob die bei den einzelnen Stämmen erzielten Unterschiede nicht durch Unterschiede im Generationsalter bedingt sind“. Um diese Möglichkeit auszuschließen, muß die Kultur Wintereiern entstammen.

Auch nach den Versuchen der ersten Arbeit von WHITNEY (120) ist Temperatur und Nahrung für das Erscheinen der geschlechtlichen Generationen (Sexuparen) nicht verantwortlich.

Gegen PUNNETT (93) und WHITNEY (120) betont neuerlich NUSSBAUM (86), daß aus den Arbeiten dieser Autoren sich nicht ersehen läßt, wieviel die Versuchstiere von der gereichten Nahrung aufgenommen und verdaut haben; er hält das von den Autoren verwendete Futter nicht für entsprechend.

Vor kurzem erschien eine neue gründliche Arbeit von A. F. SHULL (103, 104), in welcher ein sehr reiches Material verwertet wird. Der Verfasser experimentierte an *Hydatina senta* und untersuchte besonders die Stoffwechselexkrete der Versuchstiere bei den Kulturen. Wird die Kultur ins Wasser alter Nährkulturen nach Abfiltrierung der Protozoen gebracht, so kann dadurch die Zahl der Männchenerzeuger auf Null herabsinken. Diese Erscheinung läßt sich nach SHULL (103) auf die Einwirkung derjenigen Substanzen zurückführen, welche im Wasser gelöst sind, und welche sich in immer größerer Quantität im Wasser sammeln, je länger die Kultur in demselben Medium geführt wird. Die veränderte Beschaffenheit des Wassers soll die Parthenogenese begünstigen. Daß bei Hungerkulturen

die Zahl der Männchenerzeuger zunimmt, läßt sich nach SHULL auf die geringe Menge gelöster Substanzen zurückführen.

In seiner zweiten Arbeit untersuchte SHULL (104) den Einfluß von verschiedenen chemischen Substanzen, wie Harnstoff, Ammoniaksalzen, Fleischextrakt usw. und stellte bei Anwendung derselben eine Abnahme der sich durch Kopulation vermehrenden Individuen fest. Nach den Angaben der neuesten Arbeit von WHITNEY (130) dagegen kann man durch Hinzusetzen bestimmter chemischer Substanzen die Produktion der Sexuparen erhöhen.

Aus diesen Literaturangaben ist nach meiner Ansicht zu ersehen, daß das Problem noch lange nicht erledigt ist. Vor allem sind wir noch nicht im Klaren, ob wir es mit festfixierten Fortpflanzungszyklen zu tun haben; mir scheint es am wahrscheinlichsten zu sein, daß die innere Beschaffenheit einen bestimmten Zeugungscharakter determiniert, daß jedoch eine gewisse Umdifferenzierung durch äußere Faktoren nicht ausgeschlossen ist, besonders wenn man auf die Tiere in entsprechenden Perioden des Lebenszyklus einwirkt. Da sich die Lebensbedingungen sehr stark miteinander kombinieren, so ist es auch nicht leicht, den Effekt dieses oder jenes Faktors so gründlich zu isolieren, daß man ganz unzweideutige Resultate erhalten könnte. Hier liegt auch der Grund für die verschiedenen Kontroversen in der diesbezüglichen Literatur.

Da wir mit den **Daphniden** bei der Zeugungsphysiologie noch mehrmals zu tun haben werden, wollen wir einige erläuternde Bemerkungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei diesem Tiere vorausschicken.

Auf die morphologische Organisation des Tieres brauche ich nicht einzugehen, da man sich auf Grund der angegebenen Abbildung (Fig. 55) leicht orientieren kann. Wie aus dieser Abbildung ersichtlich ist, liegen die jungen Eier in Gruppen von je 4 zusammen in einzelnen Eifächern. Aus jeder solchen Gruppe entwickelt sich nur ein Ei weiter, die anderen erfahren eine Resorption. Verschmelzen die Eier von mehreren Eifächern, so werden noch größere Eier gebildet. Die Daphniden produzieren zwei Eiarten: die kleineren mehr oder weniger dotterreichen von zarter Dotterhülle umgebenen werden als Sommereier bezeichnet. Sie werden in der Periode produziert, in welcher in der Regel die Männchen fehlen, also normal im Frühjahr und im Sommer. Diese Eiersorte kann sich parthenogenetisch entwickeln.

Zur Periode des Auftretens der Männchen werden von Daphniden die sog. Wintereier abgelegt. Wintereier sind dotterreicher, größer, von dicker Schale umgeben und sind befruchtungsbedürftig. Die Eier entwickeln sich in einem besonderen Brutraum (Fig. 55 b). Die Wintereier können hier noch mit einer besonderen Hülle Ephippium versehen werden.

Aus dieser kurzen Skizze ist ersichtlich, daß die Daphniden ohne Befruchtung, also parthenogenetisch, oder sexuell mit dem Befruchtungsakte beim Erscheinen von Männchen sich fortpflanzen können. Die Tiere eignen sich also zu Versuchen über das Problem, ob der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung von äußeren Einflüssen abhängt oder als Ausdruck der inneren Anlage zu betrachten ist.

Den Ausgangspunkt für die an Daphniden unternommenen Experimente, um der Frage nach der Genese der Sexualität näher zu treten, bilden die älteren Beobachtungen von WEISMANN (116—118),

welcher angegeben hat, daß für jede Art ein festfixierter Generationszyklus vorhanden ist, in welchem unabhängig von äußeren Bedingungen eine bestimmte Reihe von parthenogenetischen Generationen ablaufen muß, bevor die Befruchtungsbedürftigen Eier und gleichzeitig Männchen erzeugt werden. Jenachdem die Reihe der parthenogenetischen Generationen ein-, zwei- oder dreimal durch geschlechtliche

Fortpflanzung unterbrochen wird, spricht WEISMANN von mono-, bi- oder trizyklischen Geschlechtsperioden. Die Frage jedoch, ob diese Zyklen sich wirklich nicht durch äußere Faktoren modifizieren lassen, wurde später im Münchener zoologischen Laboratorium von ISSAKOWITSCH (45—47) geprüft.

Der Verfasser verwendet in den Versuchen als Untersuchungsmaterial die Daphniden *Simocephalus vetulus* und *Daphnia magna* und stellte sich die Aufgabe, den Einfluß der Temperatur und der Nahrung zu erforschen. Zu diesem Zwecke werden die Kulturen in drei verschiedenen Temperaturen (8°, 16°, 24°) geführt und entweder sehr reichlich gefüttert oder hungern gelassen. Auf Grund dieser Versuche gelangt ISSAKOWITSCH (45) zu folgendem Schlusse: „Die Ernährung und die Temperatur (letztere durch ihre Rückwirkung auf die Ernährung) sind ausschlaggebend für das Auf-

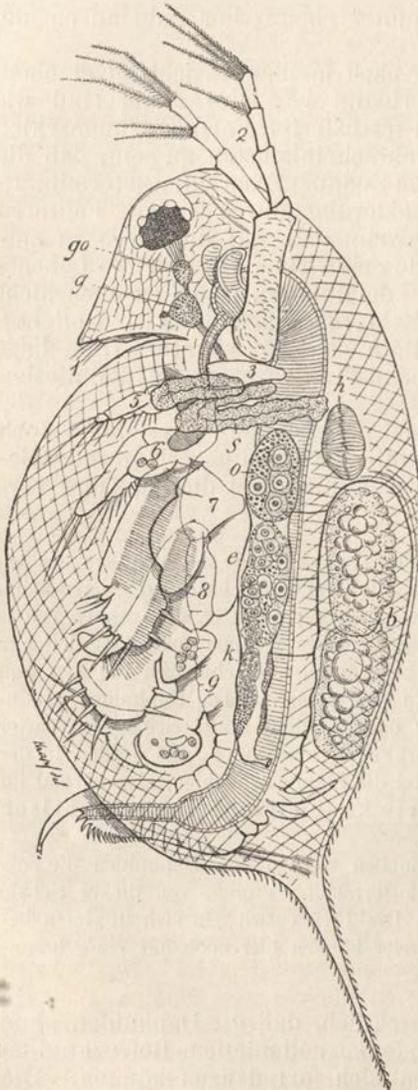


Fig. 55. *Daphnia pulex*. *go* Ganglion opticum, darüber Opticus und Auge, *g* oberes Schlundganglion mit Naupliusauge, *s* Schalendrüse, *h* Herz, *o* Ovar, *e* Eianlagen, *k* Keimstätte. Die Eianlagen lösen sich aus der Keimstätte ab, bilden bei *e* Gruppen von 4 Zellen; aus diesen entsteht ein Ei (*o*) mit drei abortiven Eiern, das wachsende Ei mit seinen drei abortiven Eizellen (Dotterzellen) rückt (wiederum bei *e*) rückwärts, um in den Brutraum zu gelangen, *b* Brutraum mit Embryonen. *1* vordere, *2* hintere (Ruder-) Antenne, *3* Mandibel (Maxille ist rudimentär und nicht sichtbar), *5—9* die 5 Beinpaare: Darm mit Leberhörnchen durch Ringelung deutlich gemacht. (Nach R. HERTWIG.)

treten oder Verschwinden der Geschlechtstiere. Wenn die Ernährung des mütterlichen Organismus so weit gesunken ist, daß er nicht mehr imstande ist, dem Ei zu seiner Entwicklung zu Weibchen genügend Nährstoffe zu bieten, so entwickelt sich das anspruchslosere Männchen daraus. Sinkt die Ernährung des Muttertieres noch tiefer,

ist es nicht mehr fähig, das Ei wenigstens zum männlichen Tier zu entwickeln, so tritt eine große Anzahl primärer Eizellen zusammen, um auf Kosten der ganzen Menge ein einziges befruchtungsbedürftiges Winterei zu bilden.<sup>1)</sup>

Wie NUSSBAUM (83) bei Rotatorien, erklärt sich ISSAKOWITSCH bei Daphniden die Temperaturvermehrung auf indirektem Wege, in dem durch diesen Faktor der Stoffwechsel geändert wird. R. HERTWIG ist der Ansicht, daß sich auf Grund der Versuchsergebnisse von ISSAKOWITSCH (45) eine gewisse Rolle der Beschaffenheit des Geschlechtsapparates (also innere Bedingung) keineswegs ausschließen lasse. Auch die Experimente, welche von WOLTERECK (131)<sup>2)</sup>, von SCHARFENBERG (97) und PAPANICOLAU (87, 88) an Daphniden angestellt wurden, bestätigen die Anschauungen von R. HERTWIG. Daß die innere Beschaffenheit (auch die Rasse) des Tieres hier von Bedeutung ist, er sieht man aus der Tatsache, daß sowohl WOLTERECK als auch PAPANICOLAU bei den frisch ausgeschlüpften Daphniden durch Einwirkung von äußeren Faktoren die geschlechtliche Fortpflanzung nicht erzielen konnten. Die Tiere können sich nur parthenogenetisch vermehren. Dieser innere Zustand der Tiere ändert sich jedoch im Verlauf der Kultivierung, so daß später durch Einwirkung von Wärme und Fütterung die echt geschlechtlichen Phänomene hervorgerufen wurden. Nach v. SCHARFENBERG (97) konnte bei dem frühen Brüten eines Weibchens durch Hunger zwar die Zahl der Eier herabgesetzt, jedoch die Bildung von befruchtungsbedürftigen Dauereiern nicht bewirkt werden. In späteren Brüten ließ sich jedoch die Bildung der Dauereier durch reichliche Fütterung unterdrücken. Wir sehen also, daß sowohl die innere Beschaffenheit des Untersuchungsmaterials, als auch der Einfluß äußerer Faktoren von Bedeutung ist.

Aus diesen Versuchen kann also der Schluß abgeleitet werden, daß eine bestimmte innere Disposition, Determinierung zur parthenogenetischen oder befruchtungsbedürftigen Fortpflanzung in den Tieren besteht, daß die Umdeterminierung in bestimmten Perioden des Zyklus sich durch Einwirkung äußerer Faktoren als möglich erwies, daß hingegen in anderen diese Disposition so tief eingewurzelt war, daß sie sich nicht umändern ließ.

Die Angaben, welche sich auf die Entwicklungszyklen von Blattläusen, **Aphiden**, beziehen, besonders die von MORDWILKO (76) und GRASSI (36), bestätigen die sich schon aus den oben besprochenen Versuchen er-

1) Aus diesem Ergebnis deduziert ISSAKOWITSCH (45) auch eine praktische Regel: Wenn man dauernd große Mengen von Daphniden besitzen will, so ist es ratsam, zwei Kulturen nebeneinander zu führen, eine Hauptkultur bei 22° C und eine kleine Nebenkultur bei 8—16° C. Die letztere ist notwendig, um die durch andauernde Parthenogenese bald erschöpften Weibchen der Hauptkultur in gewissen Zwischenräumen teilweise durch kräftige, fortpflanzungsfähige aus der Nebenkultur zu ersetzen.

2) Das Verhalten der Daphniden hinsichtlich der Fortpflanzungsweise im Laufe der Generationen faßt WOLTERECK (131) folgenderweise zusammen:

1) „Die Sexualität steigt rasch im Verlaufe weniger (1—3) Generationen von 0 auf 100 Proz. und wird dann obligatorisch.“

2) Die Sexualität steigt im Verlaufe zahlreicher (10 und mehr) Generationen allmählich von 0 auf 100 Proz. und wird schließlich obligatorisch.

3) Die Sexualität steigt zunächst rasch an, ohne aber allein herrschend zu werden.

4) Alle Generationen sind obligatorisch parthenogenetisch“ (WOLTERECK, 131, p. 684).

gebende Schlußfolgerung. Hier scheint auch gewisse Disposition eine vorhanden zu sein [diese Tatsache geht auch aus der Arbeit von MORGAN (78) hervor]; aber es scheint, daß auch äußere postembryonalwirkende Faktoren ebenfalls in Frage sind, bis zu einem gewissen Grade resp. in bestimmten Perioden der Kultur diese Disposition umzuändern.

## 2. Wann und warum differenzieren sich die Geschlechtsindividuen zu männlichen oder weiblichen Individuen?

Bei der Diskussion dieser Frage muß man mit drei Eventualitäten rechnen:

- 1) Die Geschlechtsentwicklung ist von den äußeren, resp. inneren während der späteren Entwicklungsphasen zur Geltung kommenden Bedingungen abhängig;
- 2) die Geschlechtsentstehung kann im Befruchtungsmomente entschieden werden;
- 3) das Geschlecht ist vererbt, d. h. es ist bereits in den Geschlechtselementen determiniert und kann weder durch den Befruchtungsvorgang, noch durch die auf den Organismus später einwirkenden Faktoren geändert werden.

Obschon die modernen Untersuchungsergebnisse die Frage zugunsten der dritten Eventualität zu entscheiden scheinen, so können doch aus dem Gebiete der experimentellen Forschungen und der biologischen Beobachtungen Tatsachen zitiert werden, welche man als Argumente für jede von diesen drei hier angeführten Möglichkeiten deuten kann.

### a) Einfluß äußerer Faktoren.

Was den Einfluß der äußeren Bedingungen betrifft, so wurde in dieser Hinsicht die Einwirkung der Nahrung und der äußeren veränderten Temperatur untersucht. Gleich hier muß ich bemerken, daß man dabei sehr scharf unterscheiden muß, ob man mit diesen äußeren Faktoren auf die Eltern oder auf die sich entwickelnde Nachkommenschaft einwirkt. Es ist, glaube ich, ohne weiteres klar, daß man im ersteren Fall oft die inneren Bedingungen, unter welchen die Geschlechtselemente gebildet werden, ändert; solche Experimente können also nicht als Stütze für die Anschauung angeführt werden, daß die Geschlechts-genese in gewissem Verhältnis zu der Außenwelt steht — die Veränderung des Prozentsatzes in der Produktion der männlichen und der weiblichen Nachkommenschaft kann als Folge der veränderten Bedingungen gedeutet werden, in welchen die Geschlechtsdetermination in den Geschlechtselementen stattfindet. Von dem Einfluß der geänderten äußeren Bedingungen kann dagegen dann gesprochen werden, wenn man direkt auf die sich entwickelnden Embryonen einwirkt.

Was den Einfluß der Nahrung auf die Geschlechtsbildung betrifft, so wurden diesbezügliche Versuche sowohl bei Wirbellosen, als auch bei Wirbeltieren angestellt. NUSSBAUM (82, 84) experimentierte mit *Hydra*; während nun sonst diese Tiere hermaphroditisch sind, wurde von NUSSBAUM festgestellt, daß bei reichlicher Fütterung der sich entwickelnden Tiere sich hauptsächlich weibliche Individuen differenzieren. Da jedoch hierbei die Sterblichkeitsverhältnisse der in Entwicklung

begriffenen Tiere zu wenig berücksichtigt wurden, können diese Experimente das Problem noch lange nicht entscheiden.

In anderen Versuchen wieder, welche CUÉNOT (16) anstellte, dienten Insekten als Untersuchungsmaterial, und zwar besonders *Lucilia caesar*, *Calliphora vomitoria*, *Sarcophaga carnaria* u. a.

Ein Teil des Versuchsmaterials wurde im larvalen Stadium sehr reichlich, ein anderer wieder so sparsam wie möglich mit faulendem Fleisch gefüttert. Es stellte sich dabei jedoch heraus, daß der Prozentsatz der Männchen- und Weibchenindividuen von der Quantität der Nahrung der Larven vollkommen unabhängig ist. Einige Ziffern können als Beleg für dieses Ergebnis dienen.

Bei möglichst reichlicher Fütterung der Larven erhielt CUÉNOT aus den Larven

von *Lucilia caesar* 273 ♀, 281 ♂, d. h. 49 Proz. ♀,  
von *Calliphora vomitoria* 224 ♀, 221 ♂, d. h. 51 Proz. ♀.

Wurde dagegen die Nahrung der Larven in möglichst geringen Dosen geliefert, so ergab die Zählung

bei *Lucilia caesar* 95 ♀, 69 ♀, d. h. 57 Proz. ♀,  
bei *Calliphora vomitoria* 93 ♀, 91 ♂, d. h. 50 Proz. ♀.

Aus diesen Zahlen ergibt sich ebenfalls kein deutlicher Einfluß der Nahrung auf die Geschlechtsgenese.

KELLOG und BELL (54) verwendeten zu ihren Experimenten ebenfalls Insekten, und zwar *Bombyx mori*, wobei sie die Sterblichkeit der Versuchstiere stets sorgfältig kontrollierten. Diese Vorsichtsmaßregel ist bei solchen Experimenten deshalb von prinzipieller Bedeutung, da es oft vorkommt, daß eine gewisse Ernährungsart besser von den Tieren des einen Geschlechtes, als von denjenigen des anderen vertragen wird und infolgedessen eine bei beiden Geschlechtern verschiedene Sterblichkeit bedingt, wodurch die Richtigkeit der Schlußergebnisse beeinträchtigt wird. KELLOG und BELL (54) haben die Larven von *Bombyx mori* in verschiedenen Entwicklungsstufen hungern lassen. Es hat sich dabei jedoch gezeigt, daß weder durch reichliche, noch durch äußerst sparsame Fütterung der Larven, unabhängig davon, in welchem Entwicklungsstadium die Veränderung der Ernährungsverhältnisse vorgenommen wurde, eine Verschiebung des gegenseitigen Verhältnisses zwischen der Zahl der männlichen und der weiblichen Individuen erreicht werden kann.

Von höheren Tieren wurden Froschlarven als Untersuchungsmaterial von YUNG (133, 134), BORN (8) und PFLÜGER (91) verwendet. Die zwei erstgenannten Autoren geben unabhängig voneinander auf Grund ihrer Versuche an, daß in einer Kultur, in welcher die Froschlarven sparsam gefüttert werden, sich größtenteils Männchen entwickeln. Die von diesen Autoren gegebenen Ziffern sprechen auch scheinbar für diese Behauptung. So gibt z. B. YUNG an, daß die mit pflanzlicher Kost gefütterten Froschlarven sich in 57 Proz., dagegen die mit Ochsenfleisch genährten in 78 Proz. zu weiblichen Individuen differenzierten; verwendete man aber zur Fütterung Froschfleisch, so entwickelten sich unter 100 Individuen 92 Weibchen und nur 8 Proz. Männchen. Ähnliche Resultate haben die gleichzeitig von BORN geführten Experimente ergeben.

Weitere Versuche auf diesem Gebiete wurden von PFLÜGER unternommen. Aber trotz analoger Resultate, glaubt er dennoch mit Recht, dieselben anders interpretieren zu müssen. Er macht

nämlich seinen Vorgängern YUNG und BORN (8) den Vorwurf, daß sie in ihren Experimenten die Sterblichkeit in der Kultur in der Beurteilung der Schlußresultate nicht genügend würdigten. PFLÜGER (91) stellte auf Grund seiner Beobachtungen fest, daß die aus verschiedenen Ortschaften stammenden Frösche sehr variable Zahlenverhältnisse zwischen Weibchen und Männchen aufweisen. Unabhängig davon, wie die Larven gefüttert werden, entwickelt sich dieselbe Zahl von Männchen und Weibchen, welche bei den Individuen derselben Gegend beobachtet wird. Die abweichenden Resultate der früheren Autoren erklärt PFLÜGER damit, daß die Männchen empfindlicher als die Weibchen sind und daß sie bei veränderter Ernährungsweise leichter zugrunde gehen. Berücksichtigt man jedoch genau die Sterblichkeit bei beiden Geschlechtern, so kann man leicht bemerken, daß die Nahrung gar keinen Einfluß auf die Geschlechtsdifferenzierung ausübt. Zu demselben Schluß kommt auch CUÉNOT auf Grund seiner präzisen und sorgfältig ausgeführten Versuche mit *Rana temporaria*.

Auch H. D. KING (55) stellte an *Bufo lentiginosus* Experimente über den Einfluß von verschiedener Nahrung auf die Geschlechts-genese an. Die Larven wurden mit Fleisch-, Pflanzen-, gemischter Kost und Eidotter genährt. Sämtliche Versuche ergaben jedoch negativen Erfolg.

Die Versuche von O. SCHULTZE (100, 101) über den Einfluß äußerer Faktoren auf das Geschlecht der Mäuse fielen ebenfalls negativ aus.

Was sonst die Säugetiere und Menschen betrifft, so haben die diesbezüglichen Beobachtungen und Experimente meiner Ansicht nach keinen größeren Wert, da sie analytisch einwandfrei an diesem Material überhaupt nicht durchgeführt werden können. Will man wirklich analytisch vorgehen, so muß stets Evidenz gehalten werden, ob die in Rede stehenden Faktoren den sich entwickelnden Embryo beeinflussen, oder aber eine entsprechende Determination der sich bildenden Geschlechtselemente veranlassen. Es ist auch ferner kaum möglich zu beurteilen, inwieweit eine reichliche oder sparsame Fütterung der Mutter wirklich den Embryo beeinflusst. Es wird z. B. behauptet, daß in ärmeren Volksklassen mehr Knaben, in reicheren mehr Mädchen geboren werden. Zu diesem Schluß ist z. B. PUNNETT (92) auf Grund statistischer Angaben in London gekommen. Ich bin nicht der Ansicht, daß sich diese statistisch festgestellte Tatsache wirklich für unser Problem verwerten ließe. Dasselbe gilt auch für die neu veröffentlichten Versuche von S. KOWALEWSKY (62), welcher die Geschlechts-genese bei Säugetieren auf die Sauerstoffquantität zurückführen wollte, die dem Embryo zur Verfügung steht. Bei der Dosierung der Sauerstoffquantität hat sich S. KOWALEWSKY einer zu primitiven Methode bedient. Man kann daraus nicht ersehen, ob die bessere oder schlechtere Ernährung der Individuen, bessere oder schlechtere Atmung der Mutter den Embryo im mütterlichen Organismus beeinflusst und inwieweit, oder ob die verschieden genährten Organismen Geschlechtselemente produzieren, in denen das Geschlecht verschieden determiniert ist.

#### b) Einfluß der Befruchtung.

Außer den Ernährungsverhältnissen wurden in der Literatur noch andere äußere Faktoren als maßgebend für die Geschlechtsdeterminierung

herangezogen. Hierher gehören bis zu einem gewissen Grade die Ansichten von DICKEL (19, 20), welcher Beobachtungen an Bienen anstellte. Was die Geschlechtsbildung bei diesen Tieren anbelangt, so hat sich seit Jahren die von DZIERZON (23, 24) zuerst (1845) ausgesprochene und sodann von SIEBOLD (105) und LEUKART (65, 66) bestätigte Anschauung eingebürgert, daß die Entstehung des männlichen oder des weiblichen Geschlechtes davon abhängig ist, ob das Ei befruchtet wird, oder ob sich ein unbefruchtet abgelegtes Ei parthenogenetisch entwickelt. In ersterem Fall soll sich also aus dem befruchteten Ei nach dieser Anschauung die Arbeiterin oder die Königin entwickeln, mit anderen Worten ein Weibchen mit rudimentärem oder mit ausgebildetem Geschlechtsapparat. Wird das Ei unbefruchtet abgelegt, so entwickelt sich daraus eine Drohne, also ein Männchen. Nach dieser Anschauung, auf die wir noch weiter unten zurückkommen müssen, soll also der Befruchtungsvorgang über dieses oder jenes Geschlecht entscheiden. — DICKEL (19, 20) entwickelt in seinen Arbeiten ganz andere Ansichten über diesen Gegenstand; er kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß die unbefruchteten Bieneneier sich nie zu entwickeln vermögen, auch dann nicht, wenn sie in echten Mutterzellen abgelegt werden und sich also in günstigsten Entwicklungsverhältnissen befinden. Wovon hängt also die Geschlechtsgenese ab? DICKEL glaubt, eine von den Entwicklungsbedingungen darin zu erblicken, daß die Eier von den Arbeiterinnen eingespeichelt werden. Die Art des Sekretes, mit welchem diese Einspeichelung geschieht, bedingt auch die Ausgestaltung von dreierlei Wachszellenformen, in welchen die Entwicklung der Keime stattfindet. Die Art des Sekretes ist also nach ihm bezüglich der zukünftigen Geschlechtsgenese ausschlaggebend. Jedes Ei wird befruchtet und nach der Befruchtung von den Arbeiterinnen eingespeichelt. Die Sekrete, mit denen dieser Prozeß vorgenommen wird, sind von dreierlei Arten, und je nach dem zur Einspeichelung der Eier verwendeten Sekret entwickelt sich aus dem Ei eine Königin, oder eine Arbeiterin, oder eine Drohne. So wird das Geschlecht des Tieres durch das absichtsvolle Vorgehen der Arbeiterbiene bestimmt.

Aus dieser kurzen Zusammenfassung der Anschauungen DICKELS ist also ersichtlich, daß er die Meinung vertritt, daß die Geschlechtsentstehung von dem Einfluß der äußeren Faktoren, in diesem Fall der Sekretart, erst während der Entwicklung determiniert wird.

Die Hypothese DICKELS wird jedoch von PETRUNKEWITSCH (89, 90) auf Grund seiner exakten, mit den besten wissenschaftlichen Methoden durchgeführten Untersuchungen abgelehnt. PETRUNKEWITSCH stellte nämlich zytologische Studien über eben in verschiedenen Wachszellen abgelegte Eier an. Aus diesen Forschungen ergab sich, daß die Drohnen wirklich aus unbefruchteten Eiern, wie von DZIERZON angegeben wird, entstehen. Während der Eierablage besitzt bekanntlich die Königin in ihrem Receptaculum Sperma, und da sich das Receptaculum entweder öffnet oder schließt, werden die Eier befruchtet oder unbefruchtet abgelegt. PETRUNKEWITSCH hat in zahlreichen Fällen in den aus Arbeiterinnenwachszellen herausgenommenen Eiern das Vorhandensein des Spermatozoons festgestellt, dagegen in den Eiern, welche aus Drohnenzellen stammten, keine Samenzellen gefunden. Damit ist also der Hypothese von DICKEL der Boden entzogen.

Aus allen hier angeführten Literaturangaben geht deutlich her-

vor, daß von allen bisherigen Beobachtungen der Autoren eigentlich keine einzige in wirklich einwandfreier Weise als ausschlaggebender Beweis für den Einfluß äußerer Faktoren auf die Geschlechtsentstehung betrachtet werden könnte. Wir schließen also diese Eventualität aus und wollen jetzt erwägen, ob das Geschlecht erst im Momente der Befruchtung bestimmt ist, oder etwa noch früher in den Geschlechtselementen determiniert wird.

Wir haben im Vorhergehenden die Theorie von DZIERZON besprochen, nach welcher die Geschlechtsdetermination davon abhängig ist, ob das Ei befruchtet ist, oder unbefruchtet sich parthenogenetisch entwickelt. Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse in dieser Beziehung scheint diese Theorie bei den Bienen vollkommen gesichert zu sein. Die Untersuchungen von PETRUNKEWITSCH (89, 90) und PAULCKE <sup>1)</sup> lassen darüber keinen Zweifel mehr. Kein Zweifel besteht also bezüglich der Tatsache selbst, daß sich aus unbefruchteten Eiern Drohnen, aus befruchteten dagegen Weibchen entwickeln. Diese Tatsache schließt aber die allgemeine Theorie nicht aus, daß das Geschlecht in den Sexualelementen determiniert ist. Es hängt hier sehr viel von der Deutung der Tatsachen ab: so hebt z. B. LENHOSSEK (69) hervor, daß zwei Arten von Eiern vorhanden sein können, von denen die einen für ♂ die anderen für ♀ determiniert sind. Es ist ja vielleicht möglich, daß nur die letzteren befruchtet werden können. In diesem Falle wäre das Schicksal des Eies in bezug auf das Geschlecht des künftigen Insektes bereits vor der Befruchtung entschieden. Es wäre ferner denkbar, daß die Geschlechtsdetermination vor der Befruchtung bereits in den Geschlechtselementen vollzogen ist; in Anbetracht dessen aber, daß zwei derartige Kategorien der Sexualelemente produziert werden, könnte in der Tat die Geschlechtsqualität von der Art derjenigen Elemente abhängen, die in dem gegebenen Fall miteinander kopulieren. Wäre also wirklich die Annahme zutreffend, daß bei Bienen das Geschlecht erst durch die Befruchtung entschieden wird, daß also die Befruchtung als kausales Moment der Geschlechts-genese zu betrachten ist, so ist doch ohne weiteres klar, daß diese Theorie eine nur recht begrenzte Bedeutung haben kann. Es wurde von zahlreichen Autoren festgestellt, daß auch in jenen Fällen, in welchen die natürliche Parthenogenese fakultativ stattfindet und gleichzeitig auch die Befruchtung möglich ist, die Theorie von DZIERZON keine Anwendung findet. Außerdem haben wir doch eine ganze Menge von Tiertypen, in welchen keine Parthenogenese stattfindet. Wovon hängt also in diesen Fällen die Ausbildung des Geschlechtes ab?

**c) Prädetermination in Sexualelementen; die Frage nach der Möglichkeit der Umdifferenzierung.**

Wenn wir auf Grund der bisherigen Literaturangaben feststellen, daß die äußeren Entwicklungsbedingungen des Embryos auf die Geschlechtsentstehung ohne jeden Einfluß sind, so muß man sich der Beschaffenheit der Geschlechtselemente zuwenden, resp. zu den inneren Verhältnissen des Organismus, in welchem die Sexualelemente erzeugt werden. Zu

1) Zitiert nach T. MORGAN (77).

Schlüssen in dieser Hinsicht wollte man sowohl auf Grund der Statistik als auch auf Grund experimenteller Forschungen gelangen. An der Hand statistischer Angaben glaubten HOFACKER und SADLER zu dem Schluß berechtigt zu sein, daß von den Eltern der ältere Teil mehr Ausschicht hat, sein Geschlecht auf den Nachkommen zu übertragen als der jüngere; BERNER (5) hat jedoch auf Grund einer sehr umfangreichen Statistik die Unzulänglichkeit dieser Vermutung nachgewiesen (näheres darüber vgl. DELAGE, 18, p. 368 ff.). Auch die experimentellen Untersuchungen, welche in dieser Hinsicht O. SCHULTZE (101) an Mäusen angestellt hat, ergaben überhaupt keine positiven Resultate. Manche Autoren versuchten das Geschlecht beim Menschen mit der Zeit der Begattung in Zusammenhang zu bringen. THURY (111) und FÜRTZ (32) glaubten, daß das Geschlecht davon abhängig ist, ob die Befruchtung des Eies unmittelbar nach der Menstruation oder erst später stattfindet. Auch die Ansichten von DÜSING (21, 22) und HOLLINGSWORTH geben dahin, daß Eier, welche längere Zeit in den weiblichen Geschlechtswegen verbleiben, dadurch abgeschwächt werden, und daß dann das Spermatozoon seine Eigenschaften, in diesem Fall das Geschlecht seines Erzeugers, leichter auf den Deszendenten übertragen kann. Auch das längere oder kürzere Verweilen des Spermatozoons in den männlichen Geschlechtswegen vor der Ejakulation soll hier für die Geschlechtsbestimmung von Bedeutung sein. Diese Hypothesen haben meines Erachtens höchstens den Wert persönlicher Anschauungen der Autoren. Alles was sonst experimentell über den Zusammenhang zwischen dem Abschwächen der Sexualelemente und der Uebertragungsfähigkeit der darin inhärenten Charaktere bekannt ist, spricht gegen diese Anschauungen (vgl. das Kapitel über das Vererbungsproblem).

Von Zeit zu Zeit tauchen in der Literatur Arbeiten auf, nach welchen die Herkunft des Eies vom linken oder rechten Ovarium über das Geschlecht entscheiden soll. Diese Hypothesen haben absolut keine Begründung und keinen Wert. Die Zwillingsgeburten genügen um ihnen den Boden zu entziehen. Außerdem aber wurden von H. D. KING (57) an *Bufo* sehr sorgfältig Versuche durchgeführt, aus denen hervorgeht, daß diese Hypothese unrichtig ist.

Es wurde weiter mit experimentellen Methoden eine ganze Reihe von Experimenten ausgeführt, in welchen die Autoren zu entscheiden suchten, ob die Beeinflussung der elterlichen Organismen in der Zeit der Erzeugung der Geschlechtselemente nicht einen Einfluß auf die Geschlechtsdifferenzierung der Nachkommenschaft ausübt. Wenn man hier positive Resultate erhalten könnte, wäre es nicht zu schwer, auch künstlich die Erzeugung von Männchen oder Weibchen zu veranlassen. Ich habe bereits oben erwähnt, daß man aus statistischen Daten erschließen wollte, ob die bessere Ernährung der Eltern einen Einfluß auf das Geschlecht der Nachkommenschaft hat. Diese Statistik schien dafür zu sprechen, daß in den besser situierten Klassen mehr Mädchen geboren werden, in den schlechter gestellten mehr Knaben-geburten vorkommen. Daraus ist es jedoch nicht möglich mit Sicherheit zu erschließen, welche Faktoren hier wirklich maßgebend sind. Mit vollem Recht wendet T. H. MORGAN (79, 80) bei der Kritik der Theorie von GEDDES und THOMSON (33)<sup>1)</sup>, welche sich auf diese

1) Die Hypothese von GEDDES und THOMSON, deren Voraussetzungen als unzulänglich nachgewiesen worden sind, werde ich hier nicht näher besprechen, ich verweise nur auf das Buch von MORGAN (p. 387 u. 388).

Beobachtungen stützt, ein, daß man sogar bei extremsten Veränderungen der gewöhnlichen Ernährungsverhältnisse nie sicher darauf rechnen kann, daß nur Mädchen, resp. nur Knaben geboren werden. Würde man also wirklich annehmen, daß die Ernährungsverhältnisse der Eltern irgendwelchen Einfluß auf das Geschlecht der Deszendenten ausüben, so muß dieser Faktor nur als fakultativ wirkender betrachtet werden und entzieht sich einer genaueren Analyse.

Von größerer wissenschaftlicher Bedeutung sind die experimentellen Forschungen, welche an verschiedenem tierischen Material vorgenommen wurden. Mit wirklich wissenschaftlicher Exaktheit wurden in neuerer Zeit die Experimente von CUÉNOT (16) ausgeführt. Nachdem er sich überzeugt hatte (vgl. oben p. 543), daß die direkte Beeinflussung der sich entwickelnden Insekten mit reichlicher oder sparsamer Fütterung keinen Einfluß auf die Geschlechtsdifferenzierung ausübt, versuchte er, die Eltern reichlich zu füttern oder sie hungern zu lassen. Er wollte nämlich sehen, ob die unter solchen Umständen produzierten Geschlechtselemente im Laufe der Entwicklung sich als besser disponiert zur Erzeugung von Männchen oder von Weibchen erweisen werden. Die Experimente wurden an *Calliphora vomitoria* geführt. Die Tiere wurden in einer Serie noch im larvalen Stadium hungern gelassen, in einer anderen Serie erst erwachsene Exemplare. Aber die beiden Versuchsserien ergaben vollkommen negative Resultate, auch hier fehlte ein Unterschied in dem Prozentsatz der beiden Geschlechter unter den Deszendenten dieser Versuchstiere.

Auch die neueren Versuche von KELLOG und BELL (55) mit Seidenwürmern, welche in zwei vorhergehenden Generationen anders gefüttert wurden, ergaben keine klaren positiven Resultate. In diesen Versuchen erhielten nämlich in einer Serie die Eltern und Großeltern ein Maximum von Nahrung, in der anderen Serie dagegen wurden diese beiden Generationen nur ganz notdürftig gefüttert. Trotzdem stellte sich heraus, daß der Prozentsatz der männlichen und weiblichen Nachkommen sich durch dieses Vorgehen nicht verändern läßt. Die negativen Erfolge mehrerer Forscher rechtfertigen die in neuerer Zeit eingebürgerte Anschauung, daß durch Einwirkung äußerer Faktoren auf die sich entwickelnden Embryonen und sogar auf die Eltern, welche die Geschlechtselemente bilden, sich die den Geschlechtselementen inhärente Geschlechtsbestimmung nicht verändern läßt. Da erhebt sich jedoch gleich die Frage nach dem Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung und den inneren Faktoren, von denen die Geschlechtsdetermination abhängig ist.

In dieser Hinsicht hat R. HERTWIG (43) durch seine Experimente neues Licht zu bringen gesucht. Er bemerkt über diese Frage, daß nach seiner Meinung das Geschlechtsproblem „kein einheitliches ist, weder in bezug auf die geschlechtsbestimmenden Ursachen noch in bezug auf den Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung“. Von großer Bedeutung ist nämlich in dieser Hinsicht der Umstand, ob das Individuum eine autogene oder eine amphigene Entwicklung einschlägt, d. h., ob ein Organismus oder zwei Organismen den Ausgangspunkt des Entwicklungsprozesses produzieren. Er glaubt allerdings, daß dem befruchteten Ei eine besondere Konstitution zukommt, welche unter gewöhnlichen Bedingungen einen männlichen oder weiblichen

oder einen hermaphroditen Organismus liefern wird. Er hält es aber trotz der bisherigen Untersuchungen noch nicht für ausgemacht, „ob ein für bestimmte Bedingungen der Weiterentwicklung weiblich prädestiniertes Ei nicht durch starke Einflüsse geschlechtlich unbestimmt werden kann“. Was prädestiniert also das Geschlecht und wodurch kann diese einmal erfolgte Bestimmung unbestimmt werden? R. HERTWIG bringt dieses Problem mit der sogenannten „Kernplasmarelation“ (vgl. p. 472 u. 477) der Gameten in Zusammenhang. Die Kernplasmarelation des Gebildes, welches den Ausgangspunkt der morphogenetischen Prozesse bildet, bleibt nicht die ganze Entwicklung hindurch die gleiche, sondern unterliegt periodischen Aenderungen während des Zellebens. Die Kernplasmarelation, welche sich in dem entwicklungs-fähigen Keim feststellen läßt unterliegt denselben Regeln. Nach R. HERTWIG bildet die Kernplasmarelation einen maßgebenden Faktor für die Geschlechts-genese. Sie hängt „von Masse und Beschaffenheit des Kerns und von Masse und Beschaffenheit des Protoplasmas ab. Nun liefert das Ei für den jungen Keim sämtliches Protoplasma und die Hälfte der Kernsubstanz. Somit fällt dem Ei bei der Bestimmung der Kernplasmarelation der Löwenteil zu, indem es von den die Sexualität bestimmenden Faktoren den einen ganz, den anderen zur Hälfte liefert“. Wäre diese Anschauung R. HERTWIGS richtig, so müßte man selbstverständlich erwarten, daß, wenn die Möglichkeit einer künstlichen Veränderung der Kernplasmarelation gegeben wäre, eo ipso auch die „Umbestimmung des Geschlechtes“ dadurch veranlaßt werden könnte. Im Münchener zoologischen Institut wurde auf Veranlassung R. HERTWIGS und unter seiner Leitung eine Anzahl von Arbeiten in dieser Richtung ausgeführt. Der größte Teil dieser Versuche wurde bereits oben besprochen. Hier möchte ich nur eine Arbeit von v. MALSEN (69) erwähnen, welcher durch den Einfluß der Temperatur eine Umstimmung der Determination durchführen wollte. v. MALSEN hat an *Dinophilus apatris* experimentiert. Die Eier dieses Archianneliden sind nämlich dimorphisch, die weiblichen sind bedeutend größer als die männlichen. Die Eier werden in Kokons abgelegt. Ihre Zahl in einem Gelege schwankt je nach den Verhältnissen, in welchen sie abgelegt werden. In einem Gelege werden in der Regel sowohl männliche als auch weibliche Eier gefunden, und zwar beträgt deren Verhältnis 1:2, d. h., es werden (nach KORSCHULT, 61) doppelt so viel Weibchen wie Männchen geboren. v. MALSEN fand, daß sich dieses Verhältnis in Zimmertemperatur etwas günstiger für die Weibchen gestaltete. In den Untersuchungen v. MALSENS wurde darauf geachtet, ob die Temperatur einen Einfluß auf die Eierzahl in einem Gelege ausübt und wie darin das Verhältnis zwischen dem weiblichen und dem männlichen Geschlecht normiert wird. Aus der nachstehenden Tabelle sind die Hauptresultate ersichtlich:

Kultur	Geschlechtsverhältnis ♂:♀	Eier pro Gelege
Zimmer	1:2,4	5,6
Kälte	1:3,5	4,2
Wärme	1:1,7	3,6

v. MALSEN (69) faßt seine Ergebnisse folgendermaßen zusammen: „In der Kälte nimmt die relative Zahl der weiblichen Geburten bedeutend zu. Die Größe der Gelege geht zurück.“ „In der Wärme steigt die Zahl der männlichen Geburten. Die Größe der Gelege geht noch mehr zurück als in der Kälte.“ Daraus lassen sich selbstverständlich noch weitere Schlüsse ableiten, besonders, wenn man beachtet, daß die Eier bereits bei ihrer Ablage geschlechtlich getrennt sind. Diese Faktoren also und in unserem Fall die Temperatur muß noch während der Ovogenese die entsprechenden Zellelemente beeinflussen. Wie geschieht also die Beeinflussung? v. MALSEN weist auf die bereits von KORSCHOLT (61) nachgewiesene Tatsache hin, daß die Eier von *Dinophilus* nicht in einem speziellen Ovarium, sondern im einschichtigen Darmepithel entstehen. Die Eier wandern sodann in einen zwischen dem Magen und Enddarm gelegenen Raum, wachsen hier stark und eine Anzahl von so vergrößerten Ovogonien verschmilzt zu einer morphologischen Einheit. „Der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Eiern liegt offenbar hauptsächlich in der größeren oder geringeren Anzahl verschmelzender Ovogonien.“ Ein größeres Gebilde, wie z. B. das weibliche Ei muß mehr Nährmaterial verbrauchen als das männliche. Das männliche Ei wird sich also demnach nur in jenen Fällen entwickeln, in denen sich der Organismus in schlechten Ernährungsverhältnissen befindet. „Die Ursachen für die verhältnismäßige Zunahme der männlichen Eier in der Wärme ist also nicht diese Wärme selbst, sondern vielmehr Nahrungsmangel, hervorgerufen durch abnorme Steigerung der Geschlechtstätigkeit, gegen welche die Nahrungsproduktion zurückbleibt.“ Sind dagegen die Darmzellen imstande, in kurzer Zeit so viel Nahrung zu liefern als es die plötzlich in großer Zahl auftretenden und miteinander verschmelzenden Ovogonien verlangen, so sind dadurch die Ernährungs- und damit auch die Wachstumsbedingungen geschaffen, welche das Auftreten von weiblichen Eiern begünstigen.

Die inneren Ernährungsverhältnisse werden bei diesen kaltblütigen Tieren durch Temperatur gewissermaßen reguliert und deshalb sieht sich v. MALSEN (69) zu der Behauptung berechtigt: „Hunger bei normaler Temperatur wirkt also wie erhöhte Temperatur bei normaler Ernährung.“

Nach diesen Erörterungen kommt endlich v. MALSEN zu dem folgenden Schluß: „Das Geschlecht der Nachkommen hängt in erster Linie von der Nahrungsaufnahme der sich bildenden Ovocyten im mütterlichen Leibe ab. Die Nahrungsaufnahme aber kann günstig oder ungünstig durch die äußere Temperatur beeinflusst werden.“ v. MALSEN vertritt, wie RICHARD HERTWIG, die Ansicht, daß die Verschiedenheit des Geschlechtes auf eine Veränderung der Kernplasmarelation zurückgeführt werden kann, da das Massenverhältnis zwischen dem Kern und dem Protoplasma in den großen weiblichen und kleinen männlichen Eiern sich ganz anders darstellt: der Kern ist in den beiden Eierarten von derselben Größe, das Protoplasma dagegen hat ein anderes Volumen. Da die Größe der Eier von den Ernährungsverhältnissen abhängt, so stimmt v. MALSEN mit R. HERTWIG darin überein<sup>1)</sup>, daß die Kernplasmarelation wenigstens indirekt von der Ernährung beeinflusst werden muß.

1) Die Meinungsverschiedenheit zwischen R. HERTWIG und v. MALSEN in der Interpretation der oben besprochenen Versuchsergebnisse besteht nur darin, daß

R. HERTWIG (43) selbst hat Experimente an Fröschen angestellt, um sich von der Richtigkeit seiner Hypothese zu überzeugen. Er hat die Befruchtung der Eier von verschiedenem Reifegrad unternommen und die Geschlechtsdifferenzierung der betreffenden Kulturen im Laufe der Entwicklung beobachtet. Daraus ergab sich das Resultat, daß die Befruchtung frühreifer und überreifer Eier einen wesentlichen Ueber-schuß an männlichen Individuen gegenüber dem Geschlechtsverhältnis normal abgelegter Eier veranlaßte. Daraus zog nun HERTWIG den Schluß, „daß das Ei im Laufe seiner Entwicklung seinen Sexualitätscharakter ändert, im frühreifen Zustand männlich ist, auf dem Optimum seiner Entwicklung zum weiblichen Geschlecht tendiert und schließlich bei Ueberreife wieder männlich wird“. Er hat auch die Eier eines und desselben Weibchens mit dem Sperma von verschiedenen Männchen befruchtet, und die von HERTWIG angeführte Tabelle ergab, „daß die Spermatozoen auf die Entwicklung und sexuelle Differenzierung der Geschlechtsdrüse einen sehr energischen Einfluß ausüben“ (p. 69).

Dieser Forscher vertritt also die Ansicht, daß die „geschlechtsbestimmenden Substanzen“ sowohl im Ei als auch im Spermatozoon enthalten sind, und das Geschlecht erst nach der Vereinigung beider Geschlechtselemente durch Addition der weiblichen und der männlichen geschlechtsbildenden Substanzen bestimmt wird. In letzter Instanz wurzelt nach HERTWIG, wie ich oben erwähnt habe, die Geschlechtsdeterminierung in dem Massenverhältnis der Kernsubstanz zur Plasmasubstanz.

Ich bin weit davon entfernt, diese von R. HERTWIG ausgesprochene These zu bestreiten; ich muß hier jedoch hervorheben, daß in den Experimenten R. HERTWIGS wie auch seiner Schüler bisher keine zwingenden Gründe für die Hypothese angegeben wurden. Solange z. B. nicht bewiesen ist, daß die Kernplasmarelation der frühreifen und überreifen Eier einerseits von demjenigen der normal abgelegten Eier sich unterscheidet, daß andererseits der Differenzierung des bestimmten Geschlechtes ein bestimmter Reifezustand entspricht, können die Versuchsergebnisse HERTWIGS nicht als Beweis für den kausalen Zusammenhang zwischen der Geschlechtsdeterminierung und der nach der Befruchtung ausgebildeten Kernplasmarelation in dem betreffenden Keime betrachtet werden. Neuerlich hat auch WOLTERECK (131a) gewichtige Einwände gegen die HERTWIGSchen Ansichten erhoben.

Auch die Arbeiten von HERTWIGS Schülern, und zwar die Arbeit von v. MALSEN (69) und ISSAKOWITSCH (45—47) (vgl. p. 540), welche ebenfalls den Zusammenhang zwischen Geschlechts-genese und den die Kernplasmarelation regulierenden Faktoren hervorheben, wurden in einer Abhandlung von T. H. MORGAN (78) kritisiert. Dieser Verfasser weist diesbezüglich darauf hin, daß die Resultate v. MALSENS nicht eindeutig sind. Nach seiner Ansicht erscheint auf Grund dieser Versuche der Schluß nicht berechtigt, daß die Nahrung den ausschlaggebenden Faktor in der Geschlechtsdeterminierung bilde; man könne auf Grund dieser Versuchsergebnisse nur zu dem Schluß gelangen, daß besser ernährte Individuen befähigt sind, eine größere Anzahl von weiblichen Eiern zu liefern, als diejenigen, welche hungern gelassen

---

HERTWIG eine direkte Beeinflussung der Geschlechtselemente resp. ihrer Kernplasmarelation annimmt, dagegen v. MALSEN glaubt, daß diese Beeinflussung nur durch Veränderung der Nahrungsverhältnisse stattfindet.

werden<sup>1)</sup>. Dieser Schluß stimmt sonst mit den Versuchsergebnissen T. H. MORGANS selbst, welcher seine Beobachtungen an *Phylloxera* angestellt hat. Er ist der Meinung, daß wir auch aus der Genese der weiblichen und männlichen Eier sehr wenig über Geschlechtsdetermination erschließen können. Wir haben doch kein Kriterium, um zu entscheiden, ob ein großes Ei von *Dinophilus apatris* deshalb weiblichen Charakter gewonnen hat, weil viele Zellen zu einem morphologischen Gebilde verschmolzen sind, oder ob dieser weibliche Charakter schon früher das betreffende Element kennzeichnete, und ob vielleicht eben den weiblichen Elementen die große Absorptionsfähigkeit zukommt. MORGAN (78) hebt ein schwerwiegendes Argument hervor, welches diese Hypothese zu stützen vermag. Er sagt nämlich, daß, wenn die Geschlechtsbestimmung von der Anzahl der verschmelzenden Ovocyten abhängig wäre, man bezüglich der Volumina von Eiern nicht nur zwei Typen erwarten dürfte, sondern eigentlich eine ganze abgestufte Serie von Eigrößen postuliert werden sollte. Da wir jedoch nur zwei Typen von Eiern bei diesem Tier finden, so muß man die Absorptionsfähigkeit in den Eiern als etwas Inhärentes, etwas Primäres betrachten, wodurch sowohl das Volumen des Eies als auch sein Schicksal bezüglich der Geschlechtsart determiniert wird. In Anbetracht dessen darf man das Geschlecht nicht als einen Charakter betrachten, der durch äußere Faktoren bestimmt wird, sondern als ein Merkmal, welches von inneren Faktoren determiniert wird. Diese Anschauung MORGANS halte ich für vollkommen berechtigt. Es scheint mir weiter von Bedeutung zu sein, daß diese Volumendifferenz zwischen den weiblichen und den männlichen Eiern im Fall von ISSAKOWITSCH nicht von dem Wachstum der Eier, sondern von der Anzahl der an der Verschmelzung teilnehmenden Elemente abhängt. Wäre dieses große Volumen der weiblichen Eier auf das Wachstum, welches durch Assimilationsfähigkeit bedingt ist, zurückzuführen, so könnte man mit größerer Berechtigung vermuten, daß eine bessere Ernährung das Wachstum fördert. Zu der Behauptung jedoch, daß die bessere Ernährung mehrere Ovocyten zur Verschmelzung bringt, ist kein Grund gegeben.

Auch die Experimente von HERTWIG selbst wurden von E. B. WILSON (126) in neuerer Zeit einer Kritik unterzogen. Auf Grund kritischer Erwägung kommt WILSON zu dem Schluß, daß die Experimente von HERTWIG und seinen Schülern die Annahme der Geschlechtsdetermination von der Kernplasmarelation gar nicht rechtfertigen.

Wir sehen also aus allen diesen Erörterungen, daß die bisherigen Untersuchungen weder für den Einfluß der äußeren Faktoren auf die Geschlechtsdetermination, noch für die Abhängigkeit der Sexualdifferenzierung von dem quantitativen Massenverhältnis von Kern- und Plasma substanz in den entwicklungsfähigen Zygoten überzeugende Argumente erbracht haben. Wenn man aber in der neueren Literatur Umschau hält, so gewinnt man den Eindruck, daß die Mehrzahl der Versuchsergebnisse für die Determinierung des Geschlechtes in den sexuellen Elementen zu

1) „This would mean not that sex is determined by the nutrition of the parent but only that a well-nourished parent can produced more female eggs than one that is starved“. (MORGAN, 78, p. 322.)

sprechen scheinen. Es soll das nicht so verstanden werden, daß die Geschlechtsdeterminierung stets bei allen lebenden Organismen z. B. nur vom Ei abhängig ist oder aber nur vom Spermatozoon bestimmt wird; dagegen werden wir bald aus dem Bericht über die neueren Forschungen ersehen, daß oft erst im Befruchtungsmoment die Geschlechtsbestimmung entschieden wird. Diese letzte Auffassung erinnert an die soeben besprochene Anschauung R. HERTWIGS; wenn jedoch dieser Autor die Meinung vertritt, daß die quantitativen Verhältnisse zwischen der Kern- und Plasmamasse in den Zygoten ausschlaggebend sind, überzeugen uns die neueren Arbeiten, daß die qualitative Beschaffenheit der Geschlechtselemente hier entscheidend ist.

Zu der in Rede stehenden Kategorie der Versuche können auch die neuen Experimente von H. D. KING (57) gerechnet werden. Die Verfasserin wollte nämlich versuchen, ob man durch den Einfluß äußerer Faktoren, welche vor oder während der Befruchtung auf die Geschlechtselemente wirken, eine gewisse Umdifferenzierung ihrer Tendenz hinsichtlich der Geschlechts-genese nicht veranlassen könnte. Sie hat an Amphibien namentlich an *Bufo* experimentiert. Der Einfluß von Alkohol auf die Eier von *Bufo*, die Besamung mit Sperma von verschiedenen Männchenexemplaren, von linken oder rechten Hoden resp. Bläschen hat auf den Prozentsatz der beiden Geschlechter keinen Einfluß. Dagegen hat KING (57) bei den Versuchen mit Wasserabsorption während der Befruchtung bessere Resultate erzielt und kommt auf Grund ihrer Versuche zu dem Schlusse, daß das Geschlecht im Ei prädeterminiert ist, und daß es durch die relative Quantität des Wassers während der Befruchtung bedingt ist, resp. durch Veränderung dieser Quantität gewissermaßen umdifferenziert werden kann.

Die Mortalität in den Versuchen macht das Bild der Resultate nicht vollkommen eindeutig.

Von größerer Bedeutung scheint mir noch für unser Problem die schöne ausführliche Arbeit von KUSCHAKEWITSCH (63) zu sein, welcher eigentlich in dem sich auf die Geschlechts-genese beziehenden Teil die Ideen von R. HERTWIG weitergeführt hat. Er hat zuerst das Kriterium des Geschlechtes bei Larven von *Rana esculenta* morphologisch festgestellt und suchte sodann mit Hilfe der HERTWIGSchen Methode (vgl. p. 551) auf die Entwicklung des Geschlechtes einzuwirken. Er hat nämlich künstlich die überreifen Eier befruchtet. Notiert man die Zeit der normalen Befruchtung, und nimmt in aufeinander folgenden Zeitabständen die künstliche Befruchtung vor, so kann dadurch auch der Grad der Ueberreife quantitativ bestimmt werden. Der Prozentsatz der Männchen bei normaler Befruchtung betrug in seinen Versuchen 53. Wurde dagegen die künstliche Befruchtung 89 Stunden später vorgenommen, so hat KUSCHAKEWITSCH 100 Proz. Männchen aus der Kultur bekommen. Daraus schließt der Verfasser, „daß die Sexualitätsverhältnisse von dem Reifegrad der Eier in hohem Maße abhängig sind, und daß eine genügende Ueberreife der Eier zur Bildung von rein männlichen Kulturen führt“. Die schönen Resultate von KUSCHAKEWITSCH können vorläufig noch nicht sehr verallgemeinert werden, und entsprechende Experimente müßten noch an anderem Material fortgesetzt werden, und zwar auch in der Richtung, ob sich diese Resultate durch das HERTWIGSche Prinzip der Kernplasma-relation wirklich erklären lassen.

Diese Ergebnisse widersprechen sonst nicht den heutzutage fast

allgemein angenommenem Prinzip, daß das Geschlecht in den Sexual-elementen prädestiniert ist. Sie sprechen aber dafür, daß sich diese Prädestination in der Reifezeit der Eier ändern kann, daß also hier eine gewisse Umdifferenzierung möglich ist.

Die weitere Stütze für die Hypothese, daß das Geschlecht bereits in den Geschlechtselementen determiniert ist, bildete auch die Beobachtung, daß die sogenannten eineiigen Zwillinge<sup>1)</sup> immer von gleichem Geschlecht sind. Bekanntlich ist die embryonale Entwicklung solcher Zwillingindividuen dadurch charakterisiert, daß sie sich in einem Chorion entwickeln und eine gemeinsame Placenta besitzen. Solche monochoriale Gebilde sind immer von gleichem Geschlecht. Aus dieser Beobachtung wurde der Schluß gezogen, daß das Geschlecht im Ei bereits determiniert ist und, unabhängig von der Natur der Spermatozoen, welche ein solches zweikeimiges Ei befruchten, immer dasselbe Geschlecht aus solchen Keimen resultieren wird. Dieser Anschauung, daß die monochorialen Zwillinge aus einem Ei entstehen, trat vor einigen Jahren A. ROSNER (94, 95) entgegen. Er führte seine Untersuchungen an *Dasypus* durch, dessen Weibchen bekanntlich mehrere Junge gebiert, und zwar sind diese stets monochorial und von demselben Geschlecht. Er untersuchte die Eierstöcke von *Dasypus* und stellte dabei fest, daß dort mehrere Follikel miteinander verschmelzen und daß so die mehreiigen Follikel gebildet werden. Die Anzahl der Eier entspricht nach ROSNER ungefähr der Zahl der in einem Wurf vorgefundenen Weibchen. Daraus wäre zu schließen, daß den Mehrgeburten bei *Dasypus* die Befruchtung von mehreren Eiern, die aus dem geplatzen mehreiigen Follikel herkommen, zugrunde liegt. Würde sich aber die Angabe A. ROSNERS (95) auch bestätigen, so schließt sie doch absolut nicht die Hypothese aus, daß das gleiche Geschlecht bei monochorialen Zwillingen auf die entsprechende Determination des Geschlechtes im Ei zurückzuführen ist: Diese Determination müßte nur von den Entwicklungsverhältnissen im Eierstock abhängig sein. Würde diese Entwicklung in einem größeren gemeinsamen Follikel verlaufen, so müßten auch die Entwicklungsbedingungen die gleichen sein und so werden alle Eier desselben Follikels in gleicher Richtung disponiert<sup>2)</sup>.

Nimmt man jedoch mit den meisten Gynäkologen an, daß die monochorialen Zwillinge sich aus einem Ei entwickeln, wofür auch die neuen Arbeiten von FERNANDEZ (28) und NEWMAN und PETERSON (81) sprechen, so berechtigt das noch nicht zu der Behauptung, daß das Geschlecht einzig und allein vom Ei, nicht aber vom Spermatozoon abhängig ist. Man muß doch auch mit der Möglichkeit rechnen, daß diese Zwillinge durch monosperme Befruchtung eines Eies entstehen und daß erst in den ersten Entwicklungsphasen die Spaltung des Keimes stattgefunden hat. In diesem Fall kann aus dem Geschlecht der eineiigen Zwillinge gar nichts auf den Einfluß des Spermatozoons geschlossen werden.

Wenn man jedoch berücksichtigt, daß die mehreiigen Zwillinge von verschiedenem, dagegen die eineiigen von gleichem Geschlechte sind, so erscheint mir ein Schluß gewissermaßen gesichert, daß näm-

1) Vgl. dazu die Monographie von SCHWALBE: Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere, II. Teil.

2) ROSNER deutet seine Experimente hinsichtlich der Geschlechts-genese anders.

lich das Geschlecht bei diesen Tieren von der Beschaffenheit der Geschlechtselemente abhängig ist. Diese Beobachtungen erlauben aber keine Schlüsse hinsichtlich des Zeitmomentes, in welchem über das Geschlecht entschieden wird. Wir können nämlich nicht wissen, ob dies vor, während oder nach der Befruchtung geschieht. Sicher ist nur, daß die Entscheidung vor der Teilung des Keimes stattfindet.

Neuere zelluläre Forschungen haben in letzter Zeit zahlreiche neue Tatsachen zutage gefördert, welche diese Auffassung des Zusammenhanges der Geschlechtsdifferenzierung mit der qualitativen Beschaffenheit der Sexualelemente vollauf zu bestätigen scheinen.

Sehr wichtige Resultate sind auf dem Gebiete der Botanik in dieser Richtung gewonnen worden. Wir verdanken sie den geistvoll durchgeführten Versuchen von CORRENS (15). Dieser für die Zeugungslehre der Pflanzen so bewährte Forscher hat mit Fug und Recht als ausgemacht angenommen, daß die Außenwelt unmittelbar keinen Einfluß auf die Geschlechtsdifferenzierung hat. Es handelt sich in Anbetracht dessen 1) um den definitiven Beweis, ob den Geschlechtselementen die Tendenz zur Ausbildung des männlichen oder des weiblichen Geschlechtes wirklich innewohnt, 2) um die Bestimmung des Zeitpunktes, in welchem die Entscheidung über das Geschlecht des Individuums stattfindet.

Zur Entscheidung der obigen Fragen hat CORRENS (15) zu seinen Experimenten die in geschlechtlicher Beziehung verschieden beschaffenen Pflanzenarten verwendet. Bekanntlich finden wir bei den sich durch geschlechtliche Fortpflanzung auszeichnenden Pflanzen einzelne Kategorien, und zwar können die Individuen eingeschlechtlich sein, wenn neben rein weiblichen rein männliche Exemplare bestehen. Solche Formen nennen wir zweihäusig oder diöcisch. Demgegenüber bezeichnen wir diejenigen Pflanzen als monöcisch oder einhäusig, in welchen die weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane auf verschiedene Blüten verteilt sind; diese befinden sich jedoch auf einem Pflanzenexemplar. Dagegen zwitterig oder hermaphroditisch nennen wir diejenigen Pflanzen, in welchen die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente sich in einer Blüte und also auf derselben Pflanze befinden.

Bei der Erwägung der Frage, ob den Geschlechtselementen die Tendenz zur Ausbildung des männlichen oder des weiblichen Geschlechtes innewohnt, liegt den Versuchen von CORRENS folgende Idee zugrunde: Sowohl die der Befruchtung bedürftige Eizelle **A** einer zweihäusigen (diöcischen) Art, als auch eine männliche Keimzelle **B** haben uns unbekannte Geschlechtstendenzen, die wir ermitteln wollen. Bekannt ist dagegen das Geschlecht des Nachkommens, welches als Effekt der realisierten Geschlechtstendenzen beider Keimzellen betrachtet werden könnte. Bezeichnen wir demnach die unbekannte Geschlechtstendenz der Keimzelle **A** mit  $x$ , diejenige der Keimzelle **B** mit  $y$ , das bestimmbare Geschlecht des Nachkommens mit  $t$ , so bekommen wir eine Gleichung mit zwei Unbekannten

$$x + y = t$$

„Gelingt es, an die Stelle von  $x$  eine bekannte Größe zu setzen, so läßt sich  $y$  ermitteln, und ebenso ist  $x$  bestimmbar, sobald an Stelle von  $y$  eine bekannte Größe tritt“. Nun ist es CORRENS (15) gelungen, diese bekannte Größe in den Keimzellen einer einhäusigen (monöcischen) und zwitterigen Pflanze zu finden.

Den Weg zur Feststellung dieser Tatsache haben die Versuchsergebnisse mit Kreuzungen ergeben. Um zu entscheiden, was für eine Tendenz die Keimzellen der einhäusigen Pflanzen besitzen, muß eine einhäusige mit einer zweihäusigen Pflanze gekreuzt und der Effekt dieser Kreuzung untersucht werden. Hier stützt sich CORRENS auf Experimente von GERMAIN DE SAINT PIERRE vom Jahre 1864. Dieser Forscher hat die Kreuzung zwischen zwei Kürbisgewächsen der einhäusigen *Lagenaria vulgaris* und dem zweihäusigen *Sphaerosicyos sphaericus* durchgeführt. Der Bastard hat sich als *Lagenaria vulgaris* einhäusig herausgestellt. Nun fragt man, woher diese Eigenschaft herkommt. Vom *Sphaerosicyos* kann sie ja nicht herrühren, da diese Pflanze zweihäusig war, und da sie von einem von den Eltern abhängen muß, so unterliegt es keinem Zweifel, daß sie durch das Geschlechtselement von *Lagenaria* auf den Nachkommen übertragen worden ist. Es ist damit der Beweis erbracht, daß den Sexualelementen der einhäusigen Pflanzen die Tendenz zukommt, den Charakter der Einhäusigkeit auf die Nachkommenschaft zu übertragen.

Dasselbe Resultat haben auch die Versuche, die CORRENS selbst an *Brionia alba* und *Brionia dioica* angestellt hat, ergeben.

Die zwittrigen Pflanzen haben ebenfalls die Eigentümlichkeit, die Tendenz der Eingeschlechtlichkeit in ihren Elementen zu enthalten. Den Beweis dafür liefert wieder ein Kreuzungsversuch. Der Bastard von der zwittrigen *Silene viscosa* und dem zweihäusigen *Melandrium album* ist dem zwittrigen Zustande sehr stark genähert. Es unterliegt wieder keinem Zweifel, daß dieses Resultat der dem Geschlechtselement von *Silene* innewohnenden Tendenz zuzuschreiben ist.

Auf Grund dieser und anderer Kreuzungsversuche ist es CORRENS gelungen, eine sehr wichtige Tatsache festzustellen und zwar: „Alle Keimzellen einer zwittrigen Pflanze haben die gleiche Tendenz, wieder zu zwittrigen Pflanzen zu werden, mögen sie in Staubgefäßen oder Fruchtblättern gebildet sein, und alle Keimzellen einer einhäusigen (monöcischen) Pflanze haben ebenfalls die gleiche Tendenz, wieder zu einhäusigen Pflanzen zu werden, gleichgültig ob sie in männlichen oder weiblichen Blüten gebildet wurden.“ Bei zwittrigen und einhäusigen Pflanzen ist also die Tendenz der Keimzellen bekannt. Diese Tatsache ist von prinzipieller Bedeutung für das Geschlechtsproblem. Dieses Material, also die Keimzellen der einhäusigen und zwittrigen Pflanzen, kann demnach zur Lösung der oben angeführten Gleichung verwendet werden.

Die Methode wurde von CORRENS (15) folgendermaßen realisiert. Die Keimzellen der monöcischen Pflanzen, deren Geschlechtstendenz bekannt ist, wurden mit den Geschlechtselementen diöcischer Pflanzen, deren Geschlechtstendenz in den Keimzellen ermittelt werden sollte, gekreuzt. Das Geschlecht des Nachkommens kann selbstverständlich bestimmt werden: wir haben also bei Anwendung dieser Methode die Gleichung mit einer Unbekannten. Die Experimente, die ich hier leider nicht näher schildern kann, da ich mich nur auf das wichtigste Prinzip der Versuche beschränken muß, bestanden in den Kreuzungen zwischen verschiedenen *Brionia*-Arten, sodann wurden diese Versuche auch auf andere Pflanzen wie *Silene*, *Melandrium* u. a. ausgedehnt. Die zur Kreuzung verwendeten Pflanzen wurden stets so gewählt, daß die Tendenz eines von den Eltern bekannt war; das ließ sich so durchführen, daß stets eines von den Eltern monöcisch oder zwittrig war.

Diese Versuche<sup>1)</sup> haben für das Problem der Geschlechtsdetermination sehr bedeutsame Resultate ergeben und zwar geht aus den Versuchsergebnissen folgendes hervor:

„1) daß die Keimzellen schon progam (vor dem Befruchtungsprozeß) eine bestimmte Geschlechtstendenz haben, und zwar alle weiblichen wieder weibliche Nachkommen zu geben, die männlichen dagegen nur zur Hälfte solche, die zu Männchen werden, zur Hälfte weiblich,

2) daß die endgültige Entscheidung über das Geschlecht jedes Nachkommen erst bei dem Zusammentritt der Keimzellen (also syngam) bei der Befruchtung fällt, und

3) daß beim Zusammentreffen von Keimzellen mit ungleicher Tendenz die männliche die Oberhand gewinnt, so daß dann der Nachkomme stets ein Männchen wird.“

Aus allen diesen drei sehr wichtigen Schlüssen geht auch hervor, daß die Genese des Geschlechtes von der Disposition der Geschlechtszellen abhängt, und zwar entscheidet darüber bei den Pflanzen das männliche Geschlechtselement.

Diese so wichtige Entdeckung von CORRENS harmoniert sehr gut mit dem, was die neueren zellulären Forschungen in der Zoologie auf diesem Gebiete ergeben haben. Um diese Arbeitsrichtung verständlich zu machen, müssen einige Bemerkungen über die moderne Richtung der zytologischen Forschungen vorausgeschickt werden. Aus zahlreichen Literaturangaben, welche sich sowohl auf deskriptive als auch experimentelle Untersuchungsergebnisse gründen, wurde die Vermutung abgeleitet, daß die während jeder karyokinetischen Kernteilung in der Zelle wahrnehmbaren chromatischen Segmente, welche wir als Chromosomen bezeichnen, innig mit dem Gestaltungsgeschehen verbunden sind. Diese Anschauung, die wir noch später näher besprechen werden, verdankt ihre Verallgemeinerung den Forschungsergebnissen von STRASBURGER, O. HERTWIG, BOVERI, WILSON u. a. Es ist aus der elementaren Zellenlehre allgemein bekannt, daß die Chromosomen in allen Zellen derselben Tier- resp. Pflanzenart in derselben Anzahl auftreten. Es wurde bis in die jüngste Zeit fast allgemein angenommen, daß alle diese Chromosomen von gleicher Gestalt sind, so daß sie den Eindruck vollkommen gleichartiger Gebilde machen. In neuerer Zeit bei gründlicherer Untersuchung der zellulären Strukturdetails, bei Anwendung der modernen mikroskopischen Technik hat man sich jedoch überzeugt, daß diese Behauptung in sehr vielen Fällen nicht zutreffend ist.

1) Näheres über die Ausführung und Deutung dieser Experimente vgl. in CORRENS, (15) sehr klar und leicht verständlich geschriebener Arbeit. Ich möchte hier aber auch auf die wichtige Arbeit von STRASBURGER (110) hinweisen, welcher das Geschlechtsproblem aus anderem Gesichtspunkte erwägt. Die Erwägungen von STRASBURGER über das Geschlechtsproblem stehen mit den oben besprochenen CORRENS'schen Versuchsergebnissen in gewissem Zusammenhang. STRASBURGER vertritt aber die Meinung, daß eine richtige Würdigung des Geschlechtsproblems nur auf phylogenetischer Grundlage sich gewinnen läßt. Auf Grund von Erörterungen phylogenetischer Natur kommt er zu der Ueberzeugung, daß die sexuellen Scheidungen an die Reduktionsteilungen in den Pollenmutterzellen geknüpft sind. CORRENS hat angenommen, daß dabei eine Scheidung in männliche und weibliche Tendenz sich vollzieht. Dagegen nimmt STRASBURGER an, daß in den Pollenmutterzellen sich nur eine Scheidung in eine stärkere und eine schwächere männliche Tendenz vollzieht, von welchen die stärkere die Weiblichkeit der Eier unterdrückt, die schwächere von der Weiblichkeit der Eier unterdrückt wird.

Von größter Bedeutung ist in dieser Hinsicht die Beobachtung HENKINGS (41), welcher in den Karyokinesen der Spermatogenese der Feuerwanze, *Phyrocoris*, außer gleichartig gestalteten Chromosomen noch ein akzessorisches Chromosom (Heterochromosom anderer Autoren) in einem Teil der Spermatozoen festgestellt hat. Die Bedeutung dieser Tatsache wurde jedoch erst später gebührend gewürdigt. Im Jahre 1902 entwickelte MC CLUNG (68) die Hypothese, daß diesem akzessorischen Chromosom die Bedeutung eines geschlechtsdeterminierenden Faktors zukommt. Er sprach nämlich die Vermutung aus, daß diejenigen Eier, welche mit dem den akzessorischen Chromosom enthaltenen Spermatozoon befruchtet sind, Männchen ergeben, während sich die mit anderen Samenfäden befruchteten Eier zu Weibchen differenzieren. Es leuchtet ein, daß diese Hypothese sich auf eine Vermutung stützt, daß die Zellelemente der Männchen, welche sich aus dem mehr Chromosomen nach der Befruchtung enthaltenden Ei entwickelt haben, auch mehr Chromosomen in ihren Karyokinesen aufweisen müssen. Die Beobachtungen von SUTTON (110) schienen diese Hypothese zu bestätigen, da der genannte Autor bei *Brachystola* 23 Chromosomen in den Spermatozoen, dagegen in den Oogonien und Follikelzellen 22 Chromosomen gesehen hat. Die weiteren Beobachtungen von MONTGOMERY (75) bei *Anasa*, von GROSS (37) bei *Syromastes* und von WALLACE (115) bei Spinnen sprachen jedoch gegen die Richtigkeit der MC CLUNGSchen Hypothese. GROSS und WALLACE haben in den männlichen Geschlechtszellen zwei sich durch Chromosomenanzahl unterscheidende Arten von Spermatozoen festgestellt, sind jedoch auf Grund ihrer Forschungen zu der Ueberzeugung gelangt, daß sich nur einer von diesen Typen an dem Befruchtungsvorgang beteiligt.

Erst E. B. WILSON (124, 125, 127—130) gebührt das dauernde Verdienst, positiv nachgewiesen zu haben, daß die Elemente der beiden Geschlechter sich wirklich durch verschiedene Anzahl von Chromosomen unterscheiden. In einer Reihe von gründlichen Arbeiten, in denen mehrere Arten von Hemipteren (*Anasa*, *Alydus*, *Harmostes*, *Protenor*) untersucht wurden, führte WILSON den definitiven Beweis, daß die Hypothesen von MC CLUNG (68) berechtigt ist. Zwei Arten von Spermatozoen, die sich in der Chromosomenanzahl voneinander unterscheiden, wurden wirklich von ihm festgestellt und außerdem gelang es ihm den Beweis zu erbringen, daß diese beiden Spermatozoenarten wirklich befruchtungsfähig sind. Alle Eier besitzen die gleiche Chromosomenanzahl, und entwickeln sich, je nachdem sie durch die eine oder die andere Spermatozoenart befruchtet werden, zu Männchen oder zu Weibchen. Versuchen wir das Gesagte noch besser zu veranschaulichen, indem wir annehmen, daß die Oogonien  $n$  Chromosomen besitzen; dann wird das reife Ei (nach erfolgter Chromosomenreduktion)  $\frac{n}{2}$  Chromosomen enthalten. Die Beobachtungen WILSONS zeigen zwei Typen von Spermatozoen. Das eine enthält  $n$  Chromosomen, das andere  $n-1$ , es fehlt nämlich das akzessorische Chromosom. Nun kommt es zu der Befruchtung der Eier durch Spermatozoen von beiden Arten, also:

Das Ei, welches  $\frac{n}{2}$  Chromosomen enthält, befruchtet durch Spermatozoen  $\frac{n}{2}$  ergibt Weibchen mit  $n$  Chromosomen.

Das Ei, welches  $\frac{n}{2}$  Chromosomen enthält, befruchtet durch Spermatozoen  $\frac{n}{2}-1$  ergibt Männchen, welche  $n-1$  Chromosomen enthalten werden.

WILSON hat noch einen anderen Typus beobachtet: bei *Lygaeus*, *Euschistus*, *Coenus* und *Podisus* hat er einen anderen Dimorphismus von Spermatozoen festgestellt. Die Spermatozoen unterscheiden sich zwar nicht durch eine verschiedene Chromosomenanzahl, sind jedoch durch die sogenannten Idiochromosomen voneinander unterscheidbar. Die eine Hälfte der Spermatozoen enthält nämlich ein großes, die andere ein kleines Idiochromosom. Nun hat WILSON nachgewiesen, daß diejenigen Eier, welche durch Spermatozoen mit großen Idiochromosomen befruchtet werden, sich zu Weibchen, dagegen die durch Spermatozoen mit kleinen Chromosomen befruchteten Eier zu Männchen entwickeln.

Diese Tatsache wurde gleichzeitig und voneinander unabhängig von E. WILSON und von N. M. STEVENS (108—108b) bei ihren Untersuchungen an *Tenebrio* beobachtet, so daß die Resultate von WILSON in dieser Beziehung absolut sicher sind.

Wenn wir mit  $n$  die Zahl der Chromosomen in den Zellen, mit  $I$  das große, mit  $i$  das kleine Idiochromosom bezeichnen, so wird die Geschlechtsbestimmung bei diesem Typus sich folgendermaßen formulieren lassen:

Das Ei, dessen Kern  $\frac{n}{2}$  Chromosomen (einschließlich  $I$ ) enthält, + Spermatozoon, dessen Kern  $\frac{n}{2}$  Chromosomen (einschließlich  $I$ ) enthält, = Zygot, dessen Kern  $n$  Chromosomen (einschließlich  $II$ ) enthält, und der sich zum Weibchen entwickelt.

Das Ei, dessen Kern  $\frac{n}{2}$  Chromosomen (einschließlich  $I$ ) enthält, + Spermatozoon, dessen Kern  $\frac{n}{2}$  Chromosomen (einschließlich  $i$ ) enthält, = Zygot, dessen Kern  $n$  Chromosomen (einschließlich  $Ii$ ) enthält und der sich zum Männchen entwickelt.

Endlich hat WILSON in einem dritten Typus, welcher seinen Vertreter in *Nazara* hat, in gewöhnlichen Mitosestadien keinen Unterschied in der Zahl und dem Volumen der Chromosomen beobachtet, er hat sich jedoch überzeugt, daß in gewissen Spermatogenesestadien (Synapsis) sich doch ein Unterschied in einem Chromosomenpaar geltend macht und zwar durch die Chromosomen der Spermatozoen bestimmt ist. Dieser Typus wird sich wieder durch die Formel veranschaulichen lassen:

Das Ei mit  $\frac{n}{2}$  + Spermatozoon mit  $\frac{n}{2}$  Chromosomen ergeben Männchen oder Weibchen von  $n$  Chromosomen in den Zellen, in beiden Fällen werden in den Zellen zwei gleich große Idiochromosomen enthalten sein.

Die Beobachtungen von STEVENS (108c) über Spermatogonien von *Diabrotica vittata*, *soror* und *12-punctata* (Fig. 56), wie auch die spermatogenetischen Studien von BORING haben die Ergebnisse der WILSON'schen Untersuchungen bestätigt und erweitert. Die hier beschriebenen Fälle scheinen alle dafür zu sprechen, daß es gerade die Samenzellen

sind, welche über das Geschlecht der nächsten Generation entscheiden. Manche Beobachtungen widersprechen dieser Behauptung nur scheinbar, die anderen dagegen beweisen in der Tat, daß bei gewissen Tiergruppen die Geschlechtsbestimmung durch das weibliche Element zustande kommt. Zu der ersten Gruppe von Erscheinungen, welche nur scheinbar dem Einfluß des Spermatozoons auf die Geschlechtsentscheidung widersprechen, gehört der Generationszyklus bei Blattläusen.

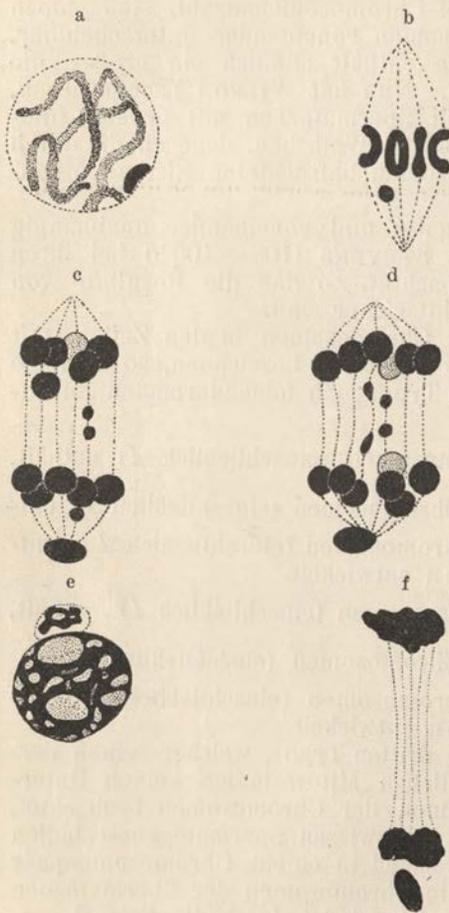


Fig. 56. Die akzessorischen Chromosomen bei den sukzessiv aufeinander folgenden Mitosestadien der spermatogenetischen Zellen von: a, b *Diabrotica vittata*; c, d *Diabrotica 12-punctata*; e, f *Diabrotica soror*. Nach N. M. STEVENS (108c).

BOVERI (11) hat darauf hingewiesen, und dasselbe geht auch aus den Arbeiten von T. H. MORGAN (78) und W. B. v. BAEHR (1) hervor, daß der Generationszyklus der Aphiden scheinbar nicht vom Spermatozoon abhängig ist. Die Blattläuse vermehren sich bekanntlich viele Generationen hindurch parthenogenetisch, und erst nach mehreren ausschließlich weiblichen Generationen kommt eine, welche befruchtungsbedürftige Weibchen und Männchen erzeugt. Aus den befruchteten Eiern entwickeln sich ausschließlich Weibchen. Nun bemerkt BOVERI mit Recht, daß man eigentlich etwas anderes hier erwarten könnte. Wenn nämlich die Insektenmännchen zweierlei Spermien produzieren, deren erste Kategorie männchenbestimmend, die andere weibchenbestimmend ist, warum gehen aus den befruchteten Blattlaus-eiern nicht zum Teil Männchen hervor? Die Arbeit v. BAEHR'S (1) gibt die Erklärung dieses Rätsels. Es zeigte sich nämlich, daß hier zwar die Bildung von zwei Arten von Samenzellen eingeleitet wird, daß aber diejenigen spermatogenetischen Elemente, welche kein „Heterochromosoma“ enthalten, welche also nach der Entwicklung zu Spermatozoen männchenbestimmend sein müßten, einer Degeneration anheimfallen. Es bleiben infolgedessen nur diejenigen Samenfäden, welche nach der Befruchtung in die Zygoten die weibliche Entwicklungstendenz einführen.

Aus diesen Studien v. BAEHR'S (1) ergibt sich also klar, daß auch bei den Aphiden die Spermatozoen über die Geschlechtsbestimmung entscheiden.

Indessen unterliegt es doch keinem Zweifel, daß bei gewissen

Tiergruppen das Ei geschlechtsbestimmend ist. Die genauen Untersuchungen von BALTZER (2, 3) über die Eier- und Spermatozoengenesen bei Seeigeln (*Echinus microtuberculatus* und *Strongylocentrotus lividus*) ergaben, daß die 18 Chromosomen, aus welchen der Spermakern zusammengesetzt ist, von verschiedener Größe sind, daß jedoch die Spermatozoen in dieser Hinsicht gleichartig sind. Es gibt dagegen, wie BALTZER nachgewiesen hat, zwei Typen von Eiern, die Chromosomen des ersten Typus unterscheiden sich von denjenigen der Samenfäden nicht, im zweiten Typus aber zeigt eines von den Chromosomen besonders in gewissen Stadien eine abweichende, spezifische Gestalt, es ist das sogenannte „kurze Hakenchromosom“. Wir finden es einzig und allein in dem zweiten Typus der Eier, es fehlt dagegen in allen Spermatozoen und in den Eiern erster Kategorie (ungefähr die Hälfte der gesamten Eier). Nun scheint die Schlußfolgerung BALTZERS ganz berechtigt zu sein, wenn er annimmt, daß das Ei mit jenem kurzen Hakenchromosoma, von einem beliebigen Spermatozoon befruchtet, sich zu einem Weibchen entwickelt, dagegen ein Ei ohne dieses Hakenchromosoma ein Männchen ergeben wird. Nach BALTZERS Feststellung kommt also die geschlechtsbestimmende Rolle dem Weibchen zu.

Bei der Erwägung aller dieser hier zitierten Tatsachen drängt sich unwillkürlich die Frage auf, wie diese „Heterochromosomen“ im geschlechtsbestimmenden Sexualelement wirken können? Ueber das Geschlecht entscheidet die Tatsache, ob in dem betreffenden Geschlechtselement das Heterochromosom vorhanden ist oder nicht. Es kann hier also entweder die Qualität dieses bestimmten Chromosoms oder die Quantität der Chromatinmasse durch das Vorhandensein oder das Fehlen des Chromosoms in dem betreffenden Elemente seine Masse vermehren oder verringern.

Der weitaus größte Teil der Autoren ist der Ansicht, daß einzelne Chromosomen jedes Zellkernes qualitativ verschieden sind und daß mit dieser qualitativen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen gewisse, in späteren Entwicklungsstadien auftretende Merkmale verknüpft sind, welche im Laufe der Entwicklung sukzessiv aktiviert werden. Diese Anschauung, welche die Wissenschaft den scharfsinnig angestellten Versuchen von BOVERI (10) und den Beobachtungen, welche von diesem Autor und seinen Schülern ausgeführt wurden, verdankt, will ich noch später eingehender besprechen. Die Theorie der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen wird auch der Erklärung der Bedeutung, welche die akzessorischen Chromosomen für die Geschlechtsdifferenzierung haben, zugrunde gelegt. Eines von den Merkmalen nämlich, deren Anlage in den Chromosomen inhärent wäre, ist nach dieser Anschauung auch das Geschlecht. Im Sinne dieser Anschauungen wird also das Geschlecht durch die qualitative Beschaffenheit des betreffenden Chromosoms determiniert. E. B. WILSON hat in seinen grundlegenden Studien verschiedene Möglichkeiten der Chromosomenbedeutung erwogen. Man könnte entweder an direkt „geschlechtsbestimmende“ Chromosomen denken, oder aber, wenn man den Chromosomen keine bestimmte Geschlechtstendenz zuschreibt, allerdings vermuten, daß verschiedene Chromosomen sich durch verschiedene Aktivität auszeichnen. Die Geschlechtsentscheidung wäre davon abhängig, ob in dem betreffenden Geschlechtselement sich die Chromosomen mit

größerer oder kleinerer Aktivität vorfinden. Diese letzte Anschauung vertritt T. BOVERI.

Einen ganz anderen Standpunkt bezüglich der Chromosomenbedeutung nimmt in seiner Arbeit T. H. MORGAN (78) ein. Dieser Autor stellte seine Untersuchungen an Vertretern der Aphidenfamilie an. Aus seinen Forschungen geht hervor, daß der Entwicklungszyklus bei dieser Insektenfamilie in gewisser Hinsicht dem Entwicklungsverlauf von *Dinophilus* analog ist, besonders bezüglich der parthenogenetischen und sexuellen Generationen. Die von MORGAN untersuchten Phylloxeren weisen folgenden Entwicklungszyklus auf: Im Frühling entwickelt sich aus Wintereiern eine Generation, die als Stammutter bezeichnet wird. Diese legt nach entsprechender Zeit Eier ab, die sich parthenogenetisch entwickeln und die MORGAN als Eier der Stammutter bezeichnet. Aus dieser parthenogenetischen Phase resultiert eine geflügelte Generation. Alle Individuen derselben sehen zwar äußerlich vollkommen gleich aus, dagegen unterscheiden sich die von ihnen abgelegten Eier bezüglich ihrer Entwicklungsprodukte: die einen Individuen produzieren Eier, die sich nur zu Männchen entwickeln, die anderen legen nur weibliche Eier ab. Die männlichen Eier sind größer, die weiblichen kleiner. Jedes aus dieser Generation stammende, befruchtete Winterei ergibt im nächsten Frühling die Stammutter.

MORGAN (78) untersuchte die Ovo- und Spermatogenese der Phylloxeriden sehr gründlich und gelangte zu der Ueberzeugung, daß in diesem morphogenetischen Prozesse in bestimmten Entwicklungsstadien<sup>1)</sup> eine Elimination gewisser Chromosomen stattfindet. In seiner gründlichen Diskussion über das Problem der Geschlechtsbestimmung führt er aus, daß hier hinsichtlich des kritischen Momentes, in welchem über das Geschlecht entschieden wird, zwei Eventualitäten in Frage kommen. Entweder wirkt der geschlechtsbestimmende Faktor in den Eiern der Stammutter derart, daß er die männchen- und die weibchenproduzierenden Individuen trennt, oder daß erst während des Lebens der geflügelten Individuen irgendein äußerer oder innerer Faktor den Ausschlag gibt.

Auf Grund eingehender Prüfung seiner Beobachtungsergebnisse erklärt sich MORGAN für die erste Alternative. Er glaubt also, daß bereits in dem Ei der Stammutter der Charakter der Individuen der nächsten Generation als der Männchen-, resp. Weibchenproduzenten entschieden ist. Da diese zwei Eierkategorien sich so wie beim *Dinophilus* durch ihr Volumen unterscheiden, so drängt sich die Frage auf, ob nicht eben die größere Masse des Protoplasmas in den Eiern auf das Geschlecht bestimmend einwirkt. MORGAN glaubt jedoch, daß diese Volumendifferenzen erst sekundär entstehen und daß andere Faktoren das Geschlecht determinieren. Er untersuchte auch die Genese der Geschlechtselemente bei diesen Tieren und beobachtete dabei die Prozesse der Chromosomenelimination. Eine gründliche Erwägung der Frage, ob eben diese Elimination gewisser Chromosomen mit der Geschlechtsgenese im Zusammenhang steht, führt ihn zu dem Schlusse, daß in jener Zelle, in welcher man eine Elimination der

1) Näheres ist im Original nachzulesen; ein ausführliches Referat über die Untersuchungen von MORGAN läßt sich hier nicht geben, ich muß mich nur auf die Resultate beschränken.

Chromosomen feststellen konnte, das Geschlecht des künftigen Individuums bereits entschieden war. „Die chromosomale Elimination ist die Konsequenz, nicht die Ursache des Geschlechtes.“ „Das weibliche Spermatozoon wird nicht deshalb ein Weibchen produzieren, weil es ein oder zwei Chromosomen mehr enthält, als das männliche, sondern im Gegenteil, es enthält diese Chromosomen, weil andere Veränderungen bereits früher eingesetzt hatten, welche die Aufnahme dieser Chromosomen in die betreffenden Elemente veranlaßt haben.“ In den Zellen wirkt also ein Mechanismus, welcher der Verschiebung der Chromosomen zugrunde liegt. Dieser Mechanismus bildet nur ein Phänomen in dem Veränderungskomplex, welchem die Elemente im Momente ihrer geschlechtsbestimmenden Differenzierung unterliegen. Diese Veränderungen gehen jedoch dem Prozeß der Chromosomenelimination voran. Allerdings glaubt auch MORGAN (78) dem Verhalten der Chromosomen hinsichtlich der Geschlechtsdifferenzierung eine gewisse Bedeutung zuschreiben zu müssen, er betrachtet aber diese Erscheinung bloß als ein Glied in der langen Reihe von Veränderungen, welche die Geschlechtsentstehung bedingen. Die Anschauungen MORGANS (78) über das Wesen der ganzen Erscheinung weichen jedoch von den Ansichten anderer Autoren beträchtlich ab. Wir haben nämlich gesehen, daß die Mehrzahl der Forscher den Einfluß der Chromosomen auf die Geschlechtsbestimmung auf deren qualitative Beschaffenheit zurückführt, während MORGAN die Ansicht vertritt, daß die einzelnen Chromosomen gleichartig sind, mögen sie sich nun auch in morphologischer Hinsicht voneinander unterscheiden. Die Geschlechtsdeterminierung hängt im Sinne der MORGANSchen Hypothese nicht von gewissen qualitativen, sondern von quantitativen Faktoren ab. Es brauchen ja durchaus nicht qualitativ spezifische Substanzen in einen Zellorganismus eingeführt zu werden, um ihm den anderen Geschlechtscharakter zu verleihen; noch MORGANS Ansicht genügt es vollständig, wenn dieselben Substanzen in größerer Quantität sich in der betreffenden Zelle vorfinden<sup>1)</sup>. Gegenüber dem möglichen Einwand, daß man in vielen Fällen auch bei den Insekten keine quantitativen Differenzen in den Chromosomen feststellen kann, bemerkt MORGAN, daß Differenzen doch existieren können, auch wenn sie sich bisher nicht haben feststellen lassen.

Leider wird weder durch die Hypothese der qualitativen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen, noch durch die Vermutung, daß es sich bloß um quantitative Verhältnisse in der Chromatinmasse handelt, das Wesen der Geschlechtsdeterminierung erklärt. Ich muß meinerseits bemerken, daß die Untersuchungen BOVERIS (10), auf die ich noch zurückkommen werde, die qualitative Verschiedenwertigkeit beweisen, so daß diese Anschauung nach meiner Meinung besser begründet erscheint. Die Aktivierung dieser Potenzen bleibt jedoch auch in diesem Falle unbekannt.

Faßt man nun die oben besprochenen Forschungsergebnisse zusammen<sup>2)</sup>, so kann man sich der Einsicht nicht verschließen, daß

1) Bei der Besprechung der Fälle, in welchen durch das Hinzutreten eines akzessorischen Chromosoms zu zwei anderen ein Männchen resultiert, dagegen bei Anwesenheit von nur zweien ein Weibchen, sagt MORGAN: „The problem is simplified, if we assume that the three chromosomes are identical, in which case the result is quantitative. Femaleness is only twice maleness in the sense that when one of the three bodies is present a male develops, when two a female“ (MORGAN, 78, p. 324).

2) Vgl. auch die Zusammenstellung der modernen Forschungsergebnisse auf diesem Gebiete von WILSON (130).

der weitaus größte Teil der modernen Untersuchungen für die Determinierung des Geschlechtes in den Sexualelementen zu sprechen scheint. Hiermit ist das Problem der Geschlechts-genese auf die Vererbungslehre zurückgeführt. Als vererbte Eigenschaft wird nämlich diejenige bezeichnet, welche vermittels des Geschlechtselementes sich auf die Nachkommenschaft überträgt. In Anbetracht dessen muß ein Versuch gemacht werden, dieses Problem im Lichte der Vererbungsgesetze zu erwägen. Da jedoch von der Behandlung dieses Gegenstandes vorher noch die Vererbungslehre besprochen werden muß, so will ich zu diesem Thema an der Stelle zurückkehren, wo ich mich mit dem Vererbungsproblem befassen werde.

Anhangsweise möchte ich noch über die neuen Experimente von A. Russo (96) ganz kurz berichten. Russo hat zunächst Untersuchungen angestellt, in denen die Resorptions- und Sekretionsfähigkeit der Eier von Kaninchen geprüft wurde. Auf Grund dieser Versuche behauptet er, daß die Elemente, aus welchen der Eierstock zusammengesetzt ist, in gewisser Hinsicht sich den Zellen der Darmzotten analog verhalten — es kann in ihnen eine Resorptions- und eine Assimilationsphase unterschieden werden. Diese Resorptionsfähigkeit kommt jedoch erst den Keimepithelzellen der geschlechtsreifen Tiere zu. An den Prozessen der Resorption beteiligt sich sowohl das Epithel der GRAAF'schen Follikel wie auch die Zellen der *Zona radiata* und *Zona pellucida*, und die verarbeiteten Substanzen gelangen in das Ei-plasma.

Russo (96) weist ferner darauf hin, daß verschiedene Literaturangaben die große Bedeutung der phosphorhaltigen Substanzen zu beweisen scheinen, also solcher Substanzen, welche wie Lecithin einen sehr beträchtlichen Bestandteil der Sexualelemente bilden. Es liegt also die Vermutung nahe, daß vielleicht der Gehalt an diesen Substanzen für die Geschlechtsdifferenzierung von Bedeutung ist. In Anbetracht dessen, daß das Keimepithel sich durch Resorptionsfähigkeit auszeichnet, konnten Versuche ausgeführt werden, welche dahin zielten, die Quantität dieser phosphorhaltigen Substanzen im Ei zu vergrößern. Zu diesen Experimenten wurde der Verfasser auch durch die Beobachtung angeregt, daß beim Kaninchen die Eier nicht gleichartig sein sollen, sondern — wie er angibt — zwei Typen darstellen. Er führt auch einige Differenzen an, welche den Unterschied zwischen zwei Eierkategorien darstellen sollen. Ich muß gestehen, daß mich die von Russo (96) gegebenen Abbildungen davon nicht überzeugen. Der Hauptunterschied besteht vor allem eben im Gehalt an deutoplasmatischen (Lecithin-)Stoffen. Nun hat Russo Experimente angestellt, in denen er Kaninchenweibchen Lecithin in subkutanen Einspritzungen, in intraperitonealen Injektionen oder per os verabreichte. Die nun nachfolgende Untersuchung der Präparate ergab tatsächlich eine Assimilation der so eingeführten Substanz durch das Keimepithel. Solche „lecithinierten“ Weibchen wurden befruchtet und die Nachkommen auf ihr Geschlecht untersucht.

Die von Russo angeführte Statistik zeigt, daß bei gewöhnlichen Würfen die Anzahl der männlichen Nachkommen im Verhältnis zu den weiblichen größer ist, die Statistik anderer Autoren (HURST) spricht dafür, daß bei Kaninchen die beiden Geschlechter durch die gleiche

Individuenzahl vertreten sind. Nach Russos Untersuchungen wurden nun von lecithinierten Weibchen 66 Junge geworfen, davon 26 ♂ und 40 ♀, während die nicht lecithinierte Kultur auf 65 neugeborene Tiere 36 ♂ und 29 ♀ ergab. Daraus schließt Russo auf die Bedeutung des Lecithingehaltes in den Eiern für die Geschlechtsdeterminierung.

Aus diesen Erörterungen ist ersichtlich, daß Russo die Meinung der modernen Biologen teilt, daß das Geschlecht schon in den Sexual-elementen determiniert ist, er glaubt jedoch im Gegensatz zu vielen Autoren, daß die Determinierung nicht so fest fixiert ist, daß die Um-differenzierung etwa nicht möglich wäre. Nach Russo (96) ist die Geschlechtsgenese beim Kaninchen vom Ei nicht vom Spermatozoon abhängig. Ein weiterer Unterschied von anderen Autoren liegt darin, daß nach Russo die Geschlechtsdeterminierung nicht vom Kerne, sondern von der Beschaffenheit des Protoplasmas des Eies bestimmt wird.

Russos Untersuchungsergebnisse bedürfen jedoch noch zahlreicher Erweiterungen und Ergänzungen. Die Argumente, auf denen er die Hypothese von zwei Eiarten aufbaut, reichen noch lange nicht aus. Die Eifollikel reifen bekanntlich bei Wirbeltieren nicht alle gleichzeitig, sondern sukzessiv, einer nach dem anderen; ich glaube, daß die von Russo angegebenen Unterschiede eben auf verschiedene Reifungsstadien zurückgeführt werden können. Die Statistik Russos ist ebensowenig ausreichend, und die Experimente müßten noch festgesetzt werden. Jedenfalls ist aus den von Russo angeführten Zahlen ersichtlich, daß der Gehalt an deutoplasmatischen Stoffen nur einen Faktor in der Geschlechtsdeterminierung bildet, sonst müßten alle Nachkommen der mit Lecithin behandelten Weibchen immer nur weibliche Nachkommen erzeugen.

#### Literatur.

(Kap. IV. A—C. Bedingungen der Geschlechtstätigkeit und geschlechtsbestimmende Ursachen.)

1. v. Baehr, W. B., Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermato-genese von *Aphis saliceti* mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellforsch., Bd. 3 (1909).
2. Baltzer, F., Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus micro-tuberculatus*. Ebenda, Bd. 2 (1909).
3. — Ueber die Entwicklung der Echiniden-Bastarde mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Zool. Anz., Bd. 35 (1909).
4. Bateson, W., Mendel's principles of heredity, Cambridge 1909.
5. Berner, Ueber die Ursache der Geschlechtsbildung. Eine biologische Studie, Christiania 1883.
6. Boas, J., Ueber Neotenie. Festschr. f. Gegenbaur, 1896.
7. Boring, A. M., A study of the spermatogenesis of twenty-two species of the Membracidae, Fessidae, Cercopidae and Fulgoridae with special reference to the behavior of the odd chromosome. Journ. of exper. Zool., Vol. 4 (1907).
8. Born, G., Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Bresl. ärztl. Ztschr., 1881.
9. Boveri, Th., Das Problem der Befruchtung, Jena, Fischer, 1902.
10. — Zellenstudien, Heft 6, Jena 1907.
11. — Ueber Beziehung des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz.-ber. d. Physik.-med. Ged. zu Würzburg, Jg. 1908/9.
12. Calkins, G. N., Studies on the life on Protozoa. IV. Death of the A series. Conclusions. Journ. of exp. Zool., Vol. 1 (1904).
13. v. Chauvin, M., Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von *Salamandra atra*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 29 (1879).
14. Chun, C., Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschr. f. Leuckart, 1892.

15. **Correns, C.**, *Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes*, Berlin 1909.
16. **Cuénot, L.**, *Sur la détermination du sexe chez les animaux*. Bull. Sc. France et Belg., T. 32 (1899).
17. **Darwin, K.**, *The variation of animals and plants under domestication*, 2. ed., 1890.
18. **Delage, Y.**, *L'hérédité et les grands problèmes de la biologie expérimentelle*, Paris 1903.
19. **Dickel, F.**, *Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat*. Pflügers Arch., Bd. 95 (1903).  
— *Das Prinzip der Geschlechtsbildung*, Darmstadt 1898.
20. **Düsing, K.**, *Die Faktoren, welche die Sexualität entscheiden*. Jen. Ztschr. Bd. 9 (1883).
21. — *Die Regulierung der Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen*. Ebenda, Bd. 17 (1884).
22. **Dzierzon, J.**, *Noch etwas über die Befruchtung der Königin*. Eichst. Bienenztg., Bd. 1 (1845).
23. — *Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen*. Ebenda, 1846.
24. **Enriques, P.**, *Della degenerazione senile nei Protozoi*. Atti Acad. Lincei, Vol. 14 (1905).
25. — *La sexualité chez les protozoaires*. Rivista di Scienza, 1909.
26. **Familier, J.**, *Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane*. Flora, Bd. 82 (1896).
27. **Fernandez, M.**, *Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. 1. Zur Keimblätterinversion und spezifischen Polyembryonie der Mulita (Tatusia hybrida Dasm.)*. Morph. Jahrb., Bd. 39 (1909).
28. **Filippi, F. de.**, *Sulla larva del Triton alpestris*. Arch. per la Zoologia, l'Anatomia e Fisiol., Vol. 1 (1861).
29. — *Ueber die Larve des Triton alpestris*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 28 (1877).
30. **Frischholz, E.**, *Zur Biologie von Hydra. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung*. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909).
31. **Fürtz, C.**, *Knabenüberschuß nach Konzeption zur Zeit der postmenstruellen Anämie*. Arch. f. Gynäkol., Bd. 28 (1886).
32. **Geddes, P.**, and **Thomson, J.**, *The evolution of sex*, London 1901.
33. **Goldschmidt, R.**, *Einführung in die Vererbungswissenschaft*, Leipzig 1911.
34. **Grassi, B.**, and **Sandias**, *The constitution and development of the society of Termites*. Quarterly Journ. of micr. Sc., Vol. 39 (1896).
35. **Grassi, B.**, *Osservazioni intorno al fenomeno della rudimentazione nei Fillosserini*. Nota 23. Atti Acad. Lincei Rend., (5) Vol. 19 (1910).
36. **Gross, F.**, *Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren*. Verhandl. d. Deutschen zool. Ges. 14. Vers. 1904.
37. — *Die Spermatogenese von Syromastes marginatus*. Zool. Jahrb., Morph. Abt., Bd. 20 (1904).
38. **Gutgnard, L.**, *Observations sur la stérilité comparée des organes reproducteurs des hybrides végétaux*. Bull. de la Soc. bot. de Lyon, Année 4 (1887).
39. **Heape, W.**, *The „sexual season“ of mammals and relation of the „prooestrus“ to menstruation*. Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. 44 (1901).
40. **Häcker, V.**, *Allgemeine Vererbungslehre*, Braunschweig 1911.
41. **Henking, H.**, *Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Phyrhcoris apterus L.* Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 51 (1891).
42. **Hertwig, R.**, *Ueber das Problem der sexuellen Differenzierung*. Verhandl. d. Deutschen zool. Ges. 1905.
43. — *Untersuchungen über das Sexualitätsproblem*. T. III. Ebenda, 1907.
44. — *Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen*. Biol. Ctbl., Bd. 32 (1912).
45. **Issakowitsch, A.**, *Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden*. Ebenda, Bd. 25 (1905).
46. — *Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 69 (1907).
47. — *Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismanns*. Biol. Ctbl., Bd. 28 (1908).
48. **Ivanoff, E. J.**, *La fonction des vésicules séminales et de la glande prostatique dans l'acte de la fécondation*. Journ. de Phys. et de Pathol. expér., T. 1 (1900).
49. — *Ueber die künstliche Befruchtung von Säugetieren und ihre Bedeutung für die Erzeugung der Bastarde*. Biol. Ctbl., Bd. 23 (1903).
50. — *Untersuchungen über die Ursachen der Unfruchtbarkeit von Zebroiden (Hybriden von Pferden und Zebra)*. Ebenda, Bd. 25 (1905).
51. **Janczewski, E.**, *Sur les anthères stériles des Grosseilliers*. Bull. de l'Ac. d. Sc. de Cracovie, 1909.

52. **Jost, L.**, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Jena 1908.
53. **Kammerer, P.**, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Mitt. Die Nachkommen der nicht brutpflegenden *Alytes obstetricans*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 28 (1909).
54. **Kellogg, V. L.**, and **Bell, R. G.**, Notes on Insect bionomics. Journ. of exp. Zool., Vol. 1 (1904).
55. **King, H. D.**, Food as a factor in the determination of sex in Amphibians. Biol. Bull., Vol. 13 (1907).
56. — Studies on sex determination in Amphibians. II. Ebenda, Vol. 16 (1909).
57. — Studies on sex determination in Amphibians. IV. The effects of external factors acting before or during the time of fertilization on the sex ratio of *Bufo lentiginosus*. Ebenda, Vol. 20 (1911).
58. **Klebs, G.**, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32 (1898).
59. — Ueber Probleme der Entwicklung. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904).
60. **Kollmann, J.**, Die Ueberwinterung von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung der mexikanischen Axolotl. Verhandl. Nat. Ges. Basel, Bd. 7 (1884).
61. **Korschelt, E.**, Ueber Bau und Entwicklung von *Dinophilus apatris*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882).
62. **Kowalewsky, S.**, Der geschlechtsbestimmende Faktor bei Tieren. Biol. Ctbl., Bd. 31 (1911).
63. **Kuschakewitsch, S.**, Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana esculenta*. Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Festschr. f. R. Hertwig, Jena 1910.
- 63 a. **Lang, A.**, Ueber Versuche zu Untersuchungen über Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. Festschr. z. 70. Geburtstag E. Haeckels, Jena 1903.
64. **v. Lenhossék, M.**, Das Problem der Geschlechtsbestimmenden Ursachen, Jena 1903.
65. **Leuckart, R.**, Bericht über Zergliederung einer unbefruchtet ein- und durchgewinternten Bienenkönigin. Eichst. Bienenztg., Bd. 11 (1855).
66. — Sur l'arrenotokie et la parthénogenèse des abeilles et des autres Hyménoptères qui vivent en société. Bull. de l'Acad. Bruxelles, 1857.
67. **Lo Bianco, S.**, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. 19 (1909).
68. **Mac Clung, C. E.**, The accessory chromosomes determinant. Biol. Bull. Woods Holl, Vol. 3 (1902).
69. **v. Malsen, H.**, Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des *Dinophilus apatris*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 69 (1907).
70. **Maupas, E.**, Sur la multiplication des Infusoires ciliées. Arch. de Zool. exp. et génér, Sér. 2, T. 6 (1888).
71. — Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliées. Ebenda, Sér. 2, T. 7 (1889).
72. — Sur la détermination de la sexualité chez *Hydatina senta*. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 113 (1891).
73. **Montgomery, Th. jun.**, Study of the chromosomes of the germ-cells of Metazoa. Trans. Amer. Phil. Soc., Vol. 20 (1901).
74. — Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera. Proc. Acad. Natur. Sc. Phil., 1901.
75. — Some observations and considerations upon the maturation phenomena of germ-cells. Biol. Bull., Vol. 6 (1904).
76. **Mordwilko, O.**, Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse Aphididae Passerini. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909).
77. **Morgan, Th. H.**, Evolution and adaptation, New York 1903.
78. — A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of exp. Zool., Vol. 7 (1909).
79. — Experimental Zoology, New York, 1906.
80. — Experimentelle Zoologie, übers. von Helene Rhumbler, Leipzig u. Berlin 1909.
81. **Neuman, H.** and **Patterson, J.**, The development of the nine-banded armadillo. Journ. of Morphol., Vol. 21 (1910).
82. **Nussbaum, M.**, Zur Differenzierung des Geschlechtes im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18 (1880).
83. — Entstehung des Geschlechtes bei *Hydatina senta*. Ebenda, Bd. 49 (1899).
84. — Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Sitz.-ber. d. Niederr. Ges. f. Natur- u. Heilk. Bonn, Bd. 27 (1892).
85. — Die Entstehung des Geschlechtes. 16. Congrès intern. de Médec. Compt. rend., Budapest 1910.

Chromosom  
 wichtige  
 Hinweis!

86. **Nussbaum-Karsten-Weber**, *Lehrbuch der Biologie für Hochschulen*, Leipzig 1911.
87. **Papanicolaou, G.**, *Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden*. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910).
88. — *Ueber die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden*. Ebenda, Bd. 30 (1910).
89. **Petrunkewitsch, A.**, *Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei*. Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).
90. — *Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei*. Ebenda, Bd. 17 (1902).
91. **Pflüger, E.**, *Ueber die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche*. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 29 (1882).
92. **Punnett, R. C.**, *On nutrition and sex-determination in Man*. Proc. of the Cambr. Philos. Soc., Vol. 12 (1903).
93. — *Sex-determination in Hydatina with some remarks on parthenogenesis*. Proc. Royal Soc., London B, Vol. 78 (1906).
94. **Rosner, A.**, *O powstawaniu ciąży bliźniaczej monochorialnej*. Rozpr. Ak. Umiej. Wydz. Mat-Przyr., Kraków 1901.
95. — *Sur la genèse de la grossesse gémellaire monochoriale*. Bull. Acad. des Sc. de Cracovie, 1904.
96. **Russo, A.**, *Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechtes*, Jena 1909.
97. **v. Scharfenberg, U.**, *Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna*. Intern. Revue Hydrobiol. Leipzig Bd. 3, Biolog., Suppl. 2 (1910).
98. **Schimper, A.**, *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage*, Jena, Fischer, 1910.
99. **Schultz, E.**, *Prinzipien der rationellen vergleichenden Embryologie*, Leipzig, Engelmann, 1910.
100. **Schultze, O.**, *Was lehren uns Beobachtung und Experiment über die Ursachen männlicher und weiblicher Geschlechtsbildung bei Tieren und Pflanzen*. Sitz-ber. Physik.-med. Ges. Würzburg, 1902.
101. — *Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 63 (1903).
102. **Seeliger, O.**, *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 6 (1893).
103. **Shull, A. F.**, *Studies in the life cycle of Hydatina senta. I. Artificial control of the transition from the parthenogenetic to the sexual method of reproduction*. Journ. of exp. Zool., Vol. 8 (1910).
104. — *The artificial production of the parthenogenetic and sexual phases of the life cycle of Hydatina senta*. Amer. Natur., Vol. 44 (1910).
105. **v. Siebold, C.**, *Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen*, Leipzig, Engelmann, 1856.
106. **Standfuss, M.**, *Die Resultate 30-jähr. Experimente mit bezug auf Artbildung und Umgestaltung in der Tierwelt*. Verhandl. d. Schweiz. naturf. Ges. Luzern, 1906.
107. **Stephan, P.**, *Sur l'interprétation de quelques détails histologiques des organes génitaux des hybrides*. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, T. 55 (1903).
108. **Stevens, N. M.**, *Studies in spermatogenesis with especial reference to the „Accessory Chromosome“*. Carn. Inst. Washington Publ., 1905, No. 36.
- 108 a. — *Studies in spermatogenesis. 2. A comparative study of the heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera with especial reference to sex determination*. Ebenda, Vol. 36 (1906), No. 2.
- 108 b. — *A study of the germ cells of certain Diptera with reference to the heterochromosomes and the phenomena of synapsis*. Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1908), No. 3.
- 108 c. — *The chromosomes in Diabrotica vittata, Diabrotica soror and Diabrotica 12-punctata. A contribution to the literature on heterochromosomes and sex determination*. Ebenda, Vol. 5 (1908).
109. **Strasburger, E.**, *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung*, Jena 1909.
- 110 a. — *Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48 (1910).
110. **Sutton, W. S.**, *The chromosomes in heredity*. Biol. Bull., Vol. 4 (1903).
111. **Thury, M.**, *Mémoire sur la loi de production des sexes chez les plantes, les animaux et l'homme*, Genève 1863.
112. **Tischler, G.**, *Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-hybriden*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42 (1906).
113. — *Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen*. Arch. f. Zolforsch., Bd. 1 (1908).
114. **Wagner, N.**, *Spontane Fortpflanzung bei Insektenlarven*. Denkschr. d. Kaiserl. Univers. Kasan, 1862.

115. **Wallace, L. B.**, *The spermatogenesis of the spider.* Biol. Bull., Vol. 8 (1905).
116. **Weismann, A.**, *Zur Naturgeschichte der Daphniden.* T. I. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 27 (1876).
117. — *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden.* T. II—IV. Ebenda, Bd. 28 (1877).
118. — *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden.* T. VI u. VII. Ebenda, Bd. 33 (1880).
119. v. **Wettstein, R.**, *Ueber sprungweise Zunahme der Fertilität bei Bastarden.* Wiesner-Festschr., Wien 1908.
120. **Whitney, D. D.**, *Determination of sex in Hydatina senta.* Journ. of exp. Zool., Vol. 5 (1907).
121. — *The influence of external factors in causing the development of sexual organs in Hydra viridis.* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 24 (1907).
122. — *The influence of external conditions upon the life cycle of Hydatina senta.* Science, Vol. 32 (1910).
123. **Wille, N.**, *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussusception.* Vid. Selsk. Forhandl., Christiania 1886, No. 5.
124. **Wilson, E. B.**, *Studies on chromosomes. 1.* Journ. of exp. Zool., Vol. 1 (1905).
125. — *Studies on chromosomes. 2.* Ebenda, Vol. 1 (1905).
126. — *A new theory of sex-production.* Science, Vol. 23 (1906), No. 8.
127. — *Studies on chromosomes. 3.* Journ. of exp. Zool., Vol. 3 (1906).
128. — *Studies on chromosomes. 4.* Ebenda, Vol. 6 (1909).
129. — *Recent researches on the determination and heredity of sex.* Science, N. S. Vol. 29 (1909).
130. — *The sex chromosomes.* Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77 (1911).
131. **Woltereck, R.**, *Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden.* Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910).
- 131 a. — *Ueber Veränderung der Sexualität bei Daphniden.* Intern. Rev. d. g. Hydrobiologie, Bd. 4 (1911).
132. **Woodruff, L. L.**, *Two thousand generation of Paramecium.* Arch. f. Protistenk., Bd. 21 (1911).
133. **Yung, E.**, *Contributions à l'histoire de l'influence des milieux physico-chimiques sur les êtres vivants. II.* Arch. de Zool. expér. et génér., T. 1 (1883).
134. — *De l'influence des variations du milieu physico-chimique sur le développement des animaux.* Arch. d. Sc. phys. et natur., T. 14 (1885).

## D. Geschlechtstätigkeit der männlichen Individuen.

### 1. Die Bildung der männlichen Geschlechtszellen, ihre morphologische Struktur.

#### a) Morphogenetische Skizze der Spermatogenese.

Aus dem, was wir im vorigen Kapitel als Kriterium des Geschlechtes erkannt haben, ergibt sich, daß das Wesen der Geschlechtstätigkeit in der Produktion der Sexualelemente besteht. In diesem Kapitel wollen wir uns speziell mit den männlichen Individuen befassen.

Bei den Protozoen gestalten sich, wie aus der Zoologie bekannt ist, die Verhältnisse in vielen Fällen wesentlich anders, als bei den Metazoen, da hier eine Zelle dem ganzen Metazoenorganismus, nicht einer Metazoenzelle, entspricht. Die Bildung von echten Geschlechtselementen tritt nur in manchen Protistengruppen ein. Darunter verstehen wir gewisse morphogenetische Vorgänge, bei denen bestimmte Umwandlungen des Organismus resp. seiner Teile stattfinden und daraus entsprechend der Sexualfunktion angepaßte Geschlechtselemente resultieren. Diese, oft recht verwickelten, Vorbereitungs-

stadien umfassen oft mehrere Zellgenerationen, und betreffen nicht nur das Protoplasma, sondern auch den Kern der betreffenden Zelle.

Ich verzichte hier auf eine detaillierte Beschreibung dieser Vorgänge und möchte nur bezüglich der Kernveränderungen darauf hinweisen, daß in dieser Periode, die wir die Reifungsperiode nennen, die sogenannten Reduktionsvorgänge stattfinden. Was verstehen wir unter dem Reduktionsprozeß bei der Bildung der Geschlechtselemente?

Um auf diese Frage Antwort zu geben, müssen wir uns vergegenwärtigen, daß die Aufgabe der Geschlechtselemente in der Erzeugung einer neuen Generation von Organismen besteht, welche aus der Verschmelzung zweier Geschlechtszellen resultiert. Da die Zellen der neu erzeugten Generation dieselbe Anzahl der elementaren Kernkomponenten (Chromosomen) wie die Zellen der elterlichen Organismen besitzen sollen, so müssen selbstverständlich auch die Kerne der Geschlechtszellen entsprechend angepaßt sein, sodaß nach ihrer Verschmelzung der Kopulationskern auch in quantitativer Beziehung sich von dem Kerne der vorherigen Generation nicht unterscheidet. Unter den Reduktionsvorgängen verstehen wir jene morphologischen Einrichtungen, welche bei der Bildung der Geschlechtselemente eine Herabsetzung der Kernsubstanzmenge in diesen Elementen zur Folge haben. Der Mechanismus dieses Prozesses ist bei verschiedenen Typen recht verschieden, ich gehe hier darauf nicht näher ein und verweise auf die Werke über Protozoenmorphologie, besonders auf die Bücher von LANG (98), CALKINS (42) und DOFLEIN (52).

Bei den Metazoen beschränkt sich die Produktion der Geschlechtselemente in der Regel auf gewisse diesem Zwecke angepaßte Körperregionen. Ich verweise bezüglich der Darstellung der morphologischen Prozesse der Geschlechtselemente der Wirbellosen auf das ausgezeichnete Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen von KORSCHOLT und HEIDER (91, Allgemeiner Teil, p. 397—529), hinsichtlich der Wirbeltiere auf das von WALDEYER (166) in O. HERTWIGS Handbuch bearbeitete Kapitel (Bd. 1, p. 87—476) und werde hier nur die für die Physiologie wichtigsten Punkte hervorheben.

Bei den niederen Wirbellosen (Cölateraten, zum Teil bei den Würmern, speziell den Plathelminthen) ist die Bildung der Spermatozoen noch nicht ganz genau lokalisiert. Besonders ist dies bei den Poriferen der Fall, wo eigentlich von Lokalisation noch keine Rede ist und bei denen die Geschlechtselemente diffus im Parenchym entstehen. Ganz primitiv sind die Geschlechtsorgane bei gewissen Cölateraten, wie *Hydra*, wo sie sich aus subepithelialen Zellen in der unter den Tentakeln liegenden Partie ausbilden. Fig. 57 stellt den Längsschnitt des *Hydra*organismus dar, welcher nicht nur eine Knospe bildet, sondern gleichzeitig die männlichen und die weiblichen Gonaden ausgebildet hat. Die ersteren (Fig. 57*t*) sehen wir in der oberen Körperpartie des Tieres. Wie die aus der Arbeit von ANDERS reproduzierten Fig. 58 und 59 zeigen, sind an diesem Prozeß die ektodermalen, resp. subepithelialen Elemente beteiligt. In diesem Fall ist also keine Abgrenzung des sich bildenden Organs, der Genitaldrüse, wahrnehmbar, obschon der Prozeß der Produktion der Geschlechtselemente bereits lokalisiert ist.

Auch bei den Turbellarien und Nemertinen sind die männlichen Geschlechtsorgane gegen ihre Umgebung sehr wenig abgegrenzt und liegen im Parenchym des Körpers. Dagegen finden sich bei den Anneliden Stellen, welche als Wucherungen des peritonealen Epithels entstehen und also bloße Zellenhaufen primitive Geschlechtsdrüsen darstellen.

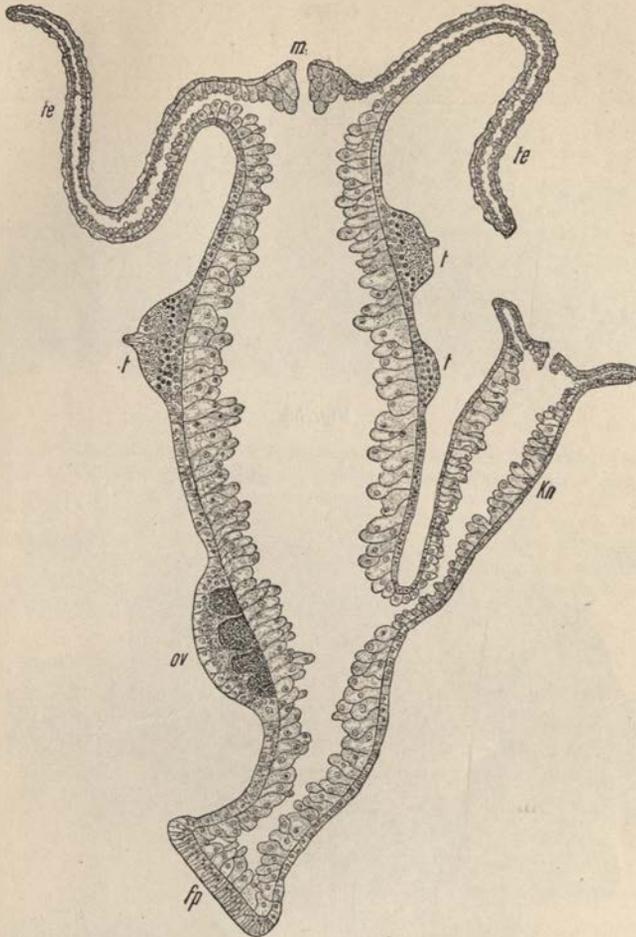


Fig. 57. Längsschnitt einer *Hydra*, die sich in geschlechtlicher Fortpflanzung befindet; in etwas schematisierter Darstellung nach einem Schnitt gezeichnet, welcher gleichzeitig mehrere Hoden (*t*) in etwas verschiedenen Entwicklungsstadien, ein Ovarium (*ov*) und eine Knospe zeigt (nach ADERS). *fp* Fußplatte, *kn* Knospe, *m* Mundöffnung, *te* Tentakel. Nach ADERS (1) aus KORSCHULT und HEIDER (91).

Die weitere Differenzierung der Geschlechtsdrüsen besteht in einer genauen Abgrenzung des epithelialen Gewebes von der Umgebung, was vermittels des Bindegewebes zustande kommt und sich eventuell in der Scheidung einzelner Partien des so abgegrenzten Organs durch bindegewebige Septen äußert. Das Prinzip der Organisation der männlichen Geschlechtsdrüse ist demnach das folgende: Das Organ bildet entweder einen einfachen Schlauch, welcher aus Keimzellen zusammengesetzt und vom Bindegewebe umhüllt und abgegrenzt ist (Fig. 60), oder es ist noch komplizierter, indem das Bindegewebe außer der äußeren Scheide noch im Innern des Organs einzelne Septen bildet, durch welche das Keimepithel in einzelne Läppchen, resp. Tubuli eingeteilt ist.

Zur Bildung der Geschlechtselemente (vgl. Schema Fig. 62) dienen nur die Keimzellen, welche sich in der Regel mehrmals hintereinander teilen. Durch diese Teilungen entstehen zuerst mehrere Generationen; man bezeichnet sie als Spermato-

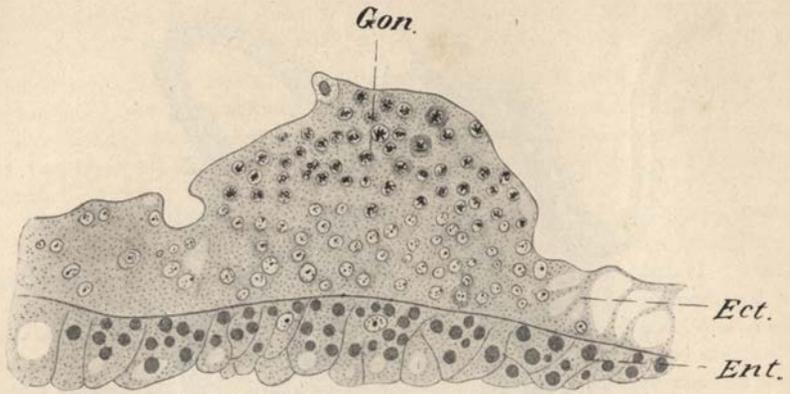


Fig. 58.

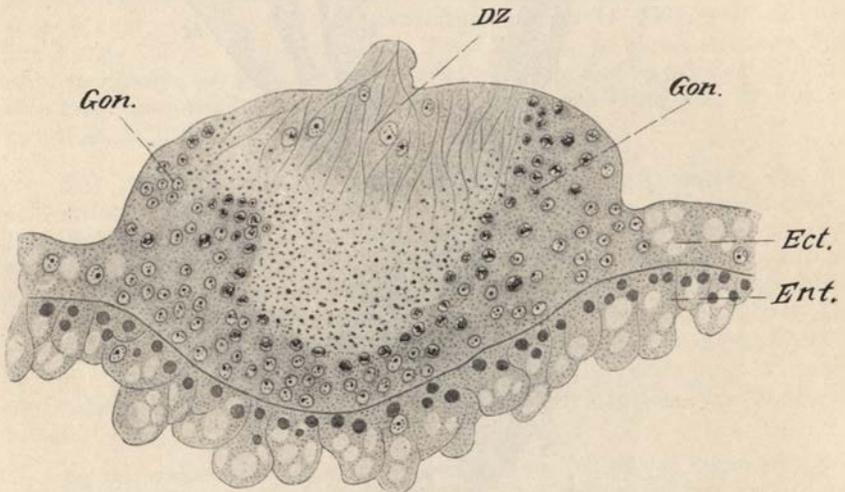


Fig. 59.

Fig. 58 u. 59. Die Bildung der männlichen Gonaden von *Hydra*. *Ekt.* ektodermales Blatt, *Ent.* entodermales Blatt, *Gon.* die ektodermalen Zellen in Teilung und Differenzierung zu Keimzellen begriffen, *DZ.* die Deckzellen, welche die Gonade bedecken. Nach ADERS (1).

gonien und durch diese vermehrt sich das Bildungsmaterial der Keimzellen beträchtlich.

Sodann teilt sich die letzte Generation der Spermatogonien, und daraus resultieren zwei Spermatocyten I. Ordnung, die wieder durch weitere Teilung zwei Spermatocyten II. Ordnung ergeben. Aus der letzten spermatogenetischen Teilung, und zwar aus der Teilung der Spermatocyten II. Ordnung, entstehen zwei Spermatiden. Damit ist die erste Phase der Spermatogenese, die Phase der Teilungen der Keimzellen, abgeschlossen. Während dieser Phase der Spermatogenese ist auch die Reduktion der Kernsubstanz eingetreten, und zwar verminderte sich hier nicht nur die Anzahl der Chromosomen, sondern auch die absolute Menge der chromatischen Substanz bis zur Hälfte. Auf den Mechanismus der Reduktionsvorgänge gehe ich hier nicht näher ein und verweise auf die Lehrbücher der Histo-

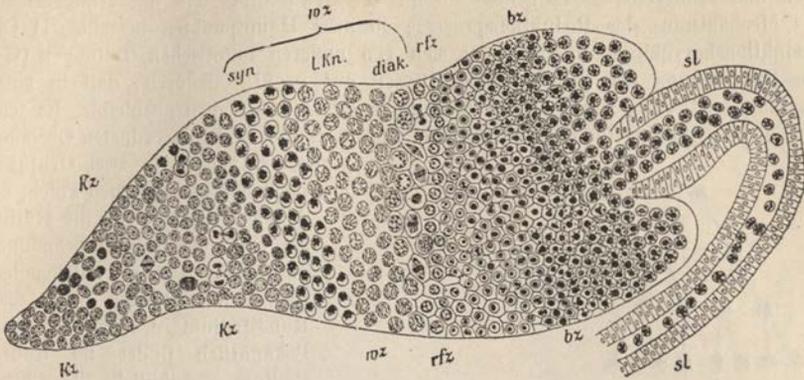


Fig. 60. Primitiver Typus der Struktur der männlichen Geschlechtsdrüse mit dem Samenleiter (sl) von *Heterocope saliens*. In der Drüse sind verschiedene Zonen zu unterscheiden, in welchen sukzessive Entwicklungsstadien der Spermatozoen sich finden. In der Keimzone (Kz) bilden und vermehren sich die Spermatogonien, in der Wachstumszone (wz) wachsen die Elemente, man sieht hier auch verschiedene Mitosestadien (syn, L.kn., diak.), in der Reifungszone (rfz) vollzieht sich die Bildung der letzten spermato-genetischen Generation, der sogenannten Spermatiden, in der Bildungszone bz ihre Umwandlung in Spermatozoen. Nach HÄCKER aus KORSCHULT und HEIDER (91).

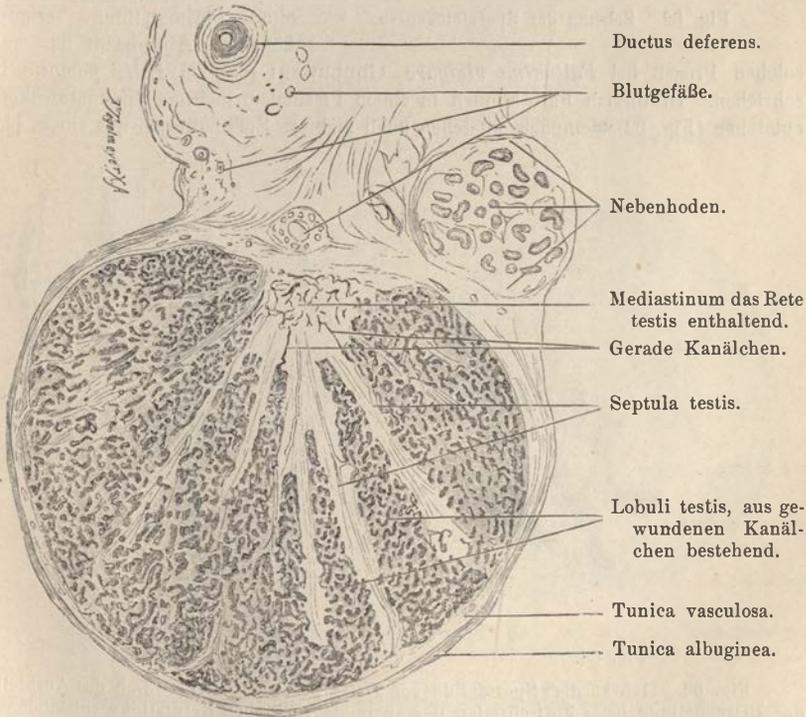


Fig. 61. Männliche Geschlechtsdrüse vom Menschen. Die Drüse ist von Bindegewebe umgeben, welches die Septen zwischen einzelnen Systemen der Samenkanälchen enthält. Nach STÖHR (160 a).

logie und Embryologie. Es genügt für uns die Erwähnung, daß das Hauptprinzip des Mechanismus der Reduktionsprozesse in zwei Hauptpunkten besteht. 1) Die Reduktionskaryokinese unterscheidet sich von anderen mitotischen Teilungen (vgl. die Beschreibung der gewöhnlichen Mitosen auf p. 513) dadurch, daß in einer spermatogenetischen Teilung die Längsteilung der Chromosomen ausbleibt. Es teilt sich nicht jedes einzelne Chromosom, sondern die in zwei Reihen geordneten Chromo-

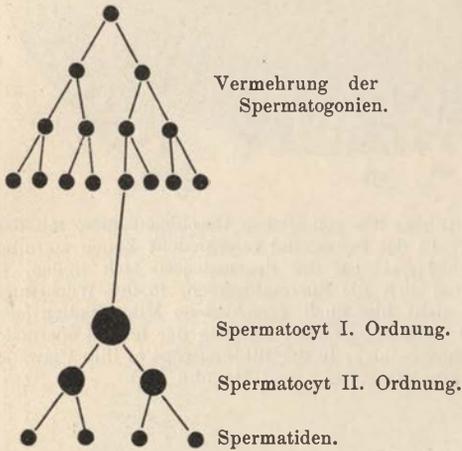


Fig. 62. Schema der Spermatogenese.

solchen Prozeß bei *Palludina vivipara*, GODLEWSKI (68) bei *Helix pomatia* beschrieben. In diesem Fall können in einem Plasmaleib mehrere Spermatidenkerne entstehen (Fig. 63), demnach entstehen auch mehrere Spermatozoen aus einem plas-



Fig. 63.

Fig. 63. Mehrkernige Spermatide von *Helix pomatia*, welche durch das Ausbleiben der Plasmateilung beim Fortschreiten der spermatogenetischen Kernteilung entstanden ist. Nach GODLEWSKI (68).

Fig. 64. Spermatozoen der Turbellarien. A und B von *Plagiostoma Giardi* (lebend aus der Samenblase), C von *Plagiostoma sulphureum* (gefärbt), D von *Plagiostoma maculatum*. Nach BÖHMING aus KORSCHULT und HEIDER (91).

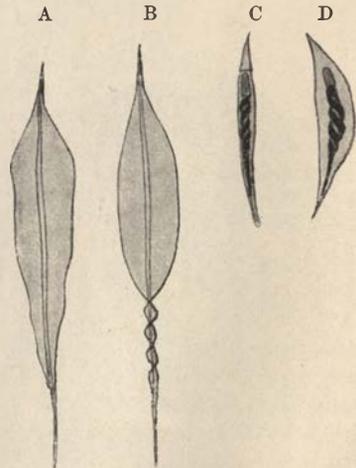


Fig. 64.

matischen mehrkernigen Territorium. Mit der Ausbildung der Spermatiden ist, wie oben bereits erwähnt, die Phase der spermatogenetischen Teilungen vollendet und es beginnt jetzt die zweite Phase, die Transformation der Spermatiden in Spermatozoen. Dieser Prozeß besteht in morphologischer, chemischer und physiologischer Differenzierung. Daß eine solche dreifache Differenzierung wirklich stattfindet, ist aus dem Unterschied zu ersehen, welcher sich zwischen allen anderen Zellen der Spermatozoen feststellen läßt.

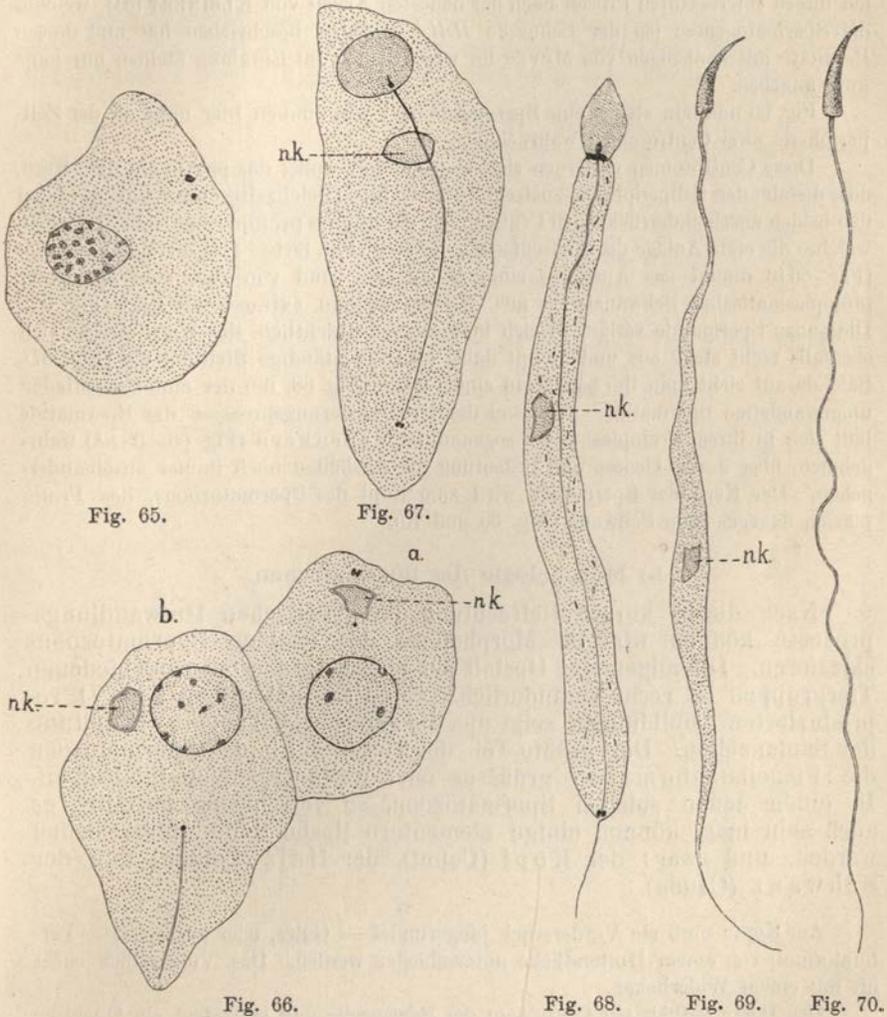


Fig. 65—70. Transformation der Spermatide von *Helix pomatia* in Spermatozoen. Die sukzessiven Stadien der Umwandlung. *nk* Nebenkern. Nach KLEINERT (89).

Bezüglich der morphologischen Veränderungen bei der Transformation können solche Tierformen unterschieden werden, bei denen die Veränderungen während des Transformationsprozesses nicht besonders groß sind, so daß die Gestalt und Struktur der Geschlechtselemente einen ausgeprägten, sofort auffallenden Charakter zur Schau

tragen. Fig. 64 stellt Spermatozoen der Turbellarien dar, welche mehr cellulären Charakter aufweisen. Bei anderen Tieren dagegen sind die Veränderungen der Gestalt und der Struktur der Zellen bedeutend stärker. Unsere bisherigen Kenntnisse dieser morphologischen Transformationserscheinungen, welche die Spermatiden bei ihrer Umwandlung in Spermatozoen erfahren, verdanken wir besonders den langjährigen ausgezeichneten Studien von F. MEVES. Ich verweise auf die Arbeiten von MEVES, besonders auf die Zusammenstellung seiner Resultate (121), in welcher auch die ganze Literatur dieses Gebietes bis zum Jahre 1901 angegeben ist; hier möchte ich diesen interessanten Prozeß nach der neuesten Arbeit von KLEINERT (84), welcher die Spermatogenese bei der Schnecke *Helix pomatia* beschrieben hat und dessen Resultate mit denjenigen von MEVES im wesentlichen im Einklang stehen, nur ganz kurz angeben.

Fig. 65 und 66 a stellen eine Spermatide dar; wir können hier nahe an der Zellperipherie zwei Centrosomen wahrnehmen.

Diese Centrosomen entfernen sich voneinander, wobei das proximale dem Kern, das distale der Zellperipherie zustrebt (Fig. 66 b). Gleichzeitig erscheint zwischen den beiden auseinanderrückenden Centrosomen ein dünnes protoplasmatisches Fädchen, welches die erste Anlage des Achsenfadens darstellt (Fig. 66 b). Das distale Centrosom (Fig. 66 b) nimmt das Aussehen eines Ringes an, und von ihm geht ein feiner protoplasmatischer Schwanzfaden aus, welcher sodann extracellulär liegt (Fig. 68). Die ganze Spermatide verlängert sich inzwischen beträchtlich, der Kern streckt sich ebenfalls recht stark aus und nimmt dabei eine randständige Stellung ein (Fig. 67). Bald darauf sieht man ihn bereits an einem Ende (Fig. 68, 69) der zum Samenfaden umgewandelten Spermatide. Während der Differenzierungsprozesse der Spermatide läßt sich in ihrem Protoplasma ein sogenannter Nebenkern (Fig. 66—68 *nk*) wahrnehmen, über dessen Genese und Bedeutung die Ansichten noch immer auseinandergehen. Der Kern der Spermatide wird zum Kopf des Spermatozoons, das Protoplasma dagegen zum Schwanz (Fig. 69 und 70).

### b) Morphologie der Spermatozoen.

Nach dieser kurzen Betrachtung der genetischen Umwandlungsprozesse können wir die Morphologie des fertigen Spermatozoons skizzieren. Die allgemeine Gestalt der Spermatozoen bei verschiedenen Tiergruppen ist recht veränderlich. Ein Blick auf die in Fig. 71 reproduzierten Abbildungen zeigt uns die verschiedene äußere Gestaltung der Samenzellen. Der größte Teil der Tiere zeigt in den Spermatozoen die Flagellatenform von größerer oder geringerer Mannigfaltigkeit. In einem jeden solchen Spermatozoon, so verschieden gestaltet es auch sein mag, können einige elementare Bestandteile unterschieden werden, und zwar: der Kopf (Caput), der Hals (Collum) und der Schwanz (Cauda).

Am Kopfe muß ein Vorderstück (abgerundet — Galea, oder zugespitzt — Perforatorium) von einem Hinterstücke unterschieden werden. Das Vorderstück endet oft mit einem Widerhaken.

Der Hals enthält ein Centrosom der Samenzelle und außerdem ein Quantum von heller Zwischensubstanz. Der Hals verbindet den Kopf mit dem Schwanz des Spermatozoons. Der vordere Teil des Schwanzes wird als Verbindungsstück *pars conjunctivalis* bezeichnet, an das sich das Hauptstück (*pars principalis*) anschließt. In dem Hauptstück kann man den Achsenfaden und das ihn umgebende Protoplasma unterscheiden, welches gewöhnlich in Form einer Membran um den Achsenfaden gelagert ist. Dieser reicht noch weiter über das Hauptstück des Schwanzes hinaus, so daß er den dritten Teil des Schwanzes, nämlich das Endstück oder den

Terminalfaden bildet. Wir sehen also, daß wir am Schwanz ein Verbindungs-, ein Haupt- und ein Endstück unterscheiden können.

Spermatozoen, welche nicht fadenförmig aussehen, sondern eine andere Gestalt haben, werden selbstverständlich weitgehende Abweichungen von dem oben skizzierten Schema zeigen; allerdings lassen sich in jedem Spermatozoon der Kern und das Protoplasma als elementare Zellbestandteile nachweisen. Die celluläre Natur der Spermatozoen unterliegt demnach gar keinem Zweifel.

c) Die Form, in welcher die Spermatozoen entleert werden.

Spermatozoen werden bei manchen Formen als solche ohne irgendeine sie einschließende Flüssigkeit entleert. Besonders findet dies bei denjenigen Formen statt, bei welchen sich eine äußere Befruchtung

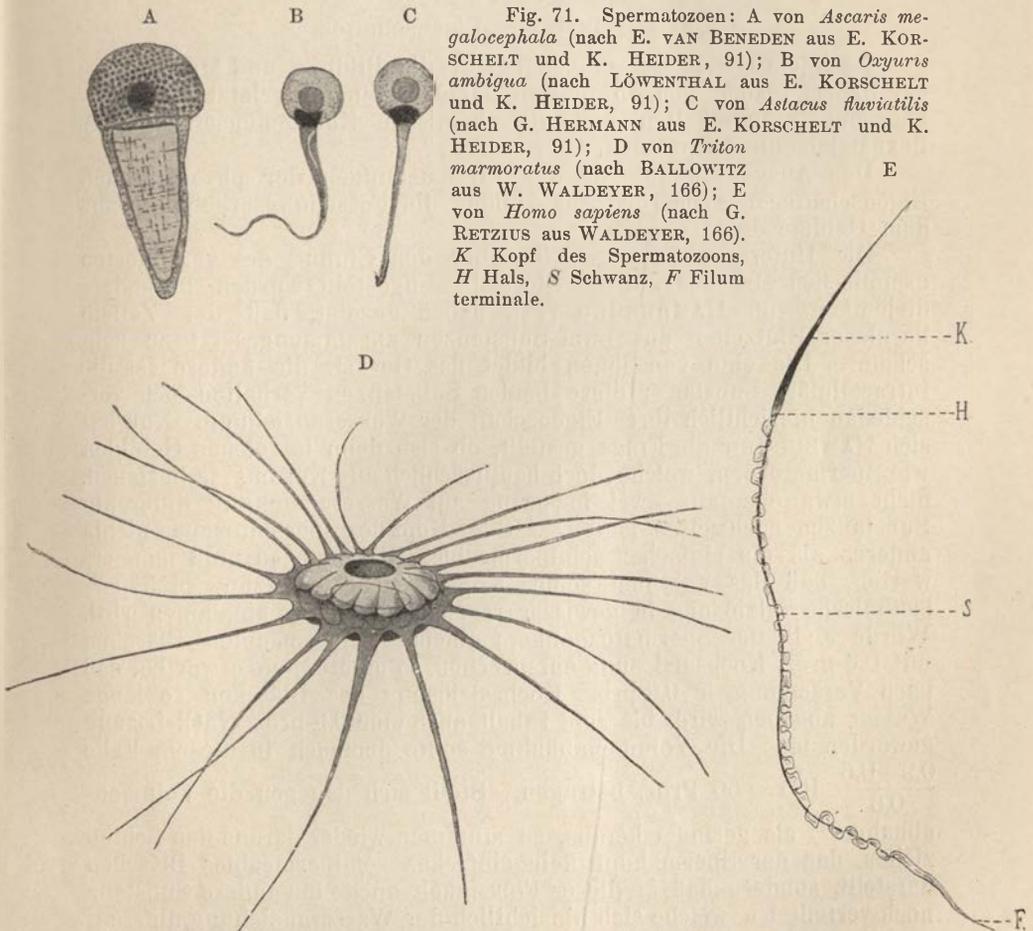


Fig. 71. Spermatozoen: A von *Ascaris megalocephala* (nach E. VAN BENEDEN aus E. KORSCHULT und K. HEIDER, 91); B von *Oxyuris ambigua* (nach LÖWENTHAL aus E. KORSCHULT und K. HEIDER, 91); C von *Astacus fluviatilis* (nach G. HERMANN aus E. KORSCHULT und K. HEIDER, 91); D von *Triton marmoratus* (nach BALLOWITZ aus W. WALDEYER, 166); E von *Homo sapiens* (nach G. RETZIUS aus WALDEYER, 166). K Kopf des Spermatozoons, H Hals, S Schwanz, F Filum terminale.

vollzieht. Bei den höheren Tierformen, bei welchen intravaginale Besamung stattfindet, werden die Spermatozoen zusammen mit der Flüssigkeit entleert, welche das Sekret der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates bildet, und diese Flüssigkeit zusammen mit den Spermatozoen wird als Sperma bezeichnet. In morphologischer Hin-

sicht ist besonders das Sperma des Menschen und der höheren Säugetiere genauer untersucht worden. Außer den Spermatozoen sind im Sperma abgeschuppte Zellen aus dem Ausführungsgang, Spermienkristalle, Amyloidkörperchen, Fett- und Pigmentkörperchen enthalten.

Bei vielen Invertebraten werden die Spermatozoen in den sogenannten Spermatoophoren entleert. Unter Spermatoophore versteht man die Spermatozoenkonglomerate resp. Spermatozoenpakete, welche in der Regel mit einer besonderen Kapsel umhüllt sind. Die Bedeutung, welche den Spermatoophoren bei dem Zeugungsprozeß zukommt, werden wir im Kapitel über Begattung genauer kennen lernen.

## 2. Die physikalischen Eigenschaften und die chemische Zusammensetzung der Spermatozoen.

### a) Physikalische Eigenschaften.

Nachdem wir in der obigen Skizze die Bildung und Morphologie der Spermatozoen kennen gelernt haben, wollen wir jetzt die physikalischen Eigenschaften und die chemische Zusammensetzung der Sexualelemente besprechen.

Den Ausgangspunkt für die Untersuchungen der physikalischen Eigenschaften der Spermatozoen bilden die Forschungsergebnisse aus dem Gebiete der Hämatologie.

Die Untersuchungen, welche über den Einfluß des veränderten osmotischen Druckes auf die Blutzellen angestellt wurden, besonders diejenigen von HAMBURGER (74), haben gezeigt, daß der Zelleib kernloser Blutzellen aus zwei Substanzen zusammengesetzt zu sein scheint. Die eine von ihnen bildet das Gerüst, die andere ist die intracelluläre Substanz; diese beiden Substanzen verhalten sich verschieden hinsichtlich ihrer Eigenschaft der Wasseranziehung. Nun hat sich HAMBURGER die Frage gestellt, ob sich denn in solchen Gebilden wie Spermatozoen, welche doch hauptsächlich aus Kernmasse bestehen, nicht etwa ebenfalls zwei in bezug auf Wasseranziehung differente Substanzen nachweisen lassen. Ist der Kopf des Spermatozoons nichts anderes als ein einfaches semipermeables Bläschen, so muß man erwarten, daß das Volumen seines Kopfes nach Versetzung in hyperisotonische Salzlösung in gewisser regelmäßiger Weise abnehmen wird. Würde z. B. der Spermatozoonkopf einem semipermeablen Bläschen mit 0,6-proz. Kochsalzlösung entsprechen, so müßte man erwarten, daß nach Versetzung in 0,9-proz. Kochsalzlösung das Bläschen so lange Wasser abgeben wird, bis sein Inhalt auch eine 0,9-proz. NaCl-Lösung geworden ist. Die Volumenabnahme sollte demnach in diesem Falle

$$\frac{0,9 - 0,6}{0,6} 100 = 50 \text{ Proz. betragen.}$$

Stellt sich dagegen die Volumenabnahme<sup>1)</sup> als geringer heraus, so muß man wieder daraus den Schluß ziehen, daß der Spermakopf kein einfaches semipermeables Bläschen darstellt, sondern daß in dieser Flüssigkeit auch eine andere Substanz noch verteilt ist, welche sich hinsichtlich der Wasseranziehung different verhält.

HAMBURGER hat das durch Zentrifugieren gewonnene Sediment der Spermatozoen der Frösche mit Kochsalzlösung von verschiedenem osmotischen Druck behandelt und die Volumenabnahme des Sedimentes

1) Vgl. in dieser Beziehung die Kritik von H. KOEPE (86).

bestimmt. Es ergab sich aus diesen Versuchen, daß die Quellung resp. Schrumpfung der Spermatozoiden viel geringer ist, als sie sein sollte, wenn der Spermakopf nichts anderes wäre als nur ein mit gleichartiger Substanz gefülltes Bläschen. Man muß in Spermatozoenköpfen also ebenso wie bei den Blutkörperchen eine Gerüstsubstanz, welche hier ein sehr großes Volumen einnehmen muß, und eine intranukleäre Flüssigkeit annehmen.

#### b) Chemische Zusammensetzung.

Die Literatur über die Chemie der Spermatozoen ist bereits sehr umfangreich.

Ich kann hier wieder nur die elementarsten Punkte berühren und verweise bezüglich der näheren Details und der speziellen Literatur auf die in den „Ergebnissen der Physiologie“ im Jahre 1904 und 1906 von BURIAN veröffentlichten Zusammenstellungen über die Chemie der Spermatozoen (BURIAN, 40 u. 41).

Die epochemachenden Untersuchungen von MIESCHER (122—124 u. a.) haben gezeigt, daß es möglich ist, die chemische Zusammensetzung der Köpfe und der Schwänze von Spermatozoen gesondert zu bestimmen.

Die Isolierung dieser zwei morphologischen Bestandteile der Spermatozoen hat MIESCHER nach zwei verschiedenen Methoden durchgeführt: Die erste von diesem Forscher angewandte Methode bestand in der Behandlung des Spermas mit Essigsäure oder  $\frac{1}{2}$ —1-proz.  $\text{CaCl}_2$  oder  $\text{BaCl}_2$ -Lösung, welche Reagentien die plasmatischen Teile der Spermatozoen lösen, so daß das sich absetzende Sediment fast nur die Köpfe der Spermatozoen enthielt.

Die zweite Methode MIESCHERS bestand im Abzentrifugieren der Spermatozoen, während dessen das Wasser mehrmals gewechselt wurde. Das Wasser löste die Schwänze, und das Sediment bestand auch hier — wie die mikroskopische Kontrolle ergab — aus lauter Köpfchen der Samenzellen.

In späteren Untersuchungen wurden die beiden oben angeführten Methoden von den auf diesem Gebiete arbeitenden Autoren benützt.

Vor der weiteren Verarbeitung werden die isolierten Spermatozoenköpfe mit Alkohol digeriert oder gekocht und sodann mit Aether extrahiert. Im alkoholisch-ätherischen Auszug ist Fett, Lecithin und Cholesterin enthalten, und im Rückstand befindet sich die Hauptmasse der Kernbestandteile der Spermatozoen.

Bei der Besprechung der Bestandteile derjenigen Substanz, aus welcher die Samenköpfe zusammengesetzt sind, müssen die basischen Komponenten und die Nukleinsäuren der Spermatozoenköpfe unterschieden werden.

Zu der Gruppe der basischen Bestandteile gehören die Protamine und Histone.

Die Protamine wurden von MIESCHER durch mehrmalige Extraktion der entfetteten Köpfe der Lachsspermatozoen mit verdünnter Salzsäure gewonnen — und ihre Natur und Eigenschaften später durch die Arbeiten von KOSSEL (92—94) und seinen Schülern genauer erforscht. Durch diese Arbeiten erbrachte man den Nachweis, daß die in den Spermatozoenköpfen entdeckte Substanz eine hochmolekulare Base von eiweißartigem Charakter darstellt. BURIAN (40) gibt bei der Besprechung dieser Arbeiten an, daß die wichtigsten Tatsachen, welche den eiweißartigen Charakter dieses Stoffes beweisen,

darin bestehen, „daß das Lachsprotamin und seine von anderen Fischspermatozoen stammenden Verwandten ein hohes Molekulargewicht besitzen; daß sie gewisse Farben- und Fällungsreaktionen der Eiweißstoffe geben; daß sie endlich durch Säuren und durch Trypsin unter intermediärer Bildung peptonähnlicher Substanzen gespalten werden, wobei als Endprodukte Stoffe entstehen, die sich auch bei der Zersetzung echter Eiweißkörper in größerer oder kleinerer Menge bilden.“

Näheres über die Darstellung, Eigenschaften, Zusammensetzung einzelner Protamine, wie auch über ihre Spaltungsprodukte, in denen Diaminosäuren überwiegen, obschon in neuerer Zeit auch Monaminsäuren festgestellt wurden, kann hier nicht angeführt werden; ich verweise in dieser Hinsicht auf die gründlichen und sehr übersichtlichen Sammelreferate von R. BURIAN (40).

Dank den weiteren Untersuchungen von MIESCHER und besonders denjenigen von KOSSEL und seinen Schülern wurde noch eine andere Substanz von basischen Eigenschaften in den Samenköpfchen der Fische und Echinodermen (MATHEWS, 117) ermittelt, und zwar ist dies ein histonartiger Körper.

Es erscheint nach diesen Untersuchungen naheliegend, daß bei vielen Wirbel- und wirbellosen Tieren an Stelle von Protaminen Histone vorkommen. Besonders sprechen die Untersuchungen von A. MATHEWS (97), welcher die chemische Zusammensetzung des *Arbacia*-Spermas untersuchte, überzeugend dafür, daß die Samenzellen dieses Tieres „kein Protamin oder einen ähnlichen stickstoffreichen Körper enthalten“. Die bisherigen Forschungen haben bereits ergeben, daß die Histone bezüglich ihrer chemischen Zusammensetzung von den Protaminen weit entfernt sind und besonders bezüglich ihres Stickstoffgehaltes den Globulinen und Albuminen näher stehen.

Den Arbeiten von MIESCHER (122—124), ALTMANN (5), SCHMIEDEBERG (143), NEUMANN (128), KOSSEL (92—95) u. a. verdanken wir eine genauere Kenntnis derjenigen Komponenten der Samenköpfe, welche die Eigenschaften der Säuren aufweisen. Den Ausgangspunkt für diese Untersuchungen bildete wiederum die Arbeit von MIESCHER, welcher im Rückstande der nach der Salzsäureextraktion entfetteten Spermatozoenköpfe des Lachses eine gewisse Menge Phosphorsäure gefunden hat. Durch spätere Untersuchungen wurde festgestellt, daß wir es hier mit der Nukleinsäure zu tun haben, und daß dieser Bestandteil in den Spermatozoen sämtlicher Tiere vorzukommen scheint. Unter Nukleinsäure versteht man bekanntlich eine Phosphorsäure, die zum Teil mit Basen, wie Hypoxanthin, Guanin, Adenin, Xanthin usw., kurz gesagt, mit Purinbasen gesättigt ist. Bezüglich der näheren Eigenschaften dieser Substanzen und der eingehenden Besprechung der Literatur verweise ich auf das „Lehrbuch der physiologischen Chemie“ von E. ABDERHALDEN und auf die oben zitierten Referate von R. BURIAN (40, 41).

Außer den im vorhergehenden näher besprochenen wesentlichen Bestandteilen der Spermatozoenköpfe, und zwar den Protaminen resp. Histonen und der Nukleinsäure, müssen in den Samenköpfen noch gewisse organische Verbindungen enthalten sein, die sich durch Gehalt an Eisen auszeichnen. Die bisherigen Untersuchungen haben noch nicht ermittelt, in welchen Substanzen eben das Eisen ent-

halten ist — wir wissen aber, daß es keine Spezialität der Spermatozoen ist, da Eisen sich auch in anderen Geweben des Organismus in den Bestandteilen der Kerne nachweisen läßt. Die eisenhaltige Substanz wurde von MIESCHER als Karyogen bezeichnet.

Die chemische Zusammensetzung der Schwänze der Spermatozoen wurde ebenfalls untersucht; besonders wichtig sind auf diesem Gebiete die Arbeiten von MIESCHER und MATHEWS. Es hat sich aus diesen Untersuchungen herausgestellt, daß das Protoplasma der Samenfäden im Gegensatz zu der Kernsubstanz an mit Aether-Alkohol extrahierbaren fettartigen Substanzen sehr reich ist. Die Analyse der in den Schwänzen enthaltenen Substanzen ergab nämlich: 42 Proz. Eiweiß und 58 Proz. ätherlösliche Stoffe. Das Eiweiß der Schwänze ist koagulierbar und besteht aus O 51,85, H 7,10, N 14,94, S 1,37 Proz. Die fettartigen Stoffe bestehen aus Lecithin, welches den weitaus größten Teil der Fette bildet, außerdem aus echtem Fett und Cholesterin.

Die Bildung der Spermatozoen wurde ebenfalls in chemischer Hinsicht untersucht. Es ist auffallend, daß bei manchen Tieren, wie Lachs, das Wachstum des Hodens, während dessen die Spermatogenese stattfindet, im Hungerzustande erfolgt. Daraus ergibt sich, daß die dem Organismus in der Nahrung zugeführten Nukleoproteide nicht direkt zur Anhäufung der Nukleoproteide der Genitalelemente verwendet werden. Genaue Untersuchungen haben erwiesen, daß auch bei denjenigen Tieren, welche sich während der Spermabildung reichlich füttern, das Nahrungsmaterial zur Bildung der Spermakomponente nicht direkt verbraucht wird. Im Darmsystem erfolgt nämlich eine weitgehende Spaltung der Nahrungsnukleine, und unter dem Einfluß eines endocellulären Fermentes, der Nuklease, wird später in den Geweben noch ein Produkt dieser Spaltung, nämlich die Nukleinsäure, in deren Komponenten weiter gespalten.

In Anbetracht der oben angeführten Tatsachen, wie auch anderer, welche aus der allgemeinen Physiologie hervorgehen, ist einleuchtend, daß bei der Neubildung gewisser Zellgruppen im Organismus diesem Prozeß eine Synthese aus den einfacheren Bestandteilen zugrunde liegen muß. R. BURIAN bespricht die diesbezüglichen Literaturangaben eingehend (vgl. 41, p. 818—831) und kommt zu der Schlußfolgerung: „daß die chemischen Prozesse bei der Entstehung der Spermakerne, soweit bisher bekannt, in keiner Beziehung prinzipielle Abweichungen vom Chemismus der Kernbildung in den somatischen Zellen zeigen: sowohl die vollständige Neubildung der Nukleinsäure und ihrer Bestandteile als auch das durch eigenartig verlaufende Abbauvorgänge bewirkte gelegentliche Auftreten besonders diaminosäurereicher Eiweißpaarlinge sind generelle Züge im Bilde der Zellkernsynthese“ (BURIAN, 41, p. 831).

Wir werden in einem weiteren Kapitel sehen, daß die Kenntnis der Spermatozoenchemie sowohl für die Theorie der Befruchtung wie auch der Vererbung nicht ohne Bedeutung ist.

### 3. Die physiologischen Eigenschaften der Spermatozoen.

Bekanntlich zeichnen sich die Samenfäden durch Bewegungsfähigkeit aus, was wieder die Möglichkeit bietet, ihre Reizbarkeit zu untersuchen. Die Aufgabe, welche die Spermatozoen in der Zeugungsphysiologie erfüllen, beruht auf der Befruchtungstätigkeit resp. auf Uebertragung der väterlichen Charaktere auf die Nachkommen-

schaft. Im Zusammenhang mit dieser Leistungsfähigkeit der Spermatozoen steht die weitere Frage nach der Resistenz derselben gegen die Einwirkung schädlicher Faktoren, welche diese Leistungsfähigkeit der Samenfäden beeinträchtigen können.

#### a) Die Bewegungen der Spermatozoen.

Die von den Spermatozoen ausgeführten Bewegungen wurden gleich bei der Entdeckung derselben beobachtet, und in späteren Forschungen wurde die Art dieser Bewegung, ihre Geschwindigkeit, der Einfluß des umgebenden Mediums und ihr Mechanismus untersucht. Die Untersuchung der Bewegungen bei Spermatozoen gewisser Tierformen (Myriopoden, Decapoden, Nematoden) ergab, daß sie sich durch Einziehen und Ausstrecken der plasmatischen Ausläufer fortbewegen, d. h. man konstatierte hier amöboide Bewegung (O. ZACHARIAS). Doch scheinen diese Bewegungen keine besondere Leistungsfähigkeit in der Lokomotion der Spermatozoen zu erzielen. Dagegen hat die übliche Bewegungsform der flagellatenartigen Spermatozoen bedeutend mehr Ähnlichkeit mit der Flimmerbewegung. Es wurde hier mehrfach die Frage erörtert, ob die Geißel sich in einer Ebene bewegt, oder ob sie eine spiralförmige Bewegung ausführt. v. BRUNN hat bei seinen Untersuchungen Bewegung der Samenschwänze nur in einer Ebene beobachtet, so daß die Bahn einer solchen Bewegung wellenförmig ist. Aus neueren Untersuchungen von ADOLPHI (2—4) geht hervor, daß die Spermatozoen der höheren Tiere sich entweder geradlinig oder spiralförmig bewegen. ADOLPHI hat die Bewegungen der Samenfäden der Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugtiere untersucht und sich überzeugt, daß sie bei manchen Tiergruppen geradlinig schwimmen, also daß sich die Schwänze offenbar wellenartig bewegen müssen, daß dagegen die Spermatozoen anderer Tiere Spiraltouren beschreiben und in diesen Bogenlinien vorwärtschwimmen können. Fig. 72 stellt eine solche von den Maränespermatozoen beschriebene Bahn dar.

Aus dem Vergleich der Figg. 72 und 73 ist auch der Einfluß der Strömung auf die Bewegungsbahn zu ersehen.

Die Geschwindigkeit der Spermatozoenbewegung hängt von der untersuchten Tierart ab. HEIDER und KORSCHALT geben an, daß bei Myriopoden und manchen Decapoden die Bewegungsfähigkeit bei den Spermatozoen gänzlich zu fehlen oder stark herabgemindert zu sein scheint, so daß die Samenfäden auf passive Weise ihr Ziel erreichen. Bei höheren Tieren ist die Geschwindigkeit der Spermatozoenbewegung oft sehr beträchtlich. Neuere Angaben bezüglich der Wirbeltiere liegen von ADOLPHI vor, der die Rheotaxis der Spermatozoen untersuchte. Ich führe hier beispielsweise einige Ziffern nach diesem Autor an: so beträgt bei Fischen, und zwar bei der Maräne (*Coregonus maraena*) die Geschwindigkeit 180  $\mu$ , beim Hecht (*Esox lucius*) bis 100  $\mu$  in der Sekunde, bei Amphibien wurde bei *Rana temporaria* eine Geschwindigkeit von 33  $\mu$  in der Sekunde, bei Reptilien, und zwar bei der Kreuzotter (*Pelias berus*), 60  $\mu$ , bei Vögeln: beim *Gallus domesticus* 17  $\mu$ , bei der Taube (*Columbia livia*) 20  $\mu$ ; bei den Säugern: bei der Maus (*Mus musculus*) ca. 50  $\mu$ , beim Meerschweinchen (*Cavia cavia*) 60  $\mu$  festgestellt. Aus älteren Angaben von HENLE geht hervor, daß die menschlichen Spermatozoen eine 60  $\mu$  lange Bahn in einer Sekunde

zurücklegen. Zu diesen Ziffern muß ich jedoch bemerken, daß die Beobachtungen lange nicht unter denjenigen äußeren Bedingungen unternommen wurden, in denen sich die Spermatozoen vor dem Befruchtungsakt bewegen: es findet ja bei einem beträchtlichen Teil der untersuchten Tiere innere Befruchtung statt; in diesem Fall bewegen sich die Spermatozoen im weiblichen Geschlechtsweg, und da weichen dort sowohl die Temperatur, wie auch andere äußere Bedingungen recht stark von denjenigen ab, unter welchen das Präparat im Laboratorium untersucht wird, besonders wenn die Studien hauptsächlich andere Zwecke verfolgen<sup>1)</sup>.

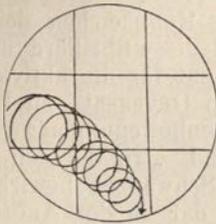


Fig. 72.

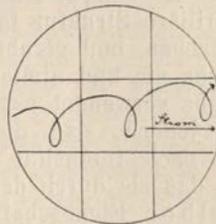


Fig. 73.

Fig. 72. Bahn eines Spermatozoons von *Coregonus maraena* in stromloser Flüssigkeit. Nach ADOLPHI (3).

Fig. 73. Bahn eines Spermatozoons in strömender Flüssigkeit. Nach ADOLPHI (3).

Bevor wir näher den Einfluß der äußeren Faktoren auf die Bewegung der Spermatozoen besprechen, mögen noch einige Bemerkungen über den Mechanismus der Samenfädenbewegung vorausgeschickt werden. In dieser Hinsicht ist man bisher noch nicht ganz im klaren. Der größte Teil der Autoren vertritt die Ansicht, daß die Spermatozoenbewegung mit der Flimmerbewegung analog ist. Man muß jedoch dazu mit GURWITSCH (70) bemerken, daß das Organ der Flimmerbewegung, nämlich die Cilie, „als tatsächlich scharf charakterisierte morphologische Einheit auftritt“, sodaß sich diese Bewegungen nicht weiter zerlegen lassen. Sollte man den Achsenfaden als den aktiven Motor in der Spermatozoenbewegung betrachten, so würde der Achsenfaden der Cilie entsprechen. Nun hat aber E. BALLOWITZ (6—9) in einer Reihe von Arbeiten nachgewiesen, daß eben dem Achsenfaden eine fibrilläre Struktur zukommt, daß er sich durch Mazeration in elementare Fibrillen zerlegen läßt, was also im Gegensatz zu der Cilienstruktur steht. Mit Recht bemerkt also GURWITSCH (70, p. 58 Anm.): „es scheint uns jedoch bis jetzt durchaus nicht klargelegt zu sein, in welcher Weise der Vergleich des Achsenfadens des Schwanzes des Spermiums mit einer Cilie durchgeführt werden kann, wenn auch eine sehr weitgehende Analogie beider Gebilde nicht angezweifelt werden darf“<sup>2)</sup>.

Endlich soll noch erwähnt werden, daß manche Autoren (WALDEYER, BENDA) es als wahrscheinlich betrachten, daß bei den Spermien nicht

1) In den Versuchen von ADOLPHI handelte es sich hauptsächlich um Rheotaxisuntersuchungen.

2) Bezüglich der weiteren Analyse der Flimmerbewegung überhaupt verweise ich auf das Sammelreferat von A. PÜTTER (136) und auf die ausgezeichnete Darstellung dieses Problems in dem schönen Buche von GURWITSCH (70, p. 57—82), sowie auf die Arbeit von KRAFT (96a), ERHARD (38).

nur ein aktiver, sondern auch ein passiver Motor vorhanden ist, welcher „wie eine Treibstange für den Kopf und das Perforatorium wirkt“.

E. BALLOWITZ, welcher die fibrilläre Struktur des Achsenfadens bei sehr vielen Tiergruppen nachgewiesen hat, vertritt die Meinung, daß die Plasmahülle, welche ungemein variabel ist, besonders was ihre Masse, Gestalt und Struktur anbelangt, nicht das Kontraktilitätsorgan bilden kann. Dagegen kann der Achsenfaden, welcher den konstanten Bestandteil der Spermatozoen bildet und welchem die fibrilläre Struktur zukommt, als Träger der Kontraktilität betrachtet werden.

Mit Recht bemerkt dagegen PÜTTER (136), daß es ein Vorurteil ist, die fibrilläre Struktur für ein sicheres Kennzeichen der Kontraktilität anzusehen, und glaubt deshalb, daß diese fibrilläre Struktur des Achsenfadens nie und nimmer als Argument für die aktive Rolle des Achsenfadens verwendet werden darf. Im Gegensatz zu BALLOWITZ glaubt er jedoch, daß die Spermatozoenbewegungen ungemein variabel nach Intensität und Form sind, „wir können also eher annehmen, daß sie durch den Anteil des Schwanzes bewirkt werden, der dieselben Eigenschaften zeigt, so daß in der Anordnung der plasmatischen, als kontraktil anzusehenden Hüllsubstanz direkt eine funktionelle Anpassung im Sinne ROUX zu sehen wäre . . .“ A. PÜTTER ist also der Meinung, daß die Konstanz und Einförmigkeit des Achsenfadens viel besser der Funktion einer passiven Stütze entspricht als der eines Organs, das hoch komplizierte Bewegungen hervorbringen soll. Auch nach BENDA ist der Achsenfaden als passives, der Spiralfaden dagegen als aktives Organ bei der Bewegung der Spermatozoen aufzufassen. Die von ihm in den Spermatozoenschwänzen, und zwar im Spiralfaden, beschriebenen Gebilde, die sogenannten Mitochondria, kommen nämlich auch in der kontraktilen Muskelsubstanz vor, was auch als ein Argument für die Aktivität dieses Fadens gelten kann. Weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete wären sehr wünschenswert.

Die äußeren Faktoren können auf die Bewegung der Spermatozoen in sehr ausgiebiger Weise einwirken. Von der Umgebung, in welcher sich die Samenfäden befinden, ist in gewissen Fällen das Auftreten der Bewegungsfähigkeit abhängig. So hat CANO bei den Decapoden (Dromidengruppe) beobachtet, daß die sonst unbeweglichen Spermatozoen erst, nachdem sie auf passive Weise in die weiblichen Geschlechtswege hineingebracht worden waren, sich hier lebhaft zu bewegen begannen.

In anderen Fällen wird die Beweglichkeit der Spermatozoen durch entsprechende Temperatur begünstigt, dagegen in niedrigerer Temperatur herabgesetzt und die Bewegung nach kurzer Zeit sistiert. In leicht alkalisch reagierenden Flüssigkeiten sollen sich die Spermatozoen besser bewegen. Nach den Untersuchungen von ENGELMANN (57) wird die Flimmerbewegung durch Dämpfe narkotischer Mittel zum Stillstand gebracht. Durch Chloroformätherdämpfe und durch Chloralhydrat (O. und R. HERTWIG, 78) können die Bewegungen der Spermatozoen z. B. zum Stillstand gebracht werden.

Außer der chemischen Natur der Lösungen, welche die physiologischen Eigenschaften der Samenfäden beeinflussen, kommt hier auch noch ihre Konzentration, resp. ihr osmotischer Druck in Betracht. Das war bereits aus älteren Angaben von MOLESCHOTT

und RICCHETTI (125), sowie aus den Untersuchungen von KÖLLIKER bekannt, da diese Autoren festgestellt haben, daß der Einfluß verschiedener Salzlösungen auf die Bewegungen der Spermatozoen in hohem Grade von der Konzentration der Lösungen abhängig ist.

Später hat GALEOTTI Experimente angestellt, um die Grenzen des maximalen osmotischen Druckes zu bestimmen, welchen die Spermatozoen verschiedener Tiergruppen vertragen. Diese Versuche ergaben, daß diese Grenze für verschiedene Tierarten verschieden ist, daß sie sich demnach als eine spezifische biologische Eigenschaft erweist, welche von der Species abhängt. Es hat sich weiter herausgestellt, daß die Samenfäden derjenigen Tiere, bei denen eine innere Begattung stattfindet, bedeutend weniger widerstandsfähig gegen den veränderten osmotischen Druck sind, als die Spermatozoen von Tieren mit äußerer Befruchtung. Nach GALEOTTI wäre also anzunehmen, daß die größere Widerstandsfähigkeit des Spermatozoonplasmas gegen Veränderungen des osmotischen Druckes durch Anpassung erworben wurde, in ähnlicher Weise, wie die Anpassung der lebenden Materie an die höhere oder niedrigere Temperatur stattgefunden haben muß.

Außere Faktoren können also, wie wir gesehen haben, die Bewegungsfähigkeit der Spermatozoen beeinflussen, außerdem aber können sie auch auf die Richtung der Spermatozoenbewegung bestimmend wirken. Ein Teil dieser Eigenschaften hat auch für den Befruchtungsprozeß, wie wir weiter unten sehen werden, große Bedeutung.

#### b) Bewegungsrichtende Wirkungen bei Spermatozoen.

a) Rheotaxis gehört bekanntlich zu denjenigen Eigentümlichkeiten der lebendigen Materie, die sich durch Bewegungsreaktion auf einseitige Aenderung der Druckwirkung äußert. Diese einseitige Druckwirkung wird hier durch den sanften Strom der sich bewegenden Umgebungsflüssigkeit ausgeübt. Rheotaxis, welche schon früher an Myxomyceten und an Infusorien beobachtet wurde, ist später auch bei Spermatozoenbewegungen beschrieben worden. An Spermatozoen wurde diese Erscheinung von ROTH (141), HANSEN (75 a), LOTT (114 a), WINTERSTEIN<sup>1)</sup> und besonders von ADOLPHI (2—4) an umfangreichem Material durchgeführt. Aus allen diesen Versuchen geht hervor, daß die Spermatozoen, welche sich in bewegender Flüssigkeit finden, sich in derselben gegen den Strom bewegen, vorausgesetzt, daß dieser nicht zu stark ist. Nach den Beobachtungen ADOLPHIS bewegen sich die Spermatozoen der Taube in ruhiger Flüssigkeit nach allen möglichen Richtungen lebhaft, die Bewegung hat jedoch „den Charakter der Unentschlossenheit; sie schwingen sehr lebhaft hin und her, kommen aber nur wenig von der Stelle und ändern die Richtung, in der sie schwimmen, beständig“. Wird eine schwache Strömung in der Flüssigkeit durch einen aus Fließpapier zurechtgeschnittenen Sauger, der am Rande des Präparates wirkt, hervorgebracht, so ändert sich das Verhalten der Spermatozoen mit einem Schlage: die allermeisten schwimmen jetzt gegen den Strom, wobei sie oft eine ganz beträchtliche Geschwindigkeit entfalten. Diese Wirkung des Stromes

1) Die Angabe über die nicht publizierten Untersuchungen von WINTERSTEIN findet sich in VERWORN'S Allgem. Physiologie (165 a), p. 525.

auf die Richtung der Spermatozoenbewegung läßt sich jedoch nur bei denjenigen Tieren beobachten, bei denen sich die Spermatozoen geradlinig bewegen. Auf Spermatozoen, welche beim Schwimmen Spiralen beschreiben, kann man diesen bestimmenden Einfluß des Stromes nicht konstatieren. Solche Spermatozoen beschreiben meist weite Bogenlinien, gerade so häufig mit dem Strome, wie gegen den Strom, nur die Bahn des Spermatozoons ist natürlich eine Resultante von Strom und Eigenbewegung, was aus dem Vergleich der Fig. 72 mit Fig. 73 deutlich hervorgeht.

Die Tatsache, daß eine schwache Bewegung des umgebenden Mediums auf die Spermatozoen gewisser Tierformen einen bewegungsrichtenden Einfluß ausübt, ist bei denjenigen Formen, die sich durch innere Befruchtung auszeichnen, nicht ohne Bedeutung. Bekanntlich sind der Uterus und die Eileiter mit Flimmerepithel bedeckt und durch die Cilien dieses Epithels wird die Bewegung der die Schleimhaut bedeckenden Flüssigkeit veranlaßt. Da die Richtung dieses Stromes nach außen geht, kann dieser schwache Strom von richtendem Einfluß auf die Spermatozoen sein, die sich infolgedessen gegen die Eierstöcke bewegt. In dieser Beziehung liegen auch direkte Beobachtungen von KRAFT (96a) vor. Dieser sah die Spermatozoen eines 24 Stunden zuvor getöteten Kaninchens bei 30° nur schwache Bewegungen ausführen. Dieselben Spermatozoen zeigten auf ein Stückchen der Tube einer Kuh gebracht eine überraschende Lebendigkeit, offenbar unter dem Einfluß der Flimmerbewegung. Vielen von diesen Samenfäden gelang es „sich stromaufwärts zu schaffen, wobei sie sich meist ziemlich knapp an den flimmernden Saum hielten“. Es ist ohne weiteres klar, daß diese Eigenschaft der Samenfäden bei dem Typus der äußeren Befruchtung für diesen Prozeß bedeutungslos ist.

β) Thigmotaxis, das ist die Bewegungsreaktion, die sich bei dem Kontakt der lebendigen Substanz mit festen Körpern äußert, wurde von DEWITZ (51) bei den Samenfäden der Küchenschabe *Periplaneta orientalis* beobachtet. Die Spermatozoen dieser Blattide, welche unter dem Deckglas am Objektträger in physiologischer Kochsalzlösung beobachtet werden, sammeln sich an der unteren und oberen Seite des Präparates, bleiben also stets im Kontakt mit dem festen Körper (Glas), während die übrige Flüssigkeit von Spermatozoen vollständig frei bleibt. MASSART (116) hat beim Frosch das Haftenbleiben der Samenfäden an allen festen Körpern festgestellt. Er hat seine Beobachtungen an Spermatozoen im hängenden Tropfen ausgeführt. Es ist beachtenswert, daß die toten Spermatozoen sich in dieser Hinsicht anders verhalten, sie bleiben nämlich in der Mitte des Tropfens stehen, halten sich also von allen festeren Körpern fern. MASSART (116) schließt daraus, daß kompakte Substanzen auf lebende Spermatozoen anlockend wirken.

Auch DUNGERN (54) hat an den Spermatozoen der Echiniden und Asteriden festgestellt, daß sie im Kontakt mit festen Körpern ein eigentümliches Verhalten zeigen. Er hat die Spermatozoen dieser Tiere in dem Momente beobachtet, wenn sie die Gelatinekügelchen berühren. „Die Spermatozoen sammeln sich nach kurzer Zeit auf der die Flüssigkeit begrenzenden Oberfläche ebener oder kugelförmiger Körper an und beschreiben hier fortgesetzt kleine Kreise. Die

Drehungsrichtung kann dabei bei sämtlichen die gleiche sein, sie erfolgt bei den Samenfäden von *Arbacia pustulosa* und *Echinus microtuberculatus* ebenso wie bei denen der großen Küchenschabe immer umgekehrt wie der Uhrzeiger, wenn man von der Flüssigkeit aus auf die Grenzfläche blickt.“

Die Erscheinungen der Thigmotaxis habe ich selbst mehrmals bei den Echinodermenspermatozoen beobachtet, wenn man dieselben in Kontakt mit den Eiern fremder Tierklassen bringt. Man sieht dann, wie sich die Samenfäden um diese Eier ansammeln, und bei Berührung der Eioberfläche regelmäßige Bewegungen ausführen. Auch die Versuche von BULLER (38), auf die ich später noch eingehen werde, scheinen das Vorhandensein von Thigmotaxis bei Echinodermen zu bestätigen.

γ) Chemotaxis, das ist die bewegungsrichtende Wirkung von verschiedenen chemischen Stoffen auf die lebende Materie, wurde schon mehrfach an pflanzlichen und tierischen Spermatozoen genau untersucht.

Den Ausgangspunkt für die Forschungen auf diesem Gebiete bilden die klassischen Experimente des Botanikers PFEFFER (132), welcher seine Versuche an Farnen angestellt hat. Er beobachtete, daß die Spermatozoiden der Farne im Wasser geradlinige Bewegungen ausführen; befindet sich jedoch das Archegonium in der Nähe, so machen sie eine plötzliche Drehung gegen dessen Eingang, dringen in seinen Hals ein, wonach die Kopulation mit dem Eikern erfolgt. Diese Beobachtung legt die Vermutung nahe, daß von den Archegonienzellen gewisse Substanzen produziert werden, welche auf die Spermatozoen anlockend wirken. Um die Richtigkeit dieser Hypothese festzustellen, hat PFEFFER (132) verschiedene Substanzen in bezug auf ihre bewegungsrichtende Wirkung geprüft. Positive Resultate hat er bei den Farnspermatozoen mit Apfelsäure erhalten. Die Experimente wurden folgendermaßen angestellt. An einer Seite zugeschmolzene mit Apfelsäurelösung gefüllte Glaskapillaren wurden ins Wasser gelegt, in welches der Forscher Farnspermatozoiden eingebracht hatte. Betrug die Konzentration der Apfelsäure 0,01—0,5 Proz., so konnte PFEFFER feststellen, daß die Spermatozoen in die Glaskapillaren eindringen, so daß sich in kurzer Zeit eine ansehnliche Anzahl derselben in den Kapillaren ansammelte. Daraus kann man den Schluß ziehen, daß die Apfelsäure in bestimmter Konzentration eine anlockende also positiv-chemotaktische Wirkung auf die Spermatozoen ausübt. Es könnte gegen diese Versuche der Einwand erhoben werden, daß hier nicht die chemische Substanz als solche einwirkt, sondern daß der bewegungsrichtende Reiz auf die Diffusion der Apfelsäure aus den Kapillaren zurückzuführen ist. Wenn man jedoch beachtet, daß die Spermatozoen sich durch Anwendung anderer chemischer Substanzen in ihren Bewegungen nicht beeinflussen ließen, so kann dieser eventuelle Einwand als vollkommen widerlegt gelten. Solche Versuche mit negativem Erfolg wurden von PFEFFER mit Ammoniumnitrat, Calciumchlorid, verschiedenen Zuckerarten, Asparagin usw. gemacht.

Aehnliche Erscheinungen wie mit der Apfelsäure können auch mit solchen Verbindungen erreicht werden, in denen eine solche Sub-

stanz als Ion enthalten ist, während z. B. der Diäthylester der Apfelsäure, in dem diese nicht als Ion vorhanden ist, keine chemotaktische Wirkung auf die Spermatozoen ausübt. Eine stärkere Konzentration der Acidität (auch bei Anwendung von Apfelsäure) und eine stärkere Alkalinität der Substanzen, hat nur eine Repulsion der Spermatozoen zur Folge. Es ist jedoch schon aus diesen klassischen Versuchsergebnissen zu erschließen, daß die Samenfäden nicht mit einem Reaktionsvermögen ausgestattet sind, das ihnen ermöglicht, alle schädlichen Medien zu vermeiden. PFEFFER (132) hat sich z. B. überzeugt, daß, wenn neben der positiv chemotaktischen Apfelsäure sich in der Kapillare noch Sublimat befindet, die Spermatozoen trotzdem in die Kapillare eindringen, wo sie selbstverständlich absterben.

Für die Spermatozoen anderer Arten haben sich auch andere Substanzen (so z. B. für Laubmoose Rohrzucker), als chemotaktisch wirksames Reizmittel erwiesen. Die chemotaktischen Eigenschaften der Spermatozoen bei den Pflanzen wurden später von anderen Autoren bestätigt und erweitert. So hat BULLER (37) an Spermatozoen einer Farnpflanze, *Gymnogramme Martensii*, positive Chemotaxis gegen verschiedene K- und Rb-Salze konstatiert und hat diese Reizwirkung den Metallionen K und Rb zugeschrieben. SHIBATA (147) stellte Versuche an *Isoetes*-Spermatozoen, sodann an *Salvinia* und *Equisetum* an, BRUCHMANN (36) untersuchte die Chemotaxis bei *Lycopodium*-Samenfäden und LINDFORSS (101) ebenfalls bei *Equisetum*.

Die wichtigsten Resultate, welche in der Tat unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete bedeutend vertiefen, sind die der neuesten Arbeit von SHIBATA (150), welcher an Spermatozoiden von *Equisetum*, *Isoetes*, *Salvinia*, *Osmunda* und *Gymnogramme* mit verschiedenen chemischen Substanzen Versuche ausgeführt hat. SHIBATA prüfte hier zuerst in seinen gründlichen Untersuchungen die bewegungsrichtende Wirkung vieler organischer Säuren (wie Oxalsäure, Malonsäure, Bernsteinsäure, Apfelsäure, Weinsäure, Traubensäure u. a.), sodann die der Metallionen, der H- und OH-Ionen und studierte ferner auch die Reizwirkung der Alkaloide und anderer organischer Basen. Bei diesen Forschungen handelte es sich um Ermittlung, welche chemischen Gruppen der untersuchten Substanzen hier wirksam sind und ob wir es hier mit einer oder mehreren Arten der Sensibilität zu tun haben. Bei dieser Untersuchung stützte sich SHIBATA auf die Feststellung der Relation zwischen Reiz- und Reaktionsgröße. Schon PFEFFER (132) hatte festgestellt, daß sich bei Chemotaxis von Farnsamenfäden und Bakterien ein dem WEBERSchen Gesetz analoges Verhältnis zwischen Reiz- und Reaktionsgröße konstatieren läßt. Dieses WEBER-FECHNERSche Gesetz: „Bei Zunahme des Reizes in geometrischer Progression wächst die Reaktion in arithmetischer Progression und dementsprechend ist die Reaktion proportional dem Logarithmus des Reizes“ — findet hier vollständige Anwendung. Nachdem SHIBATA (150) in mehreren Versuchen diese PFEFFERSche Entdeckung bestätigt hatte, konnte er auf Grund dieses Gesetzes tiefer in das Wesen der ganzen Reizerscheinung eindringen. Bei weiterer Fragestellung nämlich stützte er sich auf die von ROTHERT (142) festgestellte Tatsache, daß manche lebende Körper (in der ROTHERTSchen Arbeit *Amylobacter*) sich nicht durch eine einzige Reizbarkeit auszeichnen, sondern daß die Reizbarkeitserscheinungen auf zwei verschiedene gesonderte Sensi-

bilitäten zurückgeführt werden müssen. Davon hatte sich ROTHERT überzeugt, indem er bei seinem Untersuchungsobjekt feststellte, daß die zwei chemotaktisch wirksamen Körper, Aether und Fleischextrakt, keine gegenseitige Abstumpfung der Reizbarkeit bewirken. Diese Untersuchungsmethode wandte SHIBATA auf Spermatozoen an und da die Anwendung des WEBERSchen Gesetzes auch die Entscheidung über eventuelle Abstumpfung zuließ, so konnte er auf Grund dieser Versuche auch die Frage nach der Anzahl der Sensibilitäten der Spermatozoen ermitteln. Aus diesen sehr geistreich angestellten Versuchen geht nun hervor, „daß man bei den Pteridophyten-samenfäden drei Kategorien von chemotaktischen Sensibilitäten unterscheiden muß, und zwar:

- 1) die Sensibilitäten für die Anionen der Apfelsäure und der verwandten chemotaktisch wirksamen Dikarbonsäuren;
  - 2) diejenigen für OH-Ionen (nur *Isoetes*);
  - 3) diejenige für die Kationen (Metall- und H-Ionen) und Alkaloide.
- Diese Sensibilitätenkategorien sind voneinander gänzlich unabhängig, obschon sie mehr oder minder gemeinsame Züge aufweisen.“

So wichtig auch die hier beschriebenen Versuche für die Physiologie der pflanzlichen Spermatozoen sind, so ist in den bisherigen diesbezüglichen Experimenten noch kein direkter Beweis erbracht worden, daß diese physiologische Eigentümlichkeit der Samenfäden bei dem Zeugungsprozeß verwertet wird. Es ist ja sehr verlockend anzunehmen, daß die Tatsache der Chemotaxis der Spermatozoen eine große Bedeutung bei der Befruchtung habe. Das Herankommen der Spermatozoen zu den Eiern könnte eben darauf zurückgeführt werden. Es ist hier jedoch zu beachten, daß die definitive Entscheidung dieses Problems erst dann möglich erscheint, wenn die chemotaktisch auf die Spermatozoen wirkenden Substanzen in den Eiern nachgewiesen worden sind, oder wenn man festgestellt hat, daß die Eier solche Substanzen auszuscheiden vermögen.

Bisher war nur von Chemotaxis bei pflanzlichen Spermatozoen die Rede. So gründlich und streng analytisch durchgeführte Versuche liegen bisher bei tierischen Objekten nicht vor. Sie wären sehr wünschenswert. Was auf diesem Gebiet bisher geleistet wurde, hat man mehr vom Standpunkte der Physiologie der Zeugung als von dem der Physiologie der Reizbarkeit der Spermatozoen unternommen. J. MASSART untersuchte das Verhalten der Samenfäden des Frosches hinsichtlich ihrer Beeinflussung durch das Ei derselben Species. Er bediente sich dabei der Methode PFEFFERS und brachte in die Kapillaren eine aus zerquetschten Froscheiern bereitete Substanz. Nie wurde jedoch dabei ein Eindringen der Spermatozoen in die Röhrchen beobachtet. Auch verschiedene von ihm auf die chemotaktische Wirkung hin geprüfte Substanzen ergaben ebenfalls negative Resultate. MASSART glaubt aus seinen Versuchen schließen zu können, daß die Eier der Frösche keine Substanzen ausscheiden, welche auf die Spermatozoen exzitierend wirken können.

Ich glaube nicht, daß man auf Grund der Versuche von MASSART (116) die Ausscheidung der chemotaktisch wirksamen Substanzen durch das Ei in der Tat ausschließen müßte. Bei der Zerquetschung wurde natürlich die Organisation der Eier vollkommen zerstört und es ist nicht ausgeschlossen, daß die Produktion der chemotaktisch auf die

Spermatozoen wirkenden Substanz mit der ungestörten Organisation der Eier zusammenhängt.

Sehr wichtig auf diesem Gebiete sind ferner die von R. BULLER (38) erhaltenen Resultate, welcher seine Versuche an Echinodermen anstellte, und zwar bei allen Klassen dieser Art (*Echinoidea*, *Asteroidea*, *Ophiuroidea*, *Holothuroidea*, *Crinoidea*). Er ging dabei von der Voraussetzung aus, daß, wenn die Eier gewisse chemotaktisch wirkende Substanzen produzieren, diese sich in dem die Eier umgebenden Wasser sammeln müssen, da sonst ihre Wirkung auf gewisse Entfernung hin undenkbar wäre. Er beließ also die Eier von *Arbacia*, *Sphaerechinus* und *Echinus* in einer kleinen Seewassermenge 2—12, meist aber 6 Stunden lang, filtrierte es sodann und füllte damit die Kapillaren. Diese Glasröhrchen wurden nachher in kleine, Seewasser enthaltende Schalen gebracht, in welche Spermatozoen gebracht wurden. Es zeigte sich, daß das in den Kapillaren enthaltene Wasser keinerlei Einfluß auf die Bewegungsrichtung der Spermatozoen ausübte. Auch die mit verschiedenen anderen Substanzen, wie Asparagin, Glycerin, Zucker, Kaliumnitrat, Alkohol, Diastasen, Peptonen usw. angestellten Experimente ergaben ganz negative Resultate.

BULLER (38) machte auch die Beobachtung, die ich aus eigener Erfahrung bestätigen kann, daß sich Spermatozoen der Echiniden oft massenhaft um unreife, also bei Echiniden nicht befruchtungsfähige Eier (resp. um die Ovocyten) ansammeln. Er fand auch, daß die mit Osmium abgetöteten Eier ebenfalls von Samenfäden angegriffen werden.

Die Spermatozoen der Echiniden schwimmen nach der Angabe BULLERS, wenn sie mit keinem festen Gegenstand in Kontakt geraten,

in Spiralen. Gelangen sie jedoch z. B. auf eine Glasoberfläche, so verändern sie sofort ihre Bewegungsart; sie bleiben mit den Köpfchen an dem Glas haften und führen mit den Schwänzen zirkuläre Bewegungen aus. Ein solches Spermatozoon, welches einmal z. B. ein mikroskopisches Deckgläschen berührt hat, ist nicht imstande, es wieder zu verlassen und bewegt sich nur längs seiner Oberfläche. Wenn ein Spermatozoon die das Ei umgebende gallertige Hülle berührt, so gibt es die spiralförmige Bewegung auf, bewegt sich nun in fast genau gerader Richtung fort (take an almost perfectly radial course) und in den meisten Fällen werden dadurch die Spermatozoen in Berührung mit der

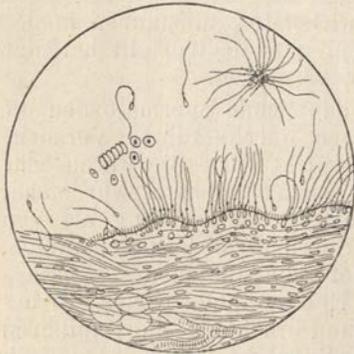


Fig. 74. Die Spermatozoen des *Hur.* des chemotaktisch durch die Tubar- und Uterusschleimhaut gereizt. Nach O. Löw (110a).

Eiperipherie gebracht. Dringen jedoch die Samenfäden in tangentialer Richtung in die Gallerte ein, so kommt es vor, daß sie auf der anderen Seite der Gallerte aus ihr wieder heraustreten, was als Beweis dafür gelten kann, daß das Ei nicht einmal die in seiner Gallerte sich befindenden Spermatozoen anzulocken vermag. Die Erscheinung des Durchdringens der Spermatozoen durch die Gallerte ließe sich nach BULLER vielleicht mit der Stereotaxis in Zusammenhang bringen,

jedoch ist nach diesem Autor eine vollkommen mechanische Erklärung dieser Prozesse nicht möglich.

Die chemotaktischen Eigenschaften wurden sodann bei höheren Tieren untersucht, ohne daß jedoch die chemotaktisch wirkenden Substanzen näher bestimmt wären. Derartige Experimente wurden von O. Löw (110a) ausgeführt. Er prüfte die chemotaktische Wirkung der Schleimhäute aus verschiedenen Teilen der ableitenden Geschlechtswege auf die Spermatozoen derselben Tierart (Ratte, Kaninchen). Das Experiment wurde derart angestellt, daß gleichzeitig mehrere Gewebe des Geschlechtsapparates auf die Spermatozoen einwirken konnten; man war dadurch imstande, auch die relative, chemotaktische Wirksamkeit verschiedener Organe zu beurteilen. Die Spermatozoen wurden in physiologischer Kochsalzlösung und bei 37° untersucht und man fand, daß die chemotaktische Wirkung verschiedener Gewebe durchaus nicht gleich ist. Die Scheideschleimhaut wirkte schädlich, die Uterin- und Tubarschleimhaut dagegen sehr stark chemotaktisch auf die Spermatozoen, so daß die Spermatozoen sich auf solcher Schleimhaut wie ein Belag anschniegten (vgl. Fig. 74).

### c) Beständigkeit der physiologischen Eigenschaften der Spermatozoen.

Diese wurde bisher in drei Hauptrichtungen untersucht, und zwar kommt hier in Frage die Befruchtungs- und Vererbungs-fähigkeit, wie auch die Beweglichkeit der Samen-fäden. Was die Befruchtungs- und Vererbungs-fähigkeit betrifft, so ist dieses Problem von prinzipieller Wichtigkeit für die Vererbungslehre, da sehr oft in der Literatur die Angaben erscheinen, daß die Uebertragung der väterlichen Eigenschaften von dem Zustande abhängt, in welchem sich die Spermatozoen befinden. Wäre diese Vermutung richtig, so könnten wir nach Belieben die Prävalenz der männlichen oder der weiblichen elterlichen Charaktere bei der Nachkommenschaft hervorrufen. Betrachtet man das Geschlecht als erbliches Merkmal, so könnte dadurch auch das männliche oder das weibliche Geschlecht bei den Nachkommen hervorgerufen werden. Wir haben bereits im Kapitel über die Geschlechts-genese gesehen, daß diese Vermutung in der Tat zahlreichen Hypothesen zugrunde liegt. Ist sie aber berechtigt? Sehr gründliche Untersuchungen hat C. HERBST (77) in dieser Richtung durchgeführt. Die Echinidenspermatozoen wurden auf verschiedenste Weise künstlich geschädigt, z. B. durch Süßwasser, Natronlauge, kalkfreies Seewasser, Temperatur usw. und alle diese Versuche, durch Schädigung der Geschlechtsprodukte die Fähigkeit der letzteren, elterliche Eigenschaften zur Entfaltung zu bringen, in merklicher Weise abzuschwächen, sind sämtlich negativ ausgefallen. Solange die Spermatozoen ihre Befruchtungsfähigkeit bewahren, vermögen sie auch die Eigenschaften ihres Erzeugers auf die Nachkommenschaft zu übertragen.

Die Zeit, durch welche die Spermatozoen ihre Befruchtungsfähigkeit erhalten, fällt ungefähr zusammen mit der Dauer ihrer Beweglichkeit. In dieser Hinsicht wurde bereits von O. und R. HERTWIG an Echinodermen die Beobachtung gemacht, daß sie nach 24 Stunden dauerndem Aufenthalt im Seewasser ihre physiologischen Eigenschaften beibehalten. Diese Beobachtung wurde später von T. BOVERI (vgl. in dieser Beziehung die Arbeit von SCHMIDT, 144) u. a. bestätigt. Fr. J. BURY untersuchte in meinem Laboratorium die Abhängigkeit

*Wie lange die Spermatozoen  
bewahren, auch ohne die  
diese durch...*

*Ich denke, daß diese  
Erklärung... ist...*

*24 Stunden...  
...nach...*

der Dauer der Bewegungen und der Befruchtungsfähigkeit von der Temperatur des umgebenden Mediums bei den Spermatozoen von *Strongylocentrotus lividus* und fand, daß die Spermatozoen ihre Befruchtungs- und Bewegungsfähigkeit bei tieferer Temperatur länger behalten. So wurde festgestellt, daß, wenn bei 16—17° die Samenfäden nach ungefähr 36 Stunden zugrunde gehen, sie beim Aufenthalt bei der Temperatur von 0° noch nach sieben Tagen befruchtungsfähig bleiben. Die mit solchen Spermatozoen besamten Eier bewirken sofort die Bildung der Befruchtungsmembran. Auch die Bewegungsfähigkeit dieser Spermatozoen erweist sich als ganz unbeeinträchtigt<sup>1)</sup>.

Bei den Insekten wurde festgestellt [DZIERZON, 55, 56, v. SIEBOLD und LEUCKART<sup>2)</sup>], daß z. B. im *Receptaculum seminis* der Bienenkönigin das bei einmaligem Coitus eingeführte Sperma über 3 Jahre im befruchtungsfähigen Zustande verweilen kann.

Bei Vögeln wurden diesbezügliche Untersuchungen von D. BARFURTH (10) und seinem Schüler LAU (97) angestellt. Zu diesem Zwecke wurden die Hähne kastriert und nach einiger Zeit geschlachtet und ihre Samenleiter auf den eventuellen Gehalt der Spermatozoen untersucht. Die Untersuchung ergab, daß noch am 24. Tage im Samenleiter Spermatozoen enthalten waren. Wenn nun auch durch dieses Resultat über die Lebensdauer der Spermatozoen im Eileiter des Huhns direkt nichts ausgesagt wird, so dürfen wir nach BARFURTH (10) doch indirekt den Schluß ziehen, daß die Spermatozoen des Hahns auch in der Tube des Huhns dieselbe Lebensdauer haben werden. Auf Grund weiterer Untersuchungen, und zwar der Eier von Hennen, die nach einer Begattung isoliert wurden, kommt BARFURTH zu der Ueberzeugung, daß man erst die Eier, die nach dem 40. Tage der Isolierung vom Hahn gelegt wurden, sicher als unbefruchtet ansehen kann.

Bei Säugetieren bewahren die Spermatozoen ihre Lebhaftigkeit bedeutend länger, wenn sie in den weiblichen Geschlechtswegen verweilen. Es ist längst bekannt (BENECKE, 15), daß bei der Fledermaus die Begattung im Herbst, die Befruchtung der Eier dagegen erst im Frühjahr stattfindet, so daß sich die Spermatozoen durch den ganzen Winter im Uterus des Weibchens aufhalten. Bezüglich des menschlichen Spermas ist nur die Beobachtung von DÜRSEN ganz glaubwürdig, welcher bei einem operativen Eingriff lebende Spermatozoen im Eileiter fand, obschon sich die Patientin seit 9 Tagen in der Klinik befand und nach ihren Angaben der letzte Coitus vor 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Wochen stattgefunden haben sollte. Es ist dagegen ohne weiteres klar, daß die Lebens- und Bewegungsfähigkeit der Spermatozoen bedeutend kürzer dauert, wenn die äußeren Bedingungen sich abnorm verändern. So sistieren z. B. die Bewegungen der menschlichen Samenfäden außerhalb des Organismus bedeutend schneller, was mit dem Austrocknen des Spermas im Zusammenhang steht. Die Temperaturerniedrigung hat hier aller Wahrscheinlichkeit nach keinen Einfluß, da aus der neuesten Arbeit von IWANOW (79), welcher Spermatozoen des Hundes in einer feuchten Kammer bei 2° C hielt, sich ergibt, daß dieselben sehr lange leben können; er fand, daß sie sich 8 Tage lang bewegten. Der genannte Autor macht auch darauf aufmerk-

1) Die Arbeit von J. BURY wird demnächst im Arch. f. Entw.-Mech. erscheinen.

2) Vgl. vorhergehendes Literaturverzeichnis p. 567 u. 568.

sam, daß regelmäßiger Gaswechsel für die Lebensdauer von Bedeutung ist. Diese Behauptung ist jedoch bisher noch nicht bewiesen.

#### 4. Die sekundären Geschlechtsmerkmale der männlichen Individuen und ihr Verhältnis zu den Geschlechtsdrüsen.

Wir haben bereits früher darauf hingewiesen, daß das wesentliche Geschlechtskriterium, wie eben erwähnt wurde, in der Fähigkeit zur Produktion der männlichen Geschlechtselemente besteht. Ich habe im vorhergehenden die Prozesse der Spermatogenese kurz geschildert und sodann die chemischen und physiologischen Eigenschaften der Sexualelemente besprochen. Jedoch ist damit das ganze Geschlechtsproblem der männlichen Individuen noch nicht erledigt. Direkte Beobachtung lehrt, daß die männlichen und die weiblichen Individuen sich nicht nur durch die Art der Geschlechtsdrüsen unterscheiden, welche den Organismus zur Produktion einer bestimmten Kategorie der Sexualelemente befähigen, sondern daß auch ein ganzer Komplex von morphologischen, physiologischen und psychologischen Eigenschaften mit der bestimmten Art der Geschlechtsdrüse zusammen aufzutreten scheint. Diese Charaktere nennen wir bekanntlich sekundäre Geschlechtscharaktere. Es ist weiter aus täglicher Erfahrung bekannt, daß männliche Individuen, welche ihre Geschlechtsdrüsen auf künstlichem Wege eingebüßt haben, welche also nicht imstande sind, ihre Geschlechtstätigkeit auszuüben, gewisse oft weitgreifende Abänderungen in ihrer Struktur und physiologischen Beschaffenheit aufweisen. Es drängt sich die Frage nach dem Zusammenhang zwischen den primären und den sekundären Charakteren im männlichen und weiblichen Geschlecht auf. Wir wollen uns hier nur mit den männlichen Individuen beschäftigen. Die erste Frage betrifft hier die Genese der sekundären Geschlechtscharaktere. Diese Frage wurde in sehr treffender Weise neuerdings von J. MEISENHEIMER (118) präzisiert. Es muß hier — sagt er — die Frage beantwortet werden, ob außer der Entwicklung der Keimdrüse „die übrigen Teile des Genitalapparates sowie die somatischen und psychischen sekundären Sexualcharaktere in ihrer Differenzierung abhängig sind von jener primären Bestimmung der Keimdrüse, oder ob der Impuls, welcher für ihre Ausbildung zum männlichen oder weiblichen Geschlecht entscheidend ist, ebenfalls unmittelbar von der jungen Keimzelle ausgeht, ob also ihre Bestimmung von vornherein eine ebenso primäre ist, wie diejenige der Geschlechtsdrüse“.

Interessant ist ferner noch die eventuelle Frage, auf welche Weise dieser Einfluß auf den Organismus ausgeübt wird. Die zur Lösung dieser Frage bisher verwendeten Methoden bestanden

- 1) in der analytischen Untersuchung der Anomalien,
- 2) in der Untersuchung der durch parasitäre Kastration der Keimdrüsen beraubten Organismen,
- 3) in der Untersuchung der auf operativem Wege kastrierten Organismen,
- 4) in der Transplantation der Geschlechtsdrüsen des anderen Geschlechtes und nachträglichen Erforschung der morphologischen, physiologischen und psychischen Eigenschaften der untersuchten Tiere.

Was die erste Kategorie der Erscheinungen, d. i. die Mißbildungen betrifft, so kommen hier vor allem die Zwitterindividuen in Betracht,

und zwar die Exemplare, mit denen wir bei sogenanntem wirklichen Hermaphroditismus zu tun haben, wo sich also zwei Geschlechtsdrüsen je von anderem Geschlecht vorfinden, oder zwei gemischte Sexualdrüsen, d. i. zwei Ovotestes. Außerdem sind hier auch die sogenannten Pseudohermaphroditen von Belang. Zu dieser Kategorie gehören jene Mißbildungen, bei denen die innere Geschlechtsdrüsenorganisation normal gestaltet ist, die sekundären Geschlechtscharaktere dagegen eine Reihe von Merkmalen zeigen, welche der Art der Geschlechtsdrüse nicht entsprechen. In der Literatur wurden zahlreiche Fälle solcher Mißbildungen bereits beschrieben. Vorläufig werde ich darauf nicht näher eingehen, da wir noch im Kapitel über Hermaphroditismus die wichtigsten physiologisch verwerteten Zwitterfälle kennen lernen werden. Hier genügt nur die Bemerkung, daß wir besonders auf Grund der Literatur, welche die wirbellosen Tiere betrifft, zu der Schlußfolgerung kommen müssen, daß sich durch die Gestaltung dieser Mißbildungen der direkte Einfluß der Keimdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere nicht nachweisen läßt. Im Gegenteil, die Untersuchung der Zwitter läßt auf eine gewisse Unabhängigkeit zwischen den primären und sekundären Geschlechtscharakteren schließen. Es kommen nämlich Individuen vor, welche äußerlich als Zwitter gelten können, deren innere Organisation rein eingeschlechtlich ist. Das Gegenstück dazu bilden jene Fälle, welche bei innerer Untersuchung als Zwitter erscheinen, äußerlich dagegen die Merkmale nur des einen Geschlechtes aufweisen.

Von größerer Bedeutung sind entschieden die Beobachtungen an Kastraten, und zwar interessieren uns in diesem Kapitel diejenigen Fälle, welche sich auf die Kastration der männlichen Individuen beziehen. Die Kastration kann in der Natur durch Parasiten, welche in den Gonaden der Tiere leben, bewerkstelligt werden. Die Entdeckung dieser Erscheinung verdanken wir A. GIARD, von dem sie auch als „castration parasitaire“, parasitäre Kastration, bezeichnet wurde.

A. GIARD (61, 62) hat nämlich festgestellt, daß die zu der Gruppe der Rankenfüßer (Cirripedia) gehörende *Sacculina Fraissea*, welche in den Geschlechtsdrüsen der Krebse parasitiert, die Sexualdrüsen von *Stenorhynchus phalagium* fast zum Verschwinden bringen kann. Die Merkmale des betreffenden Geschlechts werden dadurch reduziert und in manchen Fällen können die Charaktere des entgegengesetzten Geschlechtes später bei dem untersuchten Individuum auftreten. Dieselben Erscheinungen hat GIARD (62, 63) später bei anderen Krebsen (*Eupagarus Benhardus*, *Gebia stellata*, *Palaemon*, *Hippolite* u. a.) beschrieben. Aber außerdem wurde die Erscheinung der parasitischen Kastration<sup>1)</sup> auch bei anderen Tier- und Pflanzenklassen beobachtet (GIARD, 64). Bei den Krustaceen, Insekten Mollusken, Echinodermen, wurde die parasitische Kastration von verschiedenen Autoren beobachtet. Im Pflanzenreiche kommt sie bei *Lychnis dioica* vor, bei welcher die Antheren durch *Ustilago antherarum* vernichtet werden. Auch *Saponaria officinalis* soll von *Ustilago saponariae* befallen werden.

1) Ich gehe hier auf die Beschreibung einzelner Fälle der parasitären Kastration nicht ein, um die morphologischen Schilderungen zu vermeiden. Dem Leser, welchen diese Erscheinung auch vom morphologischen Standpunkte interessiert, empfehle ich das ausgezeichnete Sammelreferat von JULIN (81).

Als eine auffallende Eigentümlichkeit der parasitären Kastration wurde von GIARD (62) hervorgehoben, daß ihr der Charakter der definitiven Kastration nicht zukommt. Sie ist temporär, und nachdem die die Kastration hervorrufenden Parasiten abgestorben sind, können sich sowohl die Geschlechtstätigkeit wie auch die sexuellen Charaktere wieder entfalten. G. SMITH (151) hat in seinen ausgezeichneten biologischen Studien über die Rhizocephalen ebenfalls festgestellt, daß die Geschlechtsdrüsen von *Inachus mauritanicus*<sup>1)</sup>, *Pachygrapsus marmoratus* und *Eriphia spinifrons* von Parasiten, besonders von *Sacculina* und *Antoniscus* befallen wird. *Antoniscus* greift nie die funktionierenden Gewebe der Sexualdrüse an, *Sacculina* dagegen bewerkstelligt die Reduktion der Geschlechtsdrüsen. Die Männchen von *Inachus scorio*, dessen Geschlechtsdrüse von dem Parasiten zur Reduktion, resp. zum Verschwinden gebracht wird, zeigt eine beträchtliche Verminderung der für das Männchen charakteristischen sekundären Merkmale, so daß in gewissen Fällen der männliche Charakter sich nur noch durch das Kopulationsorgan äußert. Fig. 75 zeigt ein Männchen, Fig. 76 ein Weibchen von *Inachus mauritanicus* in ventraler Ansicht; in etwas schematischer Darstellung ist das Männchen in dorsaler Ansicht (ohne Extremitäten) in Fig. 77, das Weibchen in Fig. 78, in dorsaler Ansicht abgebildet. Die auffallendsten Differenzen treten in Abdomen- und Scherengestalt auf. Fig. 79 stellt ein Männchen dar, welches durch den Parasiten kastriert wurde, die hermaphroditische Gonade entwickelt hat und die sekundären Merkmale des Weibchens zeigt. An Abdomen- und Scherengestalt ist dies sofort sichtbar. Die Weibchen dagegen, deren Eierstöcke von Parasiten befallen worden sind, zeigen keine Veränderungen der sekundären Sexualcharaktere, welche auf das Auftreten der Merkmale des entgegengesetzten Geschlechts hinweisen. G. SMITH hat ferner gezeigt, daß diejenigen Männchen, welche nach parasitärer Kastration ihre äußeren Sexualcharaktere gänzlich verändert haben, wohl imstande sind, die vernichteten Geschlechtsdrüsen zu regenerieren. Das Produkt dieser Regeneration bildet eine echte hermaphroditische Drüse, welche sowohl reife Eier als auch Spermatozoen erzeugen kann. Diese Eigenschaft kommt solchen Individuen nicht zu, die nur teilweise ihre sekundären Geschlechtscharaktere verändert haben<sup>2)</sup>.

Ein Gegenstück bildet die neuerlich von E. STRASBURGER (161) gemachte Beobachtung, daß die weibliche Pflanze von *Melandryum rubrum* oder *album*, welche mit dem Pilz *Ustilago violacea* infiziert wurde, an Stelle der vernichteten weiblichen Geschlechtsorgane die männlichen auszubilden vermag.

Die oben beschriebenen Tatsachen wurden auch in theoretischer Hinsicht von G. SMITH verwertet. Es ist nämlich von besonderer Wichtigkeit, daß die Entfaltung der weiblichen sekundären Charaktere im männlichen Individuum, welches eine parasitäre Kastration überstanden hat, in Abwesenheit der Keimdrüse verläuft. Man könnte

1) In der Monographie von SMITH wird die Species als *Inachus scorio* bezeichnet; später hat sich aber der genannte Autor überzeugt, daß er es mit *Inachus mauritanicus* zu tun hatte.

2) In seiner neuesten Arbeit hat SMITH (155) auch die Unterschiede in der Zusammensetzung des Blutes bei den durch Parasiten befallenen und ganz normalen Individuen festgestellt.

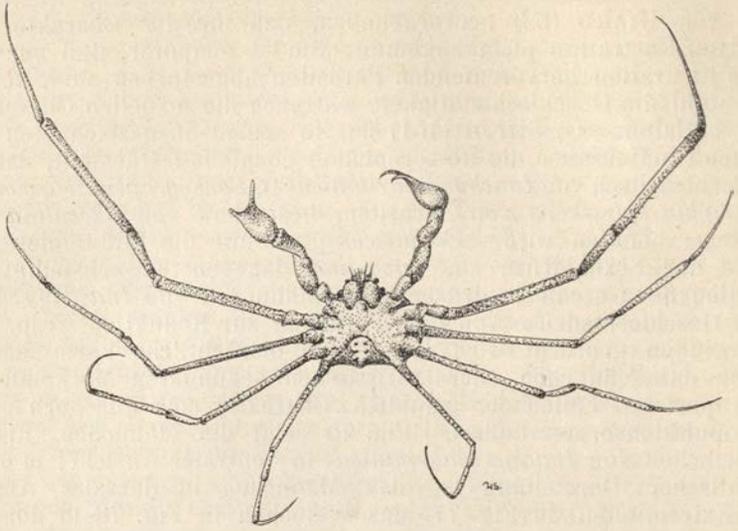


Fig. 75. Männchen von *Inachus mauritanicus*, von der ventralen Fläche gesehen.  
Nach G. SMITH.

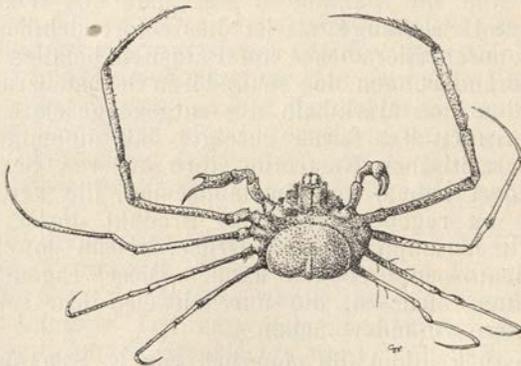


Fig. 76. Weibchen von *Inachus mauritanicus*, von der ventralen Fläche gesehen.  
Nach G. SMITH (151).



Fig. 77.

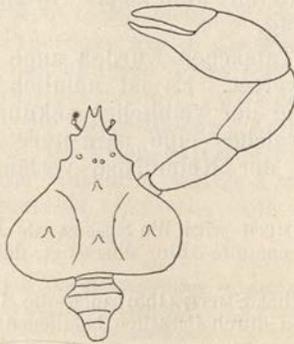


Fig. 78.

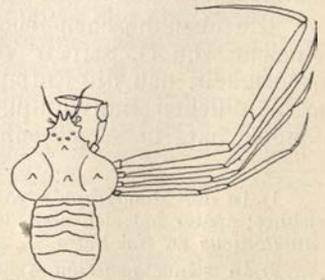


Fig. 79.

Fig. 77. Männchen von *Inachus mauritanicus*, von der dorsalen Fläche gesehen.  
Nach G. SMITH (151).

Fig. 78. Weibchen von *Inachus mauritanicus*, von der dorsalen Fläche gesehen.  
Nach G. SMITH (151).

Fig. 79. Männchen nach parasitärer Kastration. Nach G. SMITH (151).

nämlich vermuten, daß die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere unter direktem Einfluß der betreffenden Sexualdrüse verläuft. Demgegenüber muß jedoch auf Grund von SMITHS Erfahrungen bemerkt werden, daß, bevor sich der Eierstock in dem Individuum ausgebildet hatte, resp. bevor das Individuum hermaphroditisch geworden war, die weiblichen Merkmale sich im Organismus entfaltet haben. Die Tatsache jedoch, daß die hermaphroditische Drüse zur Entwicklung gelangte, bildet den Beweis, daß dem Organismus die Potenz zukommt auch die weibliche Genitaldrüse auszubilden. Nicht also direkt auf die spezifische Genitaldrüse selbst, sondern auf die Potenz, welche den Organismus auszeichnet, diese Genitaldrüse zu produzieren, ist auch die Fähigkeit zurückzuführen, die sekundären Geschlechtscharaktere zu bilden. „Mit anderen Worten — sagt G. SMITH — die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere ist nicht von der Anwesenheit der korrespondierenden differenzierten Gonaden abhängig, sondern die Differenzierung der beiden, sowohl der primären als auch der sekundären Sexualcharaktere ist auf den gemeinsamen Faktor zurückzuführen, von dem man vermuten kann, daß er sich im Körper als sexuelle formative Substanz befindet“ (SMITH, 151, p. 84).

Von MORGAN wurde die Frage aufgeworfen, ob die durch parasitäre Kastration durch *Sacculina neglecta* bei dem *Inachus mauritanicus* ♂ hervorgerufenen Veränderungen sich nicht durch die Hemmung der Entwicklungsprozesse bzw. durch Neuerwerbung der jugendlichen Charaktere erklären lassen. In einer neueren Arbeit (152) weist SMITH darauf hin, daß die jugendliche Form der beiden Geschlechter und die Gestalt eines ausgewachsenen Weibchens sehr auffallend voneinander unterscheidbar sind. Nehmen die infizierten Männchen die Merkmale eines Weibchens an, so ist das Abdomen, um welches es sich zunächst handelt, gar nicht das jugendlicher Individuen. Außer der Abdomengestalt sind noch die Abdominalanhänge, welche bei jugendlichen und ausgewachsenen Formen voneinander differieren, in Betracht zu ziehen. Auch nach diesem Merkmal zu urteilen muß man nach SMITH zu dem Schluß gelangen, daß die Veränderungen, welche in dem parasitär kastrierten Männchen vorkommen, sich nicht auf die Hemmung der Entwicklung oder auf die Erwerbung der jugendlichen Charaktere zurückführen lassen.

Interessant ist auch die neue Beobachtung von SMITH (152), daß die ganz jungen, noch nicht reifen Männchen durch Infektion mit *Sacculina* veranlaßt werden, vorzeitig die Merkmale von ausgewachsenen Weibchen äußerlich anzunehmen. Die Gonade fällt inzwischen einer Degeneration anheim und diese Rückbildung beruht zum Teil auf einer regen Proliferation des Bindegewebes, zum Teil auf dem Prozeß, den SMITH als Autodigestion bezeichnet. Phagocytose soll dabei nicht stattfinden.

Bei Vertebraten wurde die parasitäre Kastration bei *Gallus bankiva* von SMITH (152) beschrieben. Aeußerlich machte sich der Prozeß durch Verkleinerung des Kammes kenntlich. Bei der Sektion konnte SMITH Tuberkulose verschiedener Organe und auch des Hodens feststellen.

Jetzt wollen wir die Ergebnisse derjenigen Untersuchungen überblicken, welche auf operativ durchgeführter Kastration beruhten, resp. diejenigen, bei denen nach operativer Kastration der männlichen Geschlechtsdrüse die Implantation der weiblichen Gonade durchgeführt wurde.

Die ersten Versuche in dieser Beziehung wurden von G. STAMATI (156 a) ausgeführt, doch war das Ergebnis der von ihm am Flußkrebis vorgenommenen Operation ein negatives. Von großer Bedeutung sind die Resultate der Experimente von F. TH. OUDEMANS (130), welcher an dem Spinner *Limandria dispar* Experimente anstellte. Dieses Tier zeichnet sich durch ausgesprochenen Sexualdimorphismus aus. Die Männchen und Weibchen unterscheiden sich voneinander sehr beträchtlich bezüglich der Größe, Gestalt und Farbe ihrer Flügel. OUDEMANS nahm die Exstirpation der Sexualdrüsen noch im Raupenstadium vor und überzeugte sich sodann, daß die Entfaltung der Sexualcharaktere durch Beseitigung der Geschlechtsdrüsen durchaus nicht alteriert wird. Gegen die negativen Resultate von OUDEMANS konnte man einwenden, daß die Kastration vielleicht in einem zu späten Entwicklungsstadium unternommen wurde, OUDEMANS (130) selbst wollte die Ergebnisse seiner Versuche nicht verallgemeinern, da er sie nur an einer Species durchgeführt hatte, und da kann die Vermutung nicht ausgeschlossen werden, daß die Sexualcharaktere phylogenetisch vielleicht zu stark fixiert sind.

KELLOGG (83) stellte nun weitere Experimente an dem Seidenspinner *Bombyx mori* an. Gleich nach der zweiten, dritten oder vierten Häutung wurde der Raupe vermittels einer heißen Nadel die Geschlechtsdrüse (Hoden oder Eierstock) ausgebrannt. Die Experimente von KELLOGG ergaben folgendes: 1) Die Regeneration der vernichteten oder beschädigten Geschlechtsdrüsen findet nie statt; 2) die Destruktion der primären Geschlechtsorgane, möge sie auch vor der Entwicklung der sekundären Sexualcharaktere stattfinden, beeinflußt die Ausgestaltung der letzteren nicht.

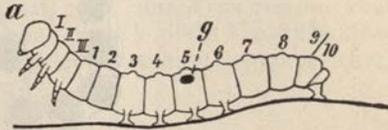
Von KOPEĆ wurde hervorgehoben, daß die Versuche von KELLOGG (83) allerdings nicht ganz einwandfrei sind, da dieser Autor keine Kontrolle durchführte, ob und inwieweit die Geschlechtsdrüsen künstlich vernichtet wurden.

In neuester Zeit sind über dieses Thema mehrere recht wichtige Mitteilungen von J. MEISENHEIMER (118) und KOPEĆ (87—89) erschienen. Diese Verfasser haben sich ebenfalls die Lösung der Frage zur Aufgabe gestellt, inwieweit die Entfaltung der sekundären Geschlechtscharaktere von den Sexualdrüsen abhängig sind. Die Autoren bedienten sich der Kastrations- und Transplantationsmethode.

J. MEISENHEIMER experimentierte an *Lymantria dispar*. Die Geschlechtsdrüsen liegen in dem 5. Segment des Raupenkörpers (Fig. 80) und hier wurden sie entweder in frühen Entwicklungsstadien galvanokaustisch vernichtet, oder in späteren Stadien wurde ein Einschnitt mit einer feinen Augenschere gemacht und die Geschlechtsdrüse extirpiert. Die

Exstirpation der Geschlechtsdrüse ergab beim männlichen Geschlecht bezüglich der Entwicklung der Anhangsdrüsen des Geschlechtsapparates und Ausführgänge vollkommen negativen Erfolg. Die Geschlechtsdrüse erwies sich nämlich bezüglich des Differenzierungsvermögens dieser Organe als völlig machtlos. Fast denselben Effekt (bis auf die Geschlechtsgänge, welche gewisse Reduktionen aufwiesen) ergab die Kastration der weiblichen Individuen. J. MEISENHEIMER führte die Transplantation der Geschlechtsdrüsen in die kastrierten Individuen des entgegengesetzten Geschlechts durch, was vollkommen gelang. Die transplantierten Organe entwickelten sich in Individuen des entgegengesetzten Geschlechtes sehr gut. Fig. 81 zeigt die innere Organisation eines so behandelten Individuums. Der männliche Falter wurde hier künstlich zu einem Zwitterindividuum umgewandelt. Wir sehen, wie stark sich die Eier enthaltenden Ovarien entfaltet haben, und daß der Hoden neben den Ovarienröhrchen liegt.

Fig. 80. Seitenansicht einer Raupe von *Lymandria dispar*. g Geschlechtsdrüse. Nach MEISENHEIMER (118).



Trotzdem jedoch die Transplantation der weiblichen Gonade in das männliche Individuum so gut gelang, blieb eine solche Transplantation ohne Einfluß auf die Morphologie des Tieres wie das Fehlen der eigenen entsprechenden Geschlechtsdrüse.

Was die äußeren sekundären Geschlechtscharaktere betrifft, so überzeugte sich MEISENHEIMER ebenfalls, daß weder die Kastration, noch die Implantation der Geschlechtsdrüsen irgendeinen Einfluß auf die Gestaltung der sekundären äußeren Geschlechtsmerkmale ausübt.

Um noch tiefer in das Problem einzudringen, stellte MEISENHEIMER Experimente an, welche bezweckten, den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Sexualcharaktere bei ihrer nicht mehr ontogenetischen, sondern regenerativen Entfaltung zu studieren. Es könnte nämlich die Vermutung wahrscheinlich erscheinen, daß die sekundären Geschlechtscharaktere in dem ontogenetischen Geschehen derart fixiert sind, daß die Geschlechtsdrüsen ihnen gegenüber gewissermaßen machtlos sind. Nun stellte MEISENHEIMER die nächste Experimentenserie so an, daß gleichzeitig mit der Kastration, resp. Transplantation der Geschlechtsdrüsen aus dem Individuum vom entgegengesetzten Geschlechte die ursprüngliche Anlage eines Sexualcharakters entfernt und der Organismus dadurch veranlaßt wurde, dieselbe neu durch einen Regenerationsvorgang zu ersetzen, was bereits unter dem Einfluß der geänderten Gonade geschah.

Diese sehr scharfsinnig angestellten Experimente hatten ebenfalls nur negativen Erfolg. Es stellte sich heraus, daß sowohl in jenen Fällen, in denen die Neubildung der Flügel während der regenerativen Entwicklung jeglicher Einwirkung einer Geschlechtsdrüse entbehrte, als auch in solchen Fällen, wo die Regeneration beim Individuum in Gegenwart der Keimdrüse des entgegengesetzten Geschlechtes verlief, sich nirgends auch nur eine Andeutung des Einflusses der Abwesenheit der Drüse resp. des Einflusses der fremden Gonade bemerken ließ.

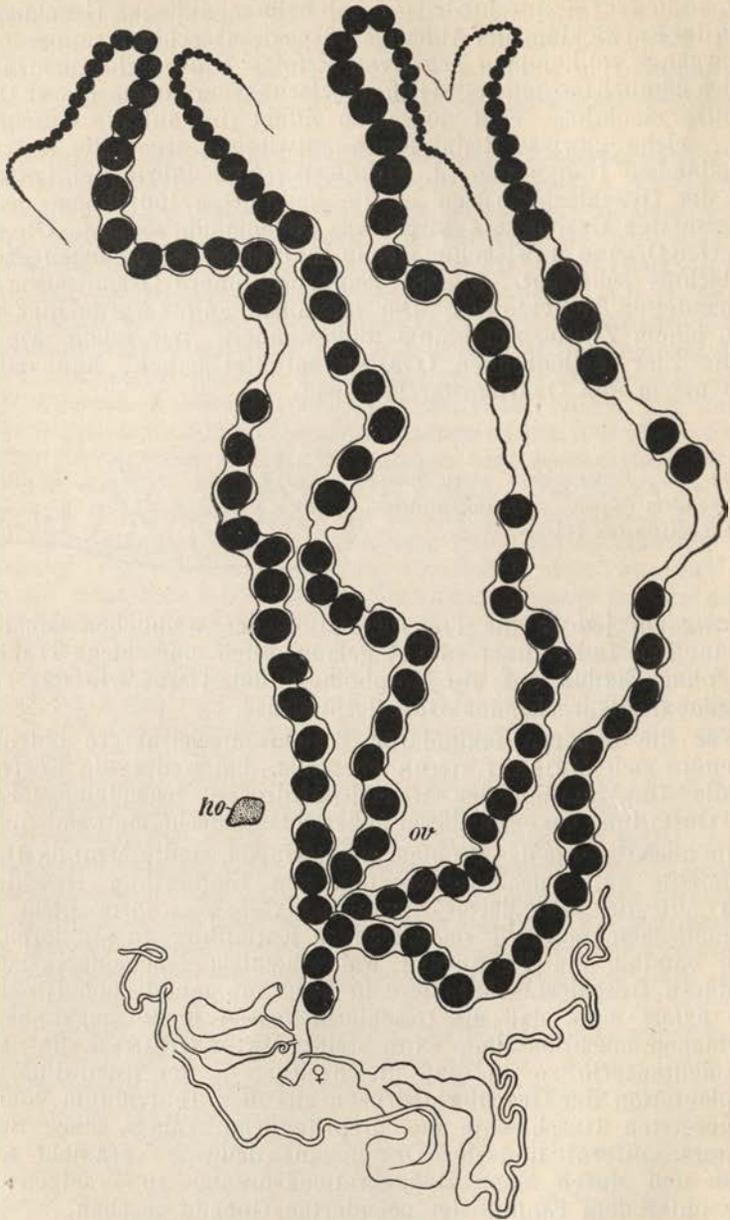


Fig. 81. Innere künstlich erzeugte Zwitterorganisation eines männlichen Falters von *Lymandria dispar*. ov Ovarien, H Hoden. Nach MEISENHEIMER (118).

Was den Geschlechtstrieb anbelangt, so stellten zuerst OUDEMANS (130), dann KOPEĆ (87, 89) und auch MEISENHEIMER fest, daß die kastrierten Falter in keiner Weise ihre Sexualitätinstinkte einbüßen. Die Männchen vollziehen normalerweise die freilich unfruchtbare Begattung.

Neuerdings haben die Befunde von MEISENHEIMER in einer neuen ausführlichen Arbeit von KOPEĆ (89) eine Bestätigung und Erweiterung gefunden. Der genannte Verfasser experimentierte ebenfalls mit *Lymandria dispar* und nahm gleichfalls die Kastrationen und Gonaden-Transplantationen vor. Bei letzterer Versuchsmethode verpflanzte er sogar Gonaden von mehreren Exemplaren in das Individuum des entgegengesetzten Geschlechtes, wie wir aus der seiner Arbeit entnommenen Abbildung ersehen können (Fig. 82). Er untersuchte ~~cytologisch~~ auch das Verhalten der implantierten Gonaden im Individuum des entgegengesetzten Geschlechtes cytologisch und es gelang ihm auch, die Funktion der Drüsen festzustellen, da sich darin Geschlechtselemente bildeten. Die Spermato- und Ovogenese verläuft ganz normal. In einer weiteren Versuchsserie führte KOPEĆ Blut- und Keimplasmatransplantation durch, und zwar vom entgegengesetzten Geschlecht wie auch in Individuen fremder Arten wie aus Raupen von *Monacha*, *Chrysorrhoea*, *Neustria*, *Quercifolia*, *Pavonia* in *Dispar*-Raupen und stellte dabei fest, daß die Transfusion von Blut zwar keine Hämolyse hervorruft, daß jedoch diese Eingriffe eine Umgestaltung der Geschlechtsmerkmale oder überhaupt irgendwelcher Charaktere nicht herbeiführen.

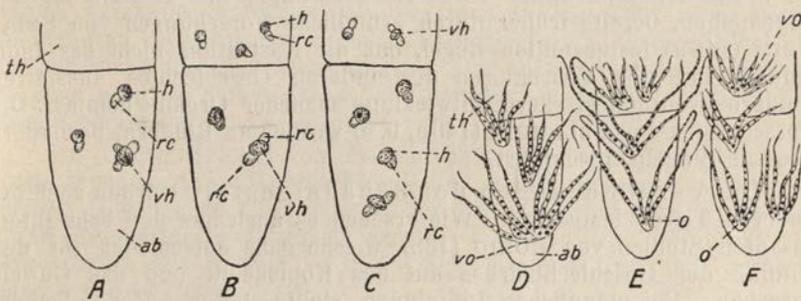


Fig. 82. Schematische Darstellung nach Lage und Zahl transplantierter andersgeschlechtlicher Gonaden bei *Lymandria dispar*. th Thorax, ab Abdomen, h einfache, vh zusammengewachsene Hoden, rc regenerierte Calices, o einfache, vo zusammengewachsene Ovarien. A—C ♀♀, D—F ♂♂. Nach S. KOPEĆ (89).

Die Resultate von KOPEĆ sprechen demnach ebenfalls „für die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtsmerkmale von der Anwesenheit der Gonaden“.

Auch die Geschlechtsinstinkte hängen von der Anwesenheit resp. von der Art der Gonade nicht ab, „denn sowohl operierte Falter kopulieren untereinander als normale Falter mit operierten ebenso leicht, wie dies unter normalen Stücken zu geschehen pflegt. Das Männchen kopuliert sogar mit einem abgetrennten weiblichen Abdomen“ (KOPEĆ, 89, p. 91).

Bezüglich der höheren Tiere besitzen wir zahlreiche Literaturangaben, welche sich sowohl auf den Einfluß der Kastration als auch auf die Transplantationsversuche beziehen. Genauere Untersuchungen in dieser Beziehung (vgl. auch das Sammelreferat von WORCH, 170) ergaben, daß die Kastration bei Tieren auf verschiedene Merkmale und Eigenschaften einwirkt, und zwar, wie es WORCH zusammenstellt, auf die Fortpflanzungsfähigkeit, auf die Stimme, auf das Knochen-

wachstum, Schädelbildung, Geweih- und Gehörnbildung, auf das Haar-  
kleid und die Anhänge, auf die Zitzen der männlichen Tiere, auf den  
Fettbestand, auf die Geschlechtsorgane, auf die akzessorischen Drüsen  
des Geschlechtsapparates, auf die Geschlechtsinstinkte, auf den allge-  
meinen Habitus und allgemeinen Stoffwechsel.

Ohne auf die morphologischen Details einzugehen, möchte ich  
hier nur einige Befunde in dieser Beziehung kurz erwähnen. Was  
die Fortpflanzungsfähigkeit betrifft, so bedarf es keiner Moti-  
vierung, daß sie nach vollständiger Kastration vollkommen erlischt.  
Das Wachstum des Skelettes wird gleichfalls von der Kastration  
beeinflußt, was aus früheren Beobachtungen von BECKER (12) und  
von TANDLER und GROSZ (163 a) hervorgeht. Bei menschlichen früh  
kastrierten Eunuchen haben die Autoren ein über den Durchschnitt  
hinausgehendes Längenwachstum festgestellt und fanden ein Mißver-  
hältnis zwischen Extremitäten- und Rumpflänge und endlich auch das  
Persistieren der Epiphysenfugen über den Zeitpunkt hinaus, zu welchem  
sie normal zu verstreichen pflegen. Das menschliche Kastratenbecken  
trägt die Charaktere eines Kinderbeckens.

Bei allen diesen Veränderungen handelt es sich nicht um wirk-  
liche Umgestaltungen, sondern mehr um Hemmungserscheinungen.  
In dieser Hinsicht bilden diese Beobachtungen die Bestätigung der  
allgemeinen, bereits früher durch gründliche Forschungen von SEL-  
LHEIM (146 a) festgestellten Regel, daß die Kastration nicht das Indi-  
viduum mit den Charakteren des anderen Geschlechtes ausstattet,  
sondern eventuell stärkere Entwicklung mancher Organe hemmt. Die  
Forschungen von SELLHEIM (146 a, b, c) wurden an Rindern, besonders  
aber an Vögeln ausgeführt.

Die Veränderungen der Schädelgestalt wurden auch bei  
anderen Tieren festgestellt. Wir ersehen es auch aus den sehr inter-  
essanten Studien von RÖRIG (138), welche ganz entschieden für den  
Einfluß der Geschlechtsdrüse auf das Kopfskelett und das Geweih  
sprechen. Bei männlichen Individuen stellte dieser Autor folgendes  
fest:

„Die Wirkung, welche partielle oder totale Kastration männlicher  
Cerviciden auf die Geweihentwicklung ausübt, sind sehr verschieden,  
je nach den Lebensperioden des betreffenden Individuums und je  
nach dem Stadium, in welchem die Geweihentwicklung sich befindet.

Totaler Kastration eines noch jugendlichen Individuums, das noch  
keine Stirnbeinzapfen entwickelt hat, hat zur Folge, daß weder Stirn-  
beinzapfen noch Geweihe jemals entwickelt werden.“

Die Kastration hat auch nach den Beobachtungen von RÖRIG  
einen ausgesprochenen Einfluß auf die Schädelkonfiguration, „insofern  
als der Schädel des kastrierten männlichen jungen Hirschkalbes die  
Form des Schädels eines ♀ annimmt“.

„Partielle Kastration eines noch jugendlichen Individuums ver-  
hindert nicht die Entwicklung von Stirnbeinzapfen und von Geweihen.  
Das entwickelte Geweih kann eine normale Form haben, ist aber  
schwächer.“

„Erfolgt die Kastration nach Beendigung der Stirnzapfenentwik-  
lung und vor Beginn der ersten Geweihbildung, dann entwickeln sich  
kleine Kolbengeweihe von mehr oder minder abnormer Form und  
schwächerer Konsistenz.“

Wird die Kastration in der Zeitperiode der Geweihentwicklung vorgenommen, so können die sich bildenden Geweihe nie ausreifen; wenn dagegen totale Kastration zur Zeit der Geweihreife erfolgt, so werden die Geweihe innerhalb weniger Wochen abgeworfen. Das Geweih, welches an Stelle des abgeworfenen entsteht, ist klein, sprossenlos, porös, oft mißgebildet. A. RÖRIG weist auch darauf hin, daß die Atrophie und Verletzung der Geschlechtsdrüse verschiedene Abänderungen hervorruft.

Schon aus der Arbeit von DISSELHORST geht hervor (56a), daß eine Abhängigkeit zwischen der Keimdrüse und den akzessorischen Drüsen (wie Ampullae des Samenleiters, Glandulae vesiculares, prostata, glandulae Cowperi) zu bestehen scheint. Nach den Beobachtungen GRUBERS sind bei menschlichen Kastraten die Samenblasen sehr verkleinert, jedoch mit einer Flüssigkeit gefüllt; dasselbe hat GRUBER bezüglich der Prostata konstatiert. Diese Beobachtungen scheinen dafür zu sprechen, daß der Grad der Entwicklung der akzessorischen Drüsen von der Keimdrüse abhängig ist, daß jedoch ihre Funktion mit der Samenabsonderung nichts zu tun hat. Auch nach WHITE erleidet die Prostata nach der Kastration eine bedeutende Atrophie. Die von STEINACH (157) an Ratten gemachten Beobachtungen lehren, daß die akzessorischen Geschlechtsdrüsen überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen, wenn die Kastration vor der Pubertät ausgeführt wird. Auch die neuesten Untersuchungen von J. TANDLER und S. GROSZ (163a) bestätigen die früheren Beobachtungen. Die Autoren haben nämlich die Prostata und die Samenblasen bei Eunuchen in einem infantilen Zustande gefunden.

An jungen Hähnen von FOGES (58a) angestellte Kastrationsversuche ergaben, daß minimale Stücke des zurückgelassenen funktionsfähigen Hodenparenchyms ausreichen, um die Erhaltung der sekundären Geschlechtscharaktere zu sichern. Dasselbe Resultat kann durch Implantation des Hodens in die Bauchhöhle des Kastraten erreicht werden (LODE, 101a).

LOEWY (111) stellte Versuche an, in denen junge Kapaune mit Hodensubstanz gefüttert wurden und konnte wahrnehmen, daß sowohl die sekundären Geschlechtsmerkmale, wie Kämme und Bartlappen, als auch das Knochensystem beeinflusst wurden.

Zu dieser Kategorie der Experimente gehören auch die neueren sehr wichtigen Untersuchungen von M. NUSSBAUM (129a). Dieser Forscher ging von der Voraussetzung aus, daß man auf Grund der bisherigen Forschungsergebnisse bei höheren Tieren doch einen Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere annehmen muß. Es drängt sich also die Frage auf, ob die Keimdrüsen durch einen von ihnen bereiteten Stoff, der ins Blut übertritt, auf die Brunstorgane wirken, oder ob eine einfache Nervenreizung in den Geschlechtsdrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere einen wachstumerregenden Einfluß ausübt. Alle bisherigen Experimente an höheren Tieren erklärt M. NUSSBAUM (129a), als ungeeignet zur Entscheidung der Frage, ob es sich in dieser Hinsicht um eine innere Sekretion, d. h. um chemischen oder um nervösen Einfluß handelt. Zur Ermittlung dieses Problems hat er folgende Versuche am Landfrosch (*Rana fusca*) ausgeführt.

Es ist bekannt, daß bei dem Frosch in der Brunstzeit oder besser, wie H. GERHARTZ nachgewiesen hat, vor der Brunstzeit die Samenblasen stark anschwellen; dasselbe kann auch am Daumen und an den Vorderarmmuskeln konstatiert werden. Nun führte NUSSBAUM (129a) eine einseitige und doppelseitige Kastration an männlichen Individuen durch, wobei die Versuchstiere stark gefüttert wurden, und es ergab sich aus diesen Experimenten, daß sich bei solchen Tieren eine weitgehende Rückbildung der Brunstorgane trotz der guten Fütterung einstellte. In weiteren Experimenten überzeugte sich NUSSBAUM, daß die Geschlechtsdrüse sich aus kleinen, nach der Exstirpation noch zurückgebliebenen Resten zu regenerieren vermag und bei der Neubildung von Hodengewebe sich auch die Brunstorgane neu entwickeln. In Anbetracht dessen drängt sich die Frage auf, ob man durch die Uebertragung der Geschlechtsdrüse in die Bauchhöhle des kastrierten Tieres die Rückbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale verhindern könnte. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß die in die Bauchhöhle übertragenen Hodenstücke einer Degeneration<sup>1)</sup> anheimfallen, auch wenn die Uebertragung ohne jede Reizung erfolgt und auch wenn die Blutgefäße in die Kapsel des Hodens hineinwachsen. Die eintretende Vernichtung und Aufsaugung des implantierten Hodens war also offenbar der Grund, daß diese Implantation des Hodens die Wirkung der anfänglichen völligen Kastration des Tieres nicht aufzuheben vermochte.

Die wichtigsten Resultate ergab jedoch diejenige Serie von Experimenten, in welcher der genannte Forscher den Froschkastraten kleine Hodenstücke oder eine gewisse Menge zerquetschter Hodensubstanz von derselben Species in die Rückenlymphsäcke implantierte resp. injizierte. Diese Prozedur wurde mehrmals wiederholt: so daß die implantierten Hoden nur einige Zeit lang im Rückenlymphsack belassen und sodann durch einen frischen Hoden ersetzt wurden. In anderen Experimenten wurde die zermalmte Hodensubstanz in aseptischer Weise in den Rücken- oder Oberschenkellymphsack eingespritzt. Die Einverleibung von wirksamer Hodensubstanz übte auf den Zustand der Brunstorgane einen beträchtlichen Einfluß aus. Sowohl die Daumenschwielen als auch die Samenblasen sind bei den so behandelten Versuchstieren allerdings nicht so groß wie bei normalen Fröschen; der Unterschied aber gegenüber den Organen reiner Kastraten ist ganz beträchtlich.

Da durch Resorption der Hodensubstanz der Einfluß der Kastration auf die Brunstorgane wenigstens teilweise aufgehoben werden kann, so ist es einleuchtend, „daß diese Wirkung in einem chemischen Einflusse begründet ist, der nicht allein vom normalen, lebenden Hoden, sondern auch von der überlebenden, aus dem Zusammenhang mit Gefäßen und Nerven gelösten Hodensubstanz ausgeht“.

Die hier besprochenen Experimente von NUSSBAUM schließen die Wirkung der Nerven, nämlich der zentripetalen aus. Es bleibt jedoch noch die Frage offen, ob denn das Sekret der Hoden auch ohne zentrifugale Nerven auf die Brunstorgane zu wirken imstande sei. NUSSBAUM hat bereits früher Experimente in dieser Beziehung an-

1) Diese Tatsache wurde allerdings bei der Transplantation der Gonade von einem Geschlecht in das andere bereits bei Triton von HERLITZKA (77a) nachgewiesen.

gestellt, deren Prinzip in der Durchschneidung der peripheren (zentrifugalen) zu den Brunstmuskeln führenden Nerven bestand, und war auf Grund dieser Experimente zu der Ansicht gekommen, „daß das Hodensekret ins Blut aufgenommen wird und wie ein spezifisches Gift nur auf gewisse nervöse Zentren wirkt, bestimmte Gangliengruppen reizt, die alsdann vermittels zentrifugaler, peripherer Nerven Form- und Stoffwechseländerungen in den von ihnen innervierten Organen anregen“.

PFLÜGER (135a) erklärt jedoch die von M. NUSSBAUM angeführten Argumente, welche sich auf Vermittlung des Nervensystems beziehen, für nicht ausreichend. Immerhin bleibt aber die Tatsache unanfechtbar, daß die Geschlechtsdrüsen Säfte abgeben, welche die Ausgestaltung der Brunstorgane beeinflussen.

Eine Bestätigung und Erweiterung der Experimente von M. NUSSBAUM haben die späteren Versuche von W. HARMS (74a, b) ergeben. HARMS hat auch die Hoden- und Ovarialsubstanz bei Kastraten injiziert. Die Versuche mit Injektion der Ovarialsubstanz haben jedoch keine definitive Entscheidung gebracht. Wir finden diese aber in den Arbeiten von MEISENHEIMER (119, 120), der sich die Frage gestellt hat, ob die männlichen sekundären Geschlechtscharaktere durch die weiblichen Genitaldrüsen zur Bildung angeregt werden können. Das männliche Froschindividuum wurde kastriert und dadurch seine Daumenschwielen (Fig. 83) zur Reduktion gebracht (Fig. 84). Nun hat MEISENHEIMER die Entdeckung gemacht, daß auch durch nachträgliche Eierstocksimplantation die Daumen wieder ihre charakteristische Form annehmen und sehr bedeutend anschwellen (Fig. 84a), obschon diese Anschwellung derjenigen nachsteht, die durch Implantation der männlichen Drüse hervorgerufen wird.

Neuerdings stellt STEINACH (159, 160) Versuche an, um andere sekundäre Geschlechtsmerkmale mit Hilfe der Implantationsmethode zu prüfen. Der genannte Autor kastrierte die Männchen von Meerschweinchen und Ratten und fütterte sie mit Hodensubstanz (159), was jedoch vollständig negative Resultate ergab. Nun implantierte er in seinen neuesten (160) Versuchen den Kastraten die Ovarien subkutan oder subperitoneal, wobei zu bemerken ist, daß zur Operation ganz junge Tiere, und zwar Ratten von 3—4 Wochen, Meerschweinchen von 2—3 Wochen verwendet wurden. Es hat sich gezeigt, daß die implantierten Ovarien im männlichen Körper ganz gut anheilen, wachsen und reifen. Nun war es interessant festzustellen, ob das Wachstum der männlichen Merkmale bei diesen jungen Tieren durch die Anwesenheit der Genitaldrüse des entgegengesetzten Geschlechtes gefördert wird. Die von STEINACH durchgeführte Kontrolle ergab, daß dies nicht der Fall ist, woraus sich ergibt, daß die Sache sich bei Säugetieren anders verhält, als es MEISENHEIMER (119, 120) bei Fröschen in seinen neuesten oben besprochenen Beobachtungen gefunden hat. Die Einwirkungen der männlichen und der weiblichen Genitaldrüsen auf die sekundären Geschlechtscharaktere sind nicht identisch, sondern die Drüse jedes der beiden Geschlechter wirkt spezifisch ein.

Es ergab sich weiter, daß die weibliche Pubertätsdrüse auf die Entfaltung der männlichen Geschlechtscharaktere hemmend wirkt, und zwar auf Penis- und Schwellkörperentwicklung. Werden andererseits die

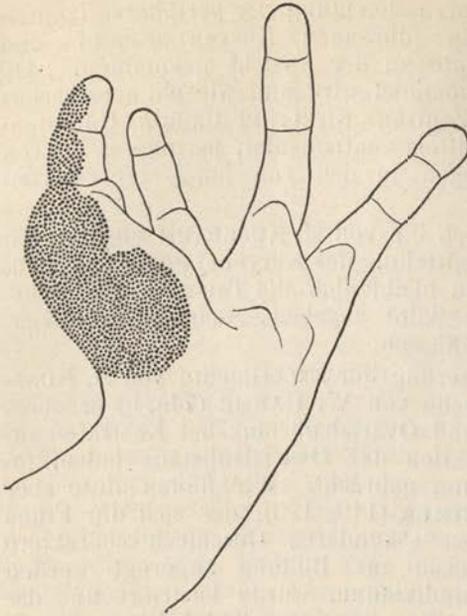


Fig. 83.

Ausführgänge des weiblichen Geschlechtsapparates (Tube und Uterus) in den männlichen Organismus implantiert, so wachsen hier diese Organe nur dann, wenn gleichzeitig mit ihnen auch die Eierstöcke eingepflanzt worden sind. Besonders auffallend war aber bei diesen Versuchen die Tatsache, daß man durch Implantation von Ovarien in die männlichen Organismen eine mächtige Entfaltung von Mamma und Brustwarze hervorrufen konnte. Die Form, Gestalt und Größe dieser Organe entsprach vollauf denjenigen der weiblichen Individuen. Auch das Skelett hatte weibliche Merkmale. Die ausgezeichnete Arbeit von STEINACH (160) gibt auch

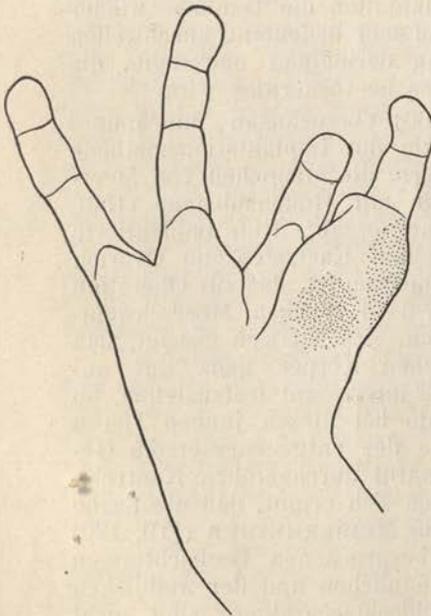


Fig. 84.

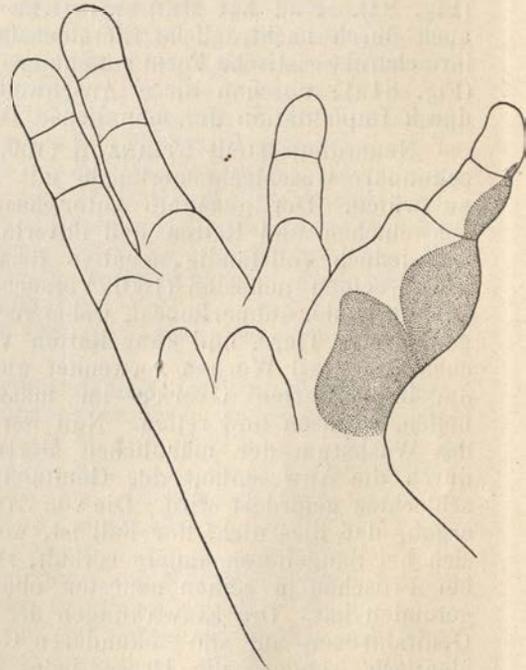


Fig. 84a.

Fig. 83. Hand eines normalen Frosches. Nach MEISENHEIMER (119).

Fig. 84. Hand eines Frosches, welcher vor 13 Monaten kastriert wurde. Nach MEISENHEIMER (119).

Fig. 84a. Hand eines männlichen Frosches, welcher vor 20 Monaten kastriert und vor ca. 1 Jahre mit Eierstockimplantation versehen wurde. Nach MEISENHEIMER (119).

das Material zu theoretischer Analyse, worauf ich weiter unten noch eingehen werde.

Die Experimente von C. E. WALKER (168), nach welchen die Injektion des Hodenextraktes vom Hahn in den Leib von jungen Hennen einen Einfluß auf sekundäre Geschlechtsmerkmale ausüben soll, hat sich in neuen diesbezüglichen Versuchen von SMITH (153) nicht bestätigt.

Die Geschlechtsdrüsen üben zweifellos einen bedeutsamen Einfluß auf mannigfaltige physiologische Eigenschaften des Organismus. Der Gesamtstoffwechsel des Organismus wird durch die Keimdrüsen beeinflusst. Es ist mehrfach beobachtet worden, daß zuweilen beim Manne, welchem die Keimdrüsen fortgenommen wurden, ein auffallendes Fettwerden eintritt. In anderen Fällen dagegen zeigt sich umgekehrt nach der Kastration eine ungewöhnliche Magerkeit. Es scheinen hier ethnologische Besonderheiten eine Rolle zu spielen (LOEWY, 111).

Systematisch wurden in dieser Hinsicht die Versuche von A. LOEWY und RICHTER (112, 113) an Hunden ausgeführt. Als Maßstab für den Gesamtstoffwechsel wurde hier der Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäureausscheidung angenommen. Es ergab sich aus diesen Experimenten, daß der Stoffwechsel nach der Kastration eine Verminderung erfährt und zwar bei männlichen Individuen um ca. 14 Proz. des ursprünglichen Wertes. Die Zufuhr von Ovarien- oder Hoden-substanz, welche den Kastraten per os oder subkutan verabreicht wurde, konnte den herabgesetzten Stoffwechsel wieder erhöhen. Auch bei parasitischer Kastration soll bei *Inachus* der Stoffwechsel, besonders was die Fettsubstanzen betrifft, eine Aenderung erfahren (SMITH, 155).

Ein sehr wichtiges physiologisches sekundäres Geschlechtsmerkmal bildet zweifellos die Erscheinung des Geschlechtstriebes. Die Abhängigkeit dieses Charakters von der Geschlechtsdrüse werde ich noch in einem der späteren Kapitel näher besprechen.

Wenn ich jetzt nach der Darstellung die bisher bekannten Tatsachen theoretisch verwerten möchte, so glaube ich behaupten zu können, daß der Zusammenhang zwischen den Gonaden und den sekundären Geschlechtscharakteren bei höheren Tieren inniger ist als bei niederen Tierformen. Was die niederen Tiere betrifft, so scheint nach allem, was uns bekannt ist, keine direkte Beeinflussung der sekundären Geschlechtscharaktere durch die Gonaden feststellbar. Die in den Grundzügen von A. GIARD (66) skizzierte und dann von G. SMITH (151, 152) ausgearbeitete und ergänzte Hypothese scheint mit den meisten bei niederen Tieren bekannten Tatsachen in Einklang zu stehen<sup>1)</sup>.

Nach dieser GIARD-SMITHSchen Hypothese wäre sowohl die Entfaltung der primären als auch der sekundären Sexualcharaktere zunächst von einer nicht näher bekannten formativen sexuellen Substanz abhängig, deren Vorhandensein im Organismus die Versuchsergebnisse sehr wahrscheinlich machen. Diese Substanz kann entweder männlich oder weiblich oder hermaphroditisch sein und wäre in allen Organen, also auch in den Gonaden, verteilt. Diese Substanz wäre jedoch nicht als der einzige Faktor zu betrachten, von welchem der

1) Vgl. allerdings die von J. T. CUNNINGHAM (50) gegebene Kritik der SMITHSchen Hypothese und die Replik von SMITH (152).

sexuelle Charakter und die ihn kennzeichnenden Merkmale abhängig wären. Es kommt hier außerdem noch die Differenzierung der Organismuszellen in Betracht, welche in gewissen Organen und Entwicklungsstadien einen verschiedenen Grad erreicht hat. Diese verschieden fixierte Differenzierung faßt G. SMITH im Sinne E. B. WILSONS auf. Bei Annahme dieser Voraussetzungen wäre die Ausgestaltung der primären und der sekundären Geschlechtscharaktere von dem Resultat der Wirkung zweier Faktoren abhängig, und zwar der formativen Substanz, welche den ganzen Organismus in Anspruch nimmt, und der lokalen Differenzierung der betreffenden Keimareale.

Gegen diese Hypothese kann eingewendet werden, daß in den Fällen von Gynandromorphismus, das ist der Erscheinung, wo als Mißbildung an einer Seite des Körpers die männliche Geschlechtsdrüse und die männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale, an der anderen die weibliche Gonade mit den weiblichen Geschlechtscharakteren auftritt, die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere der Art der Geschlechtsdrüse analog ist. SMITH glaubt, daß in diesen Fällen die Annahme naheliegt, daß im ganzen Organismus die formative Substanz des Hermaphroditismus zirkuliert, daß jedoch diese Substanz in den beiden, verschieden cellulär differenzierten Körperhälften abweichende Resultate ergibt. Von T. H. MORGAN und T. BOVERI (33) wurde die Vermutung ausgesprochen, daß die Differenzierung der primären Blastomeren bereits verschieden ist. Es wäre ja denkbar, daß das Spermatozoon, von welchem bekanntlich die Geschlechtsdifferenzierung bei Insekten abhängt, nicht mit dem Eikern, sondern mit dem Kern einer der primären Furchungszellen kopuliert. Es wäre also hierin der Grund zu suchen, warum die beiden Hälften des künftigen Organismus in sexueller Hinsicht anders disponiert sind, und die Wirkung der formativen Substanzen andere Resultate ergibt.

Diese Hilshypothese bedarf jedoch noch weiterer Begründung, bisher ist sie wirklich nur Hypothese.

Bei höheren Tieren liegt die Sache anders, und deshalb müssen die oben angeführten Ansichten auch eine entsprechende Modifikation erfahren. Bei höheren Tieren kommt der Geschlechtsdrüse größere Bedeutung für die Bildung der sekundären Geschlechtsmerkmale zu<sup>1)</sup>.

Allerdings ist, wie bereits HERBST (76) mit Recht behauptet, für die Anlagebildung der in Rede stehenden Organe der Einfluß der Geschlechtsdrüsen nicht nötig; nur für die vollständige definitive Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere ist das Vorhandensein der entsprechenden Keimdrüsen, und zwar in funktionierendem Zustande, unerläßlich.

Diese vor 12 Jahren ausgesprochene These von HERBST (76) hat auch im Lichte neuer Forschungen und neu entdeckter Tatsachen volle Berechtigung. Wir haben oben gesehen, daß die Anlage der sekundären Sexualcharaktere sich auch in Abwesenheit der Gonade

1) Bei Nichtbeachtung dieses Unterschiedes sind Mißverständnisse unvermeidlich, was z. B. aus der Polemik von CUNNINGHAM (50) mit SMITH hervorgeht. Mir scheint es, daß der erstgenannte Autor der Gonade zu große Bedeutung zuschreibt, besonders wenn es sich um niedere Tierformen handelt.

bildet, die volle Entwicklung derselben hängt jedoch von der Genitaldrüse resp. von der Funktionsfähigkeit derselben ab.

Und nun drängt sich die Frage auf, ob die Drüsen einzelner Geschlechter spezifisch auf die definitive Ausgestaltung von weiblichen oder männlichen Geschlechtscharakteren wirken, oder ob die Gonade — sei sie nun weiblich oder männlich — die vorher angelegten Organe zur endgültigen Entfaltung bringt. Nach den oben besprochenen Versuchsergebnissen von STEINACH ist für die vollständige Ausbildung der Geschlechtscharaktere eine Spezifität der Sexualdrüsen doch anzunehmen.

Wie wirkt aber diese Geschlechtsdrüse auf die Ausgestaltung der morphologischen sekundären Geschlechtscharaktere? Die Vermittlung des Nervensystems scheint hier ausgeschlossen zu sein; alles was wir aus den bisherigen Untersuchungen wissen, spricht für die Erscheinung der inneren Sekretion der Gonaden. Ich habe oben dem Ausspruch von HERBST zugestimmt, daß zur Ausgestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere die Gonade im funktionierenden Zustand nötig ist. Nun handelt es sich bloß darum, welche Funktion man sich hier denken soll. Die sogenannte Geschlechtsdrüse als Organ, welches Geschlechtselemente produziert, ist eigentlich, wie bekannt, gar keine Drüse. Aber eben die modernen Untersuchungen drängen direkt dazu, die Gonaden doch als Drüsen anzusehen. In dieser Hinsicht muß nämlich die Tatsache beachtet werden, daß diese Organe Substanzen produzieren, welche oft auch formativen Einfluß ausüben können und ausüben. Besonders diejenigen Versuche, in welchen die durch Implantation eingeführten Gonaden formativ gewirkt haben, oder wo nach Injektion der betreffenden Substanzen sich ihr Einfluß bei der Ausgestaltung von Sexualorganen geäußert hat, sprechen entschieden dafür, daß man es hier mit einer chemischen, formativ wirkenden Substanz zu tun hat.

Die Hypothese von GIARD-SMITH erfährt demnach hierdurch eine Modifikation; es ist nämlich bei höheren Tieren die Produktion der formativen Substanz strenger lokalisiert, und zwar die zur definitiven Ausgestaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale erforderliche Substanz, was ihre Produktion betrifft, auf die Gonade beschränkt. Die weitere Frage, die sich hier aufdrängt, betrifft die nähere Bezeichnung der Elemente der Gonade, welche an dieser inneren Sekretion teilnehmen. Es wäre nämlich interessant zu entscheiden, ob die Hormonproduktion von echten spermatogenetischen Elementen besorgt wird, oder ob sie an andere Zellen in der Geschlechtsdrüse gebunden ist.

Rationelle Untersuchungen in dieser Beziehung wurden von BOUIN und ANCEL (21—30) durchgeführt. Schon in früheren Forschungen wurde man auf die sogenannten interstitiellen oder LEYDIG'schen Zwischenzellen aufmerksam, und es wurden diese Elemente fast allgemein als trophische Zellen betrachtet. Die von BOUIN und ANCEL angestellten Untersuchungen haben jedoch den unzweifelhaften Beweis erbracht, daß man es hier mit einer interstitiellen Hodendrüse, „glande interstitielle du testicule“, zu tun hat. Die ganze innere Sekretion des Hodens wird eben durch diesen Teil der Gonade besorgt. In einer ganzen Reihe von ausgezeichneten Arbeiten haben die genannten Autoren nachgewiesen, daß die innere Sekretion von spermatogenetischen Elementen vollständig unabhängig ist. Der Be-

weis beruht auf der Feststellung, daß bei den kryptorchen Organismen (das ist bei Männchen, bei denen sich die Hoden nicht an der richtigen Stelle befinden), welche bekanntlich steril sind und keine spermatogenetischen Elemente in den dystopischen Gonaden enthalten, die interstitiellen Zellen sehr gut entwickelt sind. Diese Organismen zeigen auch absolut keine Merkmale der Kastraten; bei ihnen muß demnach die innere Sekretion regelmäßig stattfinden und sie zeigen auch vollständig entwickelten Geschlechtstrieb. Exstirpiert man bei einseitiger Kryptorchie den normalen Hoden, so wird das Tier steril, behält aber die sekundären Geschlechtsmerkmale. Wird das Vas deferens unterbunden, so sistiert die Spermatogenese, die Tiere verhalten sich aber dennoch wie kryptorche Organismen, sie erhalten vollauf ihre sekundären Geschlechtscharaktere. Nach BOUIN und ANCEL soll die interstitielle Drüse während des embryonalen Lebens die sekundären Sexualmerkmale in ihrer Entwicklung determinieren.

Nach den sehr interessanten, hier nur in kürzester Zusammenfassung angeführten Forschungen der genannten Verfasser, hat die interstitielle Drüse des Hodens eine zweifache Rolle: erstens eine lokale, welche in der Elaboration der nutritiven Produkte für spermatogenetische Elemente besteht, zweitens eine generelle, welche auf den ganzen Organismus Einfluß ausübt. Diese letztere beruht in der inneren Sekretion, von welcher die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale und der Geschlechtstrieb abhängt.

Die weiteren Forschungen der genannten Autoren (29), welche in Injektion von Interstitialsubstanz bei kastrierten Meerschweinchen bestanden, wie auch in der Untersuchung von Tieren mit Degeneration oder Hypertrophie der Interstitialdrüse, bestätigten vollauf die früher besprochene Hypothese von BOUIN und ANCEL.

BIEDEL (18) bespricht in seinem ausgezeichneten neuen Werke die Beobachtungen aus der menschlichen Pathologie, die nach seiner Ansicht ebenfalls die Hypothese von BOUIN und ANCEL bestätigen.

### 5. Die Zeugungsfähigkeit und die akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates.

Sehr mangelhaft sind unsere bisherigen Kenntnisse von der physiologischen Bedeutung der akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates. Besonders bei niederen Tieren war bisher die Frage wenig erforscht<sup>1)</sup>. Die an Wirbeltieren gemachten Experimente betreffen hauptsächlich die physiologische Bedeutung der Samenbläschen (Vesiculae seminales) und der Vorsteherdrüse (Prostata). Der die Erforschung des Problems des Geschlechtstriebes und Begattungsvermögens betreffende Teil dieser Versuche soll besonders in einem der späteren Kapitel besprochen werden. Hier möchte ich nur die Versuche berücksichtigen, welche die Zeugungsfähigkeit berühren. Genaue Untersuchungen in dieser Beziehung wurden von E. STEINACH (157) angestellt. Dieser Autor ließ weiße Rattenweibchen von Männchen derselben Species, denen vorher die Samenbläschen exstirpiert worden waren, befruchten und überzeugte sich, daß die Zeugungs-

1) Bei *Helix pomatia* hat CAMUS (43) festgestellt, daß das Sekret der Eiweißdrüse agglutinierend auf die Spermatozoen wirkt. Es unterliegt nach meiner Meinung keinem Zweifel, daß die Eiweißdrüse bei diesen Hermaphroditen auch andere physiologische Bedeutung haben muß.

fähigkeit unter diesen Begattungsverhältnissen bedeutend herabgesetzt war. Aus den vier oder fünf Wurfperioden von acht Weibchen sollen nach STEINACHS (157) Angaben unter normalen Verhältnissen bei normaler Zeugungsfähigkeit mindestens 180 Junge geboren werden. Wenn man Männchen mit exstirpierten Samenbläschen zum Belegen von Weibchen verwendete, so wurden nur 19 Junge erzeugt. Da das Begattungsvermögen der Männchen durch die Operation nicht herabgesetzt wurde, so geht aus den Versuchen von E. STEINACH (157) unverkennbar hervor, „daß das Zeugungsvermögen infolge der Exstirpation der Glandulae vesiculares sehr tief gesunken ist“. Dieses Herabsetzen der Zeugungsfähigkeit zeichnet sich durch Resultatlosigkeit der weitaus überwiegenden Mehrheit der Wurfperioden und in der Verminderung der in einer Wurfperiode geborenen Anzahl von Jungen aus.

Die weiteren Versuche von E. STEINACH ergaben ferner, daß, wenn man außer den Vesiculae seminales dem Männchen auch die Prostata exstirpiert, das Zeugungsvermögen desselben damit völlig vernichtet wird. Der Einfluß, welchen die akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtssystems auf das Zeugungsvermögen ausüben, scheint in der entsprechenden Beeinflussung der Spermatozoen zu bestehen, welche durch Vermischung mit dem Sekrete dieser Drüsen befruchtungstüchtig werden — sei es, daß diese Sekrete den Spermatozoen „das Nährmaterial bieten, und dadurch ihre Bewegungsfähigkeit länger erhalten; sei es, daß sie ihre Widerstandskraft gegen schädigende Einwirkungen vermehren, was namentlich bei Tieren mit saurem Vaginalschleim in Betracht käme; sei es endlich, daß sich auf die Samenfäden andere noch nicht erkannte, zur Funktion unerläßliche Einflüsse geltend machen.“

Nach E. IVANOFFS (79) neuen Beobachtungen kann das Sekret der Prostata und der Vesiculae seminales durch 0,5-proz. Lösungen von  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  und anderen Salzen ersetzt werden. Die Hauptrolle des Sekretes der akzessorischen Drüsen besteht im Verdünnen des Mediums der Spermatozoen, und speziell die des Prostatasekretes in der Lieferung von anscheinend fermentativen Substanzen, welche die Beweglichkeit der Spermatozoen anregen.

Bezüglich der Bedeutung des Prostatasaftes und anderer akzessorischen Drüsen wurden von G. WALKER Beobachtungen über den Einfluß dieser Flüssigkeit auf die Spermatozoenbewegung ausgeführt. WALKER (167) vermischte den Samen aus dem Hoden des Hundes mit den Sekreten der akzessorischen Drüsen und beobachtete die Beweglichkeit der Spermatozoen. Es ergab sich aus diesen Versuchen, daß die Beweglichkeit der Samenfäden sehr davon abhängig ist, ob die Flüssigkeit, in welcher die Untersuchung vorgenommen wird, dick- oder dünnflüssig ist. So konnte WALKER z. B. eine bedeutend lebhaftere Bewegung der Samenfäden in denjenigen Teilen des Samenleiters konstatieren, in denen dünnflüssiges Sperma vorhanden war. Er sah weiter, daß Samen aus dem Nebenhoden vermischt mit Prostatasekret eine lebhaftere Bewegung zeigten, welche längere Zeit unvermindert fort dauerte. Da ein Gemisch von Samen aus dem Nebenhoden mit physiologischer Kochsalzlösung lebhaftere Bewegung an denjenigen Stellen ergab, an welchen tatsächlich eine Mischung eingetreten war, und andere Teile des Präparates, an denen die Flüssigkeit noch dick, unverdünnt war, keine Bewegung zeigten, so

schließt G. WALKER (167) daraus und aus den früher geschilderten Beobachtungen, daß der unmittelbare Anstoß zur Bewegung der Spermatozoen durch die Verdünnung des Hodensekretes gegeben wird, welche durch Vermischung mit dem Sekret der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates zustande kommt. Die Fortdauer der Bewegung längere Zeit hindurch ist jedoch nach WALKER darauf zurückzuführen, „daß der Prostata-saft Stoffe enthält, welche entweder auf die Samen-fäden erregend wirken oder Nährmaterial für sie sind“.

Später wurde von französischen Autoren, von CAMUS und GLEY (44—47) eine ganze Reihe genauer Untersuchungen angestellt, um die Natur der die Spermatozoen beeinflussenden Substanzen zu erforschen. Die Autoren experimentierten an Meerschweinchen und gelangten zu dem bereits aus den Arbeiten von STEINACH (157) und WALKER (167) bekannten Schluß, daß die Zeugungsfähigkeit in gewissem Maße von dem Sekret der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates abhängt. Nach diesen Autoren enthält das Sekret der akzessorischen Drüsen bei Nagern und manchen Insektivoren ein Ferment, welches die Gerinnung und Agglutination der im Sperma enthaltenen Substanzen hervorruft. Aus älteren Beobachtungen (LEUCKART, BISCHOFF, 20) war bekannt, daß nach dem Coitus in der Scheide des Weibchens ein Teil des Spermas durch Gerinnung zu einem Pfropf wird und auf diese Weise das Abfließen des Samens verhindert. Nach CAMUS und GLEY (45—47) beruht dieser Vorgang der Koagulation auf der Wirkung eines spezifischen Fermentes, welches von den Autoren als Vesiculase bezeichnet wird. Als Beweis für diese Anschauung wird die Tatsache angeführt, daß die wirksame Substanz des Prostata-sekretes sich beim Austrocknen über Schwefelsäure und im Vakuum ebenso verhält, wie alle übrigen Fermente, daß sie nämlich trotz Austrocknung und nachfolgenden Erhitzens auf 100—140° ihre Wirksamkeit nicht verliert. In der langen Reihe von Mitteilungen über diesen Gegenstand finden wir sehr gründliche Untersuchungen über die Eigenschaften des von den akzessorischen Drüsen, von den Samenbläschen und der Prostata produzierten Sekretes.

Neben der die Gerinnung des Spermas bewirkenden Substanz ist in dem Prostata-saft nach den Beobachtungen von CAMUS und GLEY (44) noch eine andere auf den Samenbläscheninhalt agglutinierend wirkende Substanz enthalten, doch ist bis jetzt die nähere Bedeutung dieser Eigenschaft für den Zeugungsvorgang noch nicht genauer erforscht.

Die neue Arbeit von BROESIKE (35) stützt sich auf keine Experimente, und die vom Verfasser geäußerten Ansichten über die Rolle einzelner akzessorischer Drüsen sind viel zu wenig begründet, als daß man sie als bewiesen annehmen könnte.

## 6. Bedingungen und Mechanismus der Spermaentleerung.

Die Bedingungen der Spermaentleerung wurden bei Pflanzen und wirbellosen Tieren nicht speziell untersucht. Es ist bekannt, daß geschlechtsreife Organismen den Samen entleeren und daß diese Entleerung oft in periodischen Abständen stattfindet. Hier und da finden sich in der Literatur Angaben, daß man die Spermaentleerung künstlich veranlassen kann. So hat z. B. FUJII (Bot. Magas. Tokyo,

Vol. 24) festgestellt, daß unter dem Einfluß des Leuchtgases gewisse Farnarten (*Isoetes*) zu intensiver Spermaentleerung veranlaßt werden können.

Bei Echiniden habe ich die Beobachtung gemacht, daß durch reichliches Begießen von *Arbacia pustulosa* mit Süßwasser die Tiere zur Geschlechtselemententleerung veranlaßt werden. Auch durch Halten der Echiniden in ungenügend durchlüfteten Aquarien kann die Entleerung der Geschlechtselemente herbeigeführt werden. Bei höheren Organismen und wahrscheinlich auch bei niederen hat die Geschlechtsreizung besondere Bedeutung für die Spermaentleerung.

Der Mechanismus der Spermaentleerung wurde bisher nur bei Wirbeltieren näher untersucht. Es wurde von mehreren Autoren festgestellt, daß die neu produzierten Spermatozoen unbeweglich sind und das Sperma passiv entleert werden muß. Die älteren Anschauungen gingen dahin, daß das Sperma durch peristaltische Bewegungen des Samenleiters befördert wird. Jedoch bereits L. FICK, welcher nach seinen Beobachtungen eine Peristaltik des Samenleiters beim Kaninchen annahm, gibt im Jahre 1856 an, daß beim Hunde keine peristaltischen Bewegungen des Samenleiters vorhanden sind, sondern daß die Entleerung des Spermas durch Verkürzung der Samenleiter erfolgt. Gründliche Untersuchungen auf diesem Gebiete hat neuerdings W. A. NAGEL (127) durchgeführt. Dieser Autor experimentierte mit Kaninchen; der Samenleiter wurde bei dem Versuchstier bloßgelegt und entweder direkt oder durch Vermittlung des entsprechenden Nerven gereizt. NAGEL untersuchte dabei die Reaktion des Samenleiters auf verschiedene Reize. Uns interessiert in erster Linie die Art der Kontraktion resp. der Spermaentleerung: „Die Austreibung erfolgt durch schnelle, kräftige Verkürzung des muskulösen Rohres, während höchst wahrscheinlich gleichzeitige Kontraktion der Ringmuskellage eine Erweiterung des Lumens verhindert, oder gar die lichte Weite des Samenleiters verkleinert. Da der Samenleiter in frischem Zustande sich schon bei schwacher Reizung mindestens bis auf die Hälfte seiner Länge verkürzt, muß auch der Binnenraum des Rohres sich mindestens auf die Hälfte vermindern.“

Bei dem Prozeß der Ejakulation des Spermas drängt sich die Frage auf, wie der Abfluß des Samens in der Richtung nach der Blase verhindert wird. Von E. H. WEBER wurde die Meinung ausgesprochen, daß während des Coitus der Colliculus seminalis stark anschwillt, und den Weg zur Harnblase abschließt. Diese Ansicht zieht G. WALKER (167) auf Grund seiner Untersuchungen stark in Zweifel; er stellt gleichzeitig die Argumente zusammen, welche dafür sprechen, daß der äußere Sphincter der Harnblase (*M. sphincter vesicae externus*) den Weg zur Harnblase durch seine Kontraktion verlegt.

## E. Geschlechtstätigkeit der weiblichen Individuen.

### 1. Die Bildung der weiblichen Geschlechtszellen, ihre morphologische Struktur.

#### a) Ovogenese.

Wie die Spermatozoen von männlichen Individuen, so werden die Eier von weiblichen produziert.

Bei den Einzelligen nehmen an der Konjugation ganze Individuen teil. Man muß jedoch beachten, daß Konjugation und Befruchtung verschiedene Vorgänge sind. Von den Protistenelementen, welche den Eiern gleichwertig sind, kann man in diesem Fall nicht reden, da man beachten muß, daß das Protozoenindividuum dem ganzen Organismus, nicht aber einer Zelle desselben entspricht. Als den Eiern gleichwertig erscheinen aber bei Protozoen diejenigen Elemente, welche durch besondere Umwandlungen und morphogenetische Vorgänge für die Sexualfunktion vorbereitet und angepaßt werden. Bei der Besprechung der Genese von männlichen Sexualelementen habe ich bereits darauf hingewiesen, daß diese Umwandlungen besonders in den Kernveränderungen nachweisbar sind. Die Zahl der Chromosomen und die absolute Chromatinmasse wird dabei auf die Hälfte reduziert. Diese Einrichtung hat zur Folge, daß sich nach der Kopulation der Kerne bei dem Befruchtungsprozeß das Chromatin im Furchungskern nicht verdoppelt, sondern die in den Vorbereitungsstadien reduzierte Chromatinmenge zur Norm ergänzt wird. Die Prozesse der Reduktion wurden bei den Protozoen schon vielfach beobachtet und beschrieben; wir können uns hier mit den morphologischen Problemen nicht näher befassen, ich muß mich mit dem Hinweis auf die Werke von LANG (98), CALKINS (42) und DOFLEIN (52) begnügen, in denen die Spezialliteratur über diesen Gegenstand angegeben und kritisch besprochen wird. Aber außer den Reduktionsvorgängen, welche in den Phasen der Vorbereitung zur Geschlechts-tätigkeit zwar nicht konstant, aber oft angetroffen werden, treten noch andere morphologische Differenzierungen auf, die sich in Größe, Gestaltsveränderungen und inneren Umwandlungen äußern. Auf die Beschreibung dieser Prozesse gehe ich hier nicht näher ein.

Bezüglich der Ovogenese bei mehrzelligen Tieren können hier ebenfalls nur die wichtigsten Punkte erwähnt werden; wegen aller weiteren Details verweise ich auf die ausgezeichnete Darstellung der Ovogenese bei den Wirbellosen im Lehrbuch von KORSCHULT und HEIDER (91). Eine gründliche und sehr eingehende von W. WALDEYER (166) abgefaßte Besprechung der Ovogenese der Wirbeltiere findet der Leser in O. HERTWIGS Handbuch der Entwicklungsgeschichte.

Bei den Metazoen unterscheiden die Embryologen die diffuse und lokalisierte Eibildung, je nachdem die Eier in dem ganzen Körpergewebe verteilt oder ausschließlich an bestimmten Stellen des Organismus lokalisiert sind. In der Zeit der Eibildung, mag nun diese diffus oder lokalisiert sein, lassen sich drei Perioden unterscheiden. In der ersten vermehren sich die generativen Elemente, so daß ihre Anzahl im Organismus zunimmt; in der darauffolgenden Wachstumsperiode erreichen die Eizellen ihre normale Größe und Ausbildung, worauf dann in der letzten Periode der Zeit der Reifung die Reduktionsprozesse und diejenigen Erscheinungen stattfinden, welche das Ei direkt zu dem Befruchtungsprozeß vorbereiten.

Die diffuse Eibildung kommt bei den Cölenteraten vor, und zwar wird sie bei gewissen Poriferen und Hydroidpolyten angetroffen. Die Elemente, welche verschiedene Entwicklungsstadien darstellen, zeichnen sich durch amöboide Bewegungen aus und haben die Fähigkeit, im Organismus von Stelle zu Stelle zu wandern. Fig. 85, welche der Arbeit von JÖRGENSEN (80) entnommen wurde, zeigt verschiedene aufeinanderfolgende Stadien der Wanderung einer solchen Keimzelle der Ovogonie, welche sogar in Karyokinese begriffen ist und bei der Wanderung sich zwischen den Zellschichten durchdrängt. Die Keimzellen bilden hier Ausläufer, Pseudopodien,

welche von verschiedener Gestalt sein können. Man unterscheidet z. B. faserförmige „Filipodien“, die sich aus kurzen aber breiten Ausläufern, „Lophopodien“, entwickeln (Fig. 86). Jedoch schon bei den Cölateraten ist bei vielen Gruppen die lokalisierte Eibildung zu finden. So ist bei den anthozoen Scyphomedusen die Bildung der weiblichen Geschlechtselemente streng lokalisiert, so daß wir es hier mit den primitiven Gonaden oder Geschlechtsdrüsen, resp. Eierstöcken zu tun haben. Ganz primitiv gebaute Gonaden findet man z. B. bei den Anneliden. Sie bilden dort die

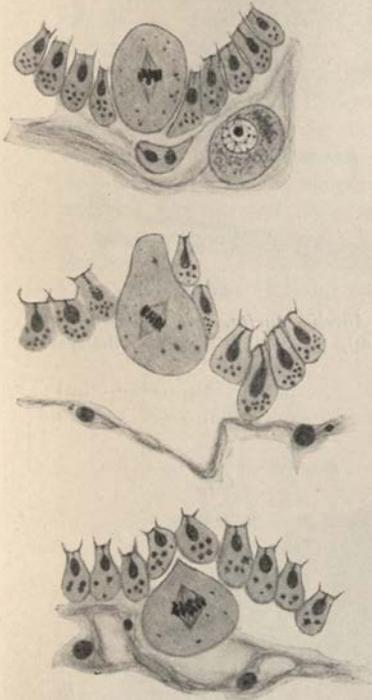


Fig. 85.

Fig. 85. Die Wanderung einer in Karyokinese begriffenen Ovogonie und ihr Durchbruch durch die Schicht der Geißelzellen im Gewebe eines Schwammes aus der Syconengruppe. Nach JÖRGENSEN (80).

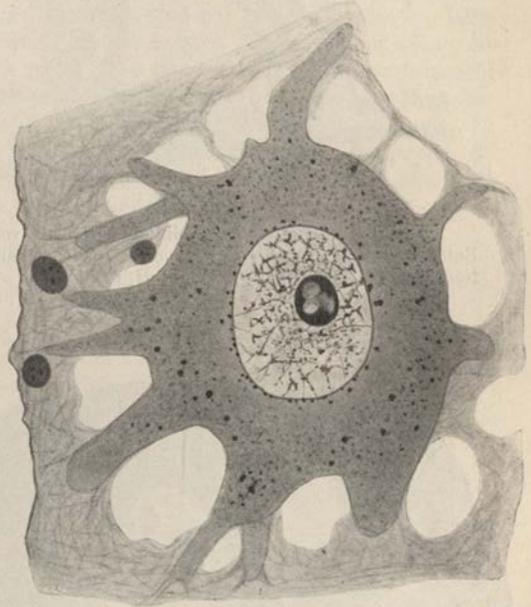


Fig. 86.

Fig. 86. Die Ovocyte eines Schwammes aus der Gruppe der Syconen im Momente der Ausbüdung der plasmatischen Ausläufer. Die „Filipodien“ bilden sich aus breiten „Lophopodien“. Nach JÖRGENSEN (80).

Wucherungen des peritonealen Epithels, welche als lokale Verdickungen oder Haufen von auseinander gelagerten Zellen erscheinen. Die nächste Entwicklungsstufe der Gonaden bilden nach KORSCHULT und HEIDER (91) die Polychäten. Dort sind die angehäuften Keimzellen von einer Epithellamelle umschlossen und die ganze Gonade in einzelne Abschnitte gesondert. Bei Nematoden, Crustaceen, Insekten sind die Geschlechtsdrüsen tubenförmig gestreckt und für die Geschlechtsprodukte sind besondere Ausführgänge vorhanden.

Fig. 87 stellt ein Beispiel eines solchen Gonadentypus dar, welcher als sack- oder traubenförmiger Typus bezeichnet wird. Diese sack- oder traubenförmigen, aus einem oder mehreren bestehenden Gonaden werden von sogenannten „Flächengonaden“ unterschieden, welche kompakte Organe darstellen. Auf Fig. 88 ist die Gonade vom Flächentypus abgebildet. Die inneren Teile einer

solchen Geschlechtsdrüse sind gewöhnlich aus Bindegewebe, die äußeren dagegen aus epitheliale Keimgewebe zusammengesetzt. Die Keimgewebepartie ist nur durch bindegewebige Scheidewände in einzelne Partien gesondert. Bei höher organisierten Tieren, wie z. B. bei den Vertebraten, finden wir nur Flächengonaden.

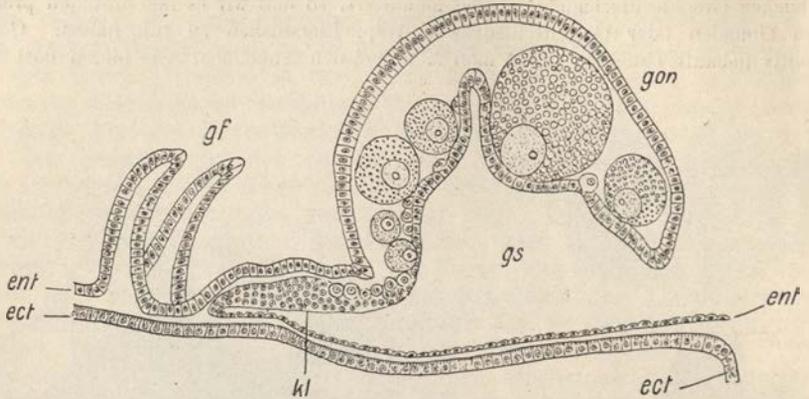


Fig. 87. Schnitt einer weiblichen Gonade von *Aurelia aurita*. *ect* Ektoderm, *ent* Entoderm, *gf* Gastralfilamente, *gon* Gonade (Ovarium), *gs* Genitalsinus, *kl* Keimlager. Nach CLAUS aus KORSCHULT und HEIDER (91).

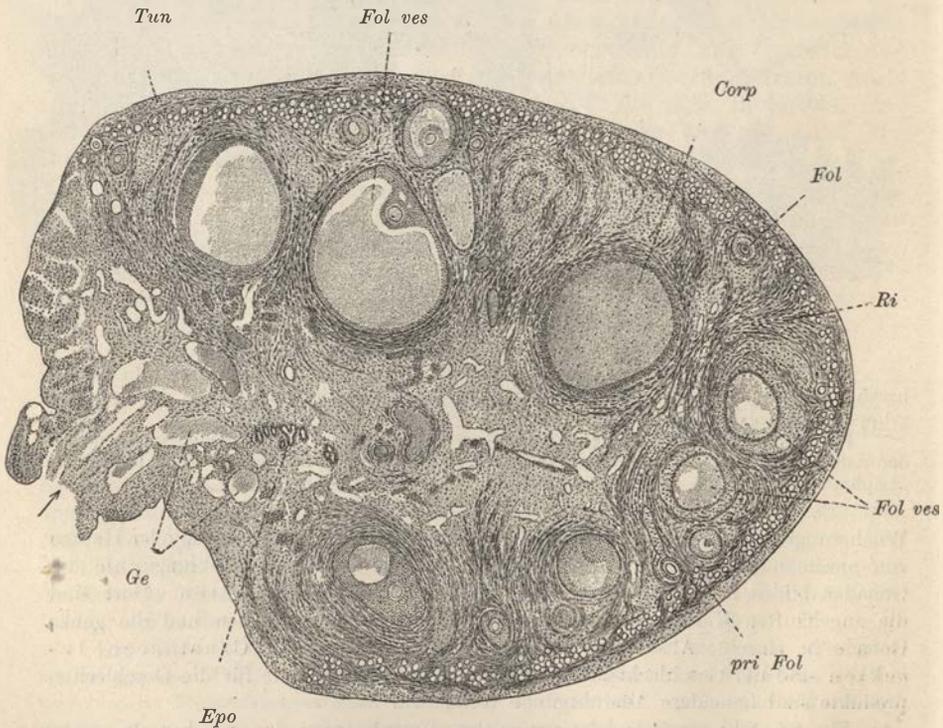


Fig. 88. Schnitt durch ein Ovarium von *Felis domestica*, *Tun* Tunica albuginea, das den Eierstock umhüllende Bindegewebe, *Ri* Bindegewebe der Rinde, *Ge* Gefäße der Marksubstanz, *Epo* Eupoophoron (rudimentäres Organ), *pri Fol*, *Fol ves*, *Fol* verschiedene Bildungsstadien der Ovarialfollikel. *Corp* Corpus luteum. Nach K. C. SCHNEIDER (144 a).

In der Entwicklung der Eier haben wir drei Phasen zu unterscheiden. In der ersten Phase werden, wie eben erwähnt, die Keimelemente, welche später die Geschlechtszellen ergeben sollen, vermehrt. Die in Vermehrung begriffenen Zellen nennen wir Oogonien, von denen mehrere Generationen unterschieden werden können. Die Prozesse, welche diese oogenetische Phase auszeichnen, finden bei vielen Tiergruppen nur in bestimmten Lebensperioden statt. Bei den Säugetieren z. B. sind sie auf die Zeit des embryonalen Lebens beschränkt; die Elemente, welche sich im embryonalen Leben angelegt haben, reichen für die Geschlechtertätigkeit des ganzen Lebens aus. Bei den meisten Tiergruppen kann man eine stärkere Bildungstätigkeit in den Gonaden nur während der sogenannten Brunstzeit wahrnehmen, sodann kann die Gonade sogar in ihren wichtigsten Bestandteilen der Degeneration anheimfallen. Bei vielen Würmern, Echinodermaten, Tunicaten sind nur gewisse Monate im Jahre von der Keimzellvermehrung ausgeschlossen, bei anderen Formen wieder dauert die Vermehrung der Keimelemente das ganze Jahr hindurch fort. Von der Intensität der Vermehrungsperiode hängt selbstverständlich die Anzahl der von den Weibchen erzeugten Eier ab, und diese ist von der Individualität der Tierform abhängig. Es ist unmöglich, hier speziell die einzelnen Tiergruppen zu besprechen, denn die Mannigfaltigkeit ist hier so groß, daß oft zu einer und derselben Familie gehörende Tiere sich in dieser Hinsicht recht different verhalten.

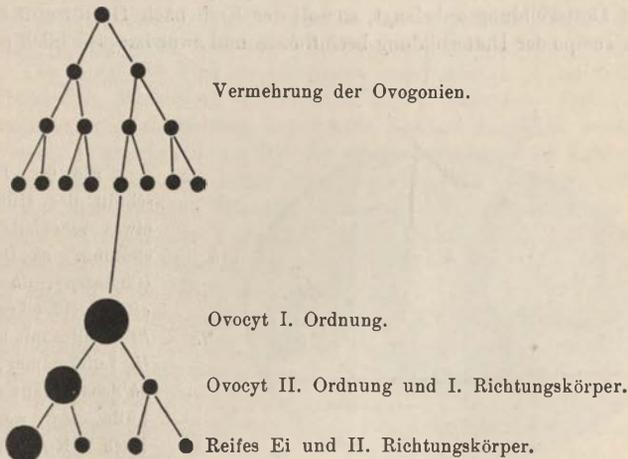


Fig. 89. Schema des Verlaufes der Oogenese.

Die Wachstumsperiode ist der weiteren Vorbereitung der Keimzellen zur Geschlechtertätigkeit gewidmet. Die Elemente nehmen in dieser Zeit an Volumen zu und bereichern sich an Dottermaterial, welches zur Ernährung des künftigen Embryos dienen soll. Die Wachstumsprozesse spielen sich an den Deszendenten der Oogonien ab. Wir haben nämlich bereits gesehen, daß die sich in der ersten Periode lebhaft vermehrenden Elemente als Oogonien bezeichnet werden. Durch Teilung der Oogonien der letzten Generation entstehen deren Deszendenten, die wir Oocyten II. Ordnung nennen. Die Wachstumsprozesse betreffen eben diese Zellgeneration.

Die Dotterbildungsprozesse verlaufen im Eiplasma mit Beteiligung des Eikerns. Was die Rolle des Ooplasmats dabei betrifft, so soll sie nach H. DUBUISON (58), welcher die Dotterbildung selbst untersuchte und eine ausführliche Literaturzusammenstellung dieses Gegenstandes gibt, entweder darauf beruhen, daß sich der Dotter spontan auf Kosten der im Ooplasma bereits bestehenden, granulösen Elemente

ausbildet, oder daß er sich aus dem Ooplasma in bestimmten Eiregionen differenziert. Da die Dotterbildungsprozesse mit den Assimilations- und Dissimilationsvorgängen in der Eizelle im innigsten Zusammenhang stehen, so ist es klar, daß auch dem Eikern eine Rolle bei der Dotterbildung zukommt. Positiv wurde diese Tatsache durch Beobachtungen von VAN BAMBEKE (9 a), KORSCHOLT (90) festgestellt. Nach den Untersuchungen von VAN DER STRICHT (163) und SCHOCKART (145) bei *Thysanoxoon* soll der Nukleolus während der Dotterbildung aus dem Eikern auswandern und sich in Dotterkörner umwandeln. DUBUISSON (53) kommt auf Grund seiner ausgedehnten Studien hinsichtlich der Dotterbildung zu folgenden Ergebnissen:

Die Dotterbildung beginnt im Ei erst in dem Moment, wo sowohl das Ooplasma wie auch der Eikern einen bestimmten Reifegrad erreicht haben. Diese Reifung beruht nach DUBUISSON auf der Ausbildung einer bestimmten chemischen Zusammensetzung dieser Zellbestandteile. Dies schließt der Autor aus gewissen mikrochemischen Reaktionen. Der Dotter bildet sich in Form von konzentrischen Schichten an der Eiperipherie, infolgedessen sind die zentral gelegenen Dotterschichten jünger. Dazu muß bemerkt werden, daß diese These von DUBUISSON (53) mit den neuesten experimentell durchgeführten Untersuchungen von RIDDLE (vgl. unten) nicht im Einklang steht. Nach RIDDLE (137) bilden sich nämlich die Dotterschichten durch Apposition, so daß die jüngsten am meisten peripher liegen. Was die Rolle des Kernes bei Dotterbildung anbelangt, so soll der Kern nach DUBUISSON (53) regulatorisch das Tempo der Dotterbildung beeinflussen und zwar hauptsächlich retardierend wirken.

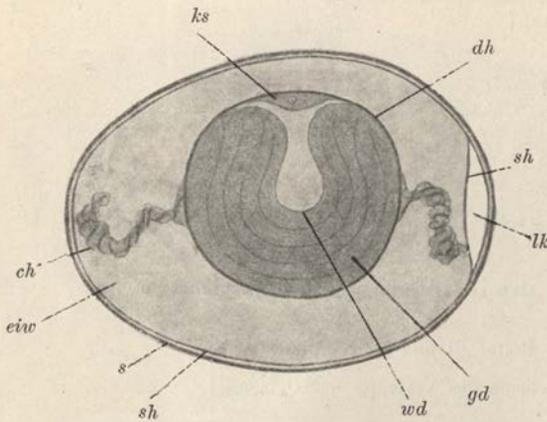


Fig. 90. Längsdurchschnitt des Hühnereies in etwas schematisierter Darstellung. *ch* Hagelschnüre (Chalazen), *dh* Dotterschichten, *eiv* Eiweiß, *gd* gelber Dotter, *ks* Scheibe mit Keimplasma, *lk* Luftkammer, *s* Schale, *sh* Schalenhaut und Eiweißhülle, *wd* weißer Dotter. Nach KORSCHOLT und HEIDER (91).

Die Quantität des ausgebildeten Dotters hängt hauptsächlich von der untersuchten Species ab und scheint an die Bedingungen, unter denen der Embryo am Anfang der Entwicklung lebt, angepaßt zu sein. In der Wachstumsperiode erhalten die weiblichen Geschlechtselemente zum Teil eine Eihülle, die übrigen werden erst während oder erst nach vollzogener Befruchtung gebildet. Die im Eierstock gebildeten Eihüllen bezeichnet man als primäre oder sekundäre, je nachdem sie vom Ei selbst, oder von den das Ei umgebenden Zellen gebildet werden. Wird sie erst im Ausführungsgang von den Eileiterzellen ausgeschieden, so nennt man sie tertiäre Eihülle. Die Eier vieler Tierformen sind von mehr als einer tertiären Eihülle umgeben. Ein Beispiel dafür kann die Organisation des Vogeles liefern (Fig. 90). Die Eizelle ist hier an Dottersubstanzen sehr reich, so daß diese eine große Kugel bilden. Man kann den gelben Dotter von dem weißen unterscheiden. Der letztere liegt unter der sogenannten Keimscheibe (Fig. 90 *ks*) und ist außerdem in konzentrischen Schichten

zwischen den dickeren Schichten des gelben Dotters angeordnet. Das eigentliche Protoplasma bildet eine kleine dünne Scheibe, in welcher der Kern liegt. Die Dotterkugel mit dem Protoplasma ist von einer dünnen, größtenteils im Eierstock gebildeten Hülle umgeben, Dotterhaut; die außerhalb derselben liegenden Hüllen, wie Eiweiß, Eiweißhülle, Schalenhaut und Schale sind alles tertiäre von den Zellen des Eileiters produzierte Hüllen. Zwischen der Eiweißhülle und der Schalenhaut ist am stumpfen Epipol eine Luftkammer (*lk*) wahrnehmbar. Die sogenannten Hagelschnüre (*ch*), welche sich durch die Eiweißschicht hinziehen, bestehen aus verdichtetem, faserig strukturiertem Eiweiß.

Die physiologische Bedeutung der Eihüllen ist von zweierlei Art: sie bilden die Schutzvorrichtung des Eies, und gewisse Eihüllen, besonders die tertiäre, können auch die Bedeutung des Nährmaterials haben. Die Gallerthülle in den Amphibien-eiern, die Eiweißschicht im Vogelei, welche von den Eileiterzellen geliefert werden, vermögen zur Ernährung des sich aus dem Ei entwickelnden Keimes beizutragen.

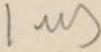
Das dritte Entwicklungsstadium, d. i. die Reifungsperiode der Eier, findet schon an den Elementen statt, welche ihre Gattungsform bereits angenommen haben und die definitive Quantität des Dottermaterials enthalten. Wir haben bereits gesehen, daß diese Generation der Keimelemente als *Ovocyten I. Ordnung* bezeichnet wird (vgl. Fig. 89). Die Reifungsperiode tritt an den *Ovocyten I. Ordnung* auf, und zwar entweder noch in den Gonaden, wie z. B. bei den Echiniden oder einige Stunden nach der Entleerung der *Ovocyten* in das umgebende Wasser (z. B. See-sterne), oder endlich erst, nachdem das Spermatozoon in die *Ovocyte* einge-  drungen ist. Der letzte Fall wird am häufigsten angetroffen, z. B. bei Cölenteraten, Würmern, Tunicaten, Mollusken, Arthropoden und Vertebraten. Das Eindringen des Spermatozoons muß als Reifung auslösendes Moment aufgefaßt werden. Hier wollen wir den Reifungsprozeß nur von der morphologischen Seite kurz darstellen. Er besteht nämlich aus zwei aufeinander folgenden Zellteilungen, welche sich jedoch von den gewöhnlichen Teilungen schon äußerlich unterscheiden, da die Teilungsderivate untereinander hinsichtlich ihrer Größe recht verschieden sind. Die Reifungsteilungen verlaufen nämlich in den weiblichen Keimzellen stets im Gegensatz zu allen anderen Zellteilungen derart, daß die Teilungsebene nicht in dem Äquator oder in seiner Nähe, sondern sich nahe an der Zellperipherie anlegt. Die erste Teilung betrifft die *Ovocyte I. Ordnung*. Aus dieser Teilung resultieren zwei ungleich große Tochterelemente, und zwar ein großes Element, die *Ovocyte II. Ordnung*, und ein kleines, das sogenannte *I. Pol- oder Richtungskörperchen*, welches mit der *Ovocyte II. Ordnung* bezüglich seiner Kernbestandteile gleichwertig ist.

Fig. 91 stellt die *Ovocyte I. Ordnung* von *Strongylocentrotus lividus* dar. Das Element ist von einer gallertartigen Hülle umgeben. An einem Pol ist in der Hülle ein Kanal wahrnehmbar. Fig. 92, welche ebenfalls der Arbeit von BOVERI (34) entnommen ist, gibt die Derivate der ersten Reifungsteilung, also die *Ovocyte II. Ordnung* und das *I. Richtungskörperchen* wieder.

Die *Ovocyte II. Ordnung* teilt sich bald wieder, ohne daß ihr Kern in ein Ruhestadium einträte (Fig. 93) und ergibt ein reifes Ei und ein zweites *Polkörperchen*, welche sich voneinander wieder durch ihre Größe unterscheiden (Fig. 94).

Die Art und Weise, auf welche die Reduktion der Chromosomenanzahl zustande kommt, werde ich hier nicht näher besprechen; es genügt, auf das Prinzip hinzuweisen: bei gewöhnlichen Mitosen erfolgt bekanntlich die Längsspaltung einzelner Chromosomen, so daß die Tochterzellen die gleiche Chromosomenzahl enthalten wie die Mutterzelle. Während einer der Reifungsteilungen bleibt die Chromosomen-spaltung aus; es teilt sich nicht jedes einzelne Chromosom, sondern die ganze Chromosomengruppe zerfällt in zwei Gruppen, so daß in jede Tochterzelle nur die

Hälfte der Chromosomen gelangt. Auf diese Weise wird die Chromosomenzahl reduziert.

Nun drängt sich die Frage nach der in dem Kern der Keimzelle noch enthaltenen absoluten Chromatinmenge nach vollzogener Reifung auf. Nach jeder gewöhnlichen Mitose wird bekanntlich im Ruhestadium des Tochterkernes die durch Halbierung der Chromosomen bewirkte Verminderung des Chromatins ausgeglichen. Bei der ersten Reifungsteilung hat keine Längsspaltung der Chromosomen stattgefunden; die Chromosomenzahl in den Tochterzellen wurde reduziert; träte jedoch der Tochterkern der Ovocyte II. Ordnung in das Ruhestadium, so würde das reife Ei zwar die reduzierte Chromosomenzahl enthalten, es müßte jedoch in jedem Chromosom die doppelte Menge von Chromatinmasse enthalten sein, und dann käme es nicht zur Reduktion der absoluten Chromatinquantität. Nun kommt aber die Einrichtung zu Hilfe, daß zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung kein Ruhestadium eingeschoben ist. Die Chromosomengruppe, welche aus der ersten Reifungsteilung her stammt, geht direkt in Mitose über. In Anbetracht dessen wird auch die absolute Chromatinmasse, nicht nur die Chromosomenanzahl auf die Hälfte reduziert.

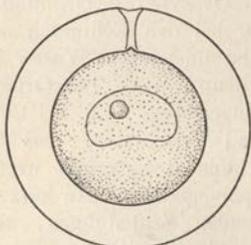


Fig. 91.

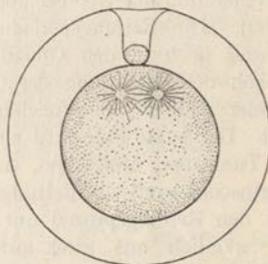


Fig. 92.

Fig. 91. Ovocyte I. Ordnung von *Strongylocentrotus lividus* unmittelbar vor der Reifungsteilung. Nach TH. BOVERI (34).

Fig. 92. Die Derivate der vollzogenen I. Reifungsteilung: Ovocyte II. Ordnung und I. Richtungskörperchen. Nach TH. BOVERI (34).

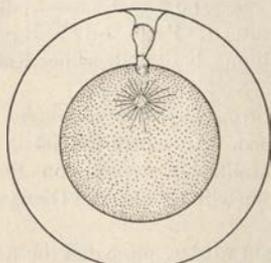


Fig. 93.

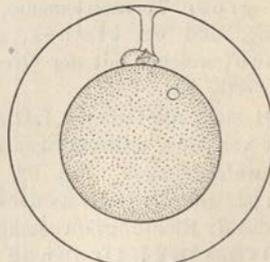


Fig. 94.

Fig. 93 u. 94. Die Bildung des reifen Eies und zweiten Richtungskörperchens. Nach TH. BOVERI (34).

Die Chromatinreduktion, welche während der Reifung des Eies stattfindet, unterscheidet die Teilungen dieser Periode von allen übrigen Zellteilungen. Wir werden weiter unten erfahren, daß die Anzahl der stattgefundenen Kernteilungen gleichzeitig die Intensität der Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz dokumentiert. Nur die Reifungsteilungen allein werden von diesem Prozeß nicht begleitet.

Aber außer der Chromatinreduktion, welche den Kern der Keimzelle betrifft, spielen sich sicher im Protoplasma gewisse für die Physiologie der Ontogenese äußerst wichtige Prozesse ab. Es ist z. B. aus der grundlegenden Arbeit von T. BOVERI bekannt, daß im Ei von *Strongylocentrotus lividus* eben während der Reifung die polare Organisation der Eistruktur erfolgt. Das läßt sich am besten an der Pigmentdislokation in der Ovocyte und im reifen Ei erkennen. Fig. 91 stellt die Ovocyte I. Ordnung dar, in welcher das orangefarbige Pigment ungefähr gleichmäßig im Protoplasma verteilt ist. Aus dem in Fig. 95 abgebildeten reifen Ei ist dagegen ersichtlich, daß sich dieses Pigment in einer Schicht angehäuft hat, so daß sich dadurch die Polarität des Eies kenntlich macht.

Dieser Prozeß der „plasmatischen Reifung“ vollzieht sich erst nach der Ausstoßung der beiden Polkörperchen, also nach der Kernsubstanzreduktion, was aus dem Vergleich der Figg. 94 und 95 ersichtlich ist.

Außer diesen äußerlich wahrnehmbaren Veränderungen müssen auch andere stattfinden, welche physiologisch wichtig sind und sich aus der veränderten Beschaffenheit der Eizelle erschließen lassen. Auf die diese physiologischen Eigenschaften der Zelle betreffenden Untersuchungen werden wir noch weiter unten zu sprechen kommen.

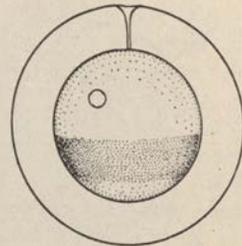


Fig. 95. Das reife Ei von *Strongylocentrotus*. Plasmatisches Pigment in einer Schicht gesammelt. Nach T. BOVERI (34).

### b) Morphologie des Eies.

Nachdem wir jetzt die Prozesse der Eibildung, welche als Oo-genese bezeichnet werden, kennen gelernt haben, können wir noch kurz die Eistruktur charakterisieren. Das Ei stellt bei allen Tiergruppen eine einzige Zelle dar, in welcher sich alle elementaren Zellbestandteile nachweisen lassen.

Die Größe der Eizelle ist recht verschieden und hängt von der Quantität des im Ei angesammelten Dottermaterials ab. Bei manchen Tierformen sind die Eier mikroskopisch klein (bei gewissen Würmern, Mollusken, bei Säugetieren usw.), bei anderen dagegen können sie eine beträchtliche Größe erreichen. Die größten Eier finden wir bei den Vögeln. Aber auch in einer und derselben Tierform begegnen wir Eiern von sehr verschiedener Größe. Ein solcher Dimorphismus in der Eigröße wurde z. B. bei den Archianneliden beobachtet (Fig. 96).

Wie in jeder Zelle kann man auch im Ei den Kern und ein Plasma, das Ooplasma, unterscheiden, in gewissen Eitypen wurde auch ein Eizentrosom wahrgenommen.

Im Ooplasma unterscheidet man das Proto- und Deutoplasma, welches letzteres aus Nähr- und Reservematerial besteht. Wie bei der Beschreibung der Dotterbildung erwähnt wurde, hängt die Quantität des im Ei gebildeten Dotters von der untersuchten Species ab. Die Verteilung des Dotters im Ei ist ebenfalls recht verschieden. Diese Dottergruppierung im Ei bildet die Grundlage zur Unterscheidung verschiedener Eitypen, wie alecithale, in welchen die Dottermenge äußerst gering ist, oligolecithale, wo sie gering aber doch größer als in der ersten Kategorie ist und polylecithale, d. h. dotterreiche Eier. Nach der Dotterverteilung werden unterschieden die isolecithalen Eier, d. i. die Elemente, in welchen die Dottersubstanz gleichmäßig verteilt, die telolecithalen (Reptilien, Vögel u. a.), in welchen der Dotter nur an einem Pole lokalisiert ist, die zentrolecithalen (Insekten), wenn

er sich im Eizentrum befindet. Der Dotter ist in gewissen Eiern (z. B. Eier der Spinner) in Form eines sogenannten Dotterkerns verdichtet angehäuft.

Der Dotter tritt im Ei entweder in kleinen Körnchen oder in großen Dotterballen, Dotterschalen, auf und erscheint hier und da durch die Lamellen des Protoplasmas in einzelne Schichten geordnet, wie wir das z. B. im Vogel- (Fig. 90) oder Reptilienei sehen.

Im Ooplasma ist stets ein Kern wahrnehmbar, auch Keimfleckchen genannt und darin oft ein beträchtlicherer Nucleolus (vgl. Fig. 97), wie er z. B. bei *Myxostoma glabrum* von v. KOSTANECKI beschrieben wurde.

Das Ei ist in der Mehrzahl der Fälle von Eihüllen umgeben. Diese werden teils in der Wachstumsperiode, teils während der Reifung in vielen Fällen wieder (Vögel, Reptilien) nach der Befruchtung gebildet. Die Morphologie und die physiologischen Eigenschaften derselben wurden bereits oben (p. 618 u. 619) besprochen.

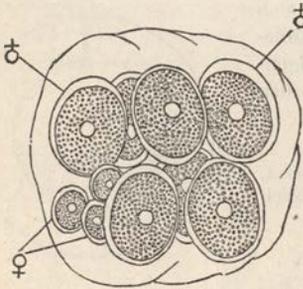


Fig. 96.

Fig. 96. Die in einem Kokon abgelagerten Eier von *Dinophilus apatris* mit größeren, Weibchen ergebenden und kleineren sich zu Männchen entwickelnden Eiern. Nach KORSCHULT aus KORSCHULT und HEIDER (91).

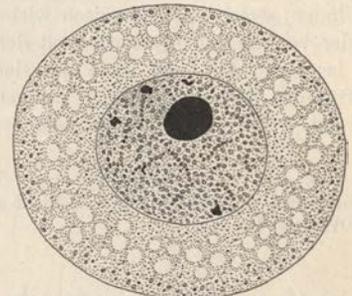


Fig. 97.

Fig. 97. Das Ei von *Myxostoma glabrum* mit großem Nucleolus. Nach v. KOSTANECKI (96).

### c) Degenerationsprozesse im Eierstock.

Die Anzahl der Eier, welche im Eierstock gebildet werden, ist in der Regel größer als diejenige, welche im Geschlechtsleben, resp. in der gegebenen Periode des Geschlechtslebens verbraucht werden kann. Infolgedessen tritt am Ende der Geschlechtsperiode die Degenerationsphase ein und oft fällt eine beträchtliche Anzahl der Eier den Degenerationsprozessen anheim. Untersucht man z. B. den Eierstock einer Henne in der Winterperiode, in welcher die Eier nicht abgelegt werden, so können dort zahlreiche in Resorption begriffene Eier beobachtet werden.

Der Verlauf dieser Degenerationsprozesse wurde sowohl bei der physiologischen Degeneration als auch bei den Degenerationen, welche künstlich in Eierstöcken hervorgerufen worden sind, untersucht. Ausgedehnte Studien in dieser Beziehung verdanken wir H. DUBUISSON (53), welcher in seiner Arbeit auch die ganze diesbezügliche Literatur zusammenstellt. Aus den Literaturangaben geht übereinstimmend hervor, daß dieser Degeneration der Eier phagocytäre Prozesse zugrunde liegen. Um die degenerierenden Eier sammeln sich nämlich die epithelialen Zellen des betreffenden Eierstockfollikels, die immer dichtere Schichten bilden und bald ihre absorbierende Tätigkeit dem Eiprotoplasma gegenüber entfalten.

Anhangsweise möchte ich noch erwähnen, daß die Degeneration nicht nur am Schlusse des Geschlechtslebens, resp. der Geschlechts-saison auftritt, sondern auch durch äußere Faktoren veranlaßt werden kann. Schlechte Ernährungsbedingungen, parasitäre Einflüsse, Injektion von verschiedenen Substanzen in die Eierstöcke (PFISTER, 134), Einführung von Fremdkörpern in die Ovarien (L. LOEB, 105) bei Meerschweinchen: das sind alles Faktoren, welche die Degeneration der noch im Eierstock vorhandenen Geschlechtselemente herbeiführen können. Der Verlauf dieser künstlich hervorgerufenen Degeneration entspricht ungefähr den Erscheinungen der physiologischen Degeneration.

d) Die osmotischen Verhältnisse während der Eibildung, das Tempo der Dotterbildung im wachsenden Ei.

Die osmotischen Verhältnisse während der Eibildung hat neuerlich BIALASZEWICZ (16, 17) untersucht. Seine Studien betreffen die Vögel- und Amphibieneier. BIALASZEWICZ hat mit Hilfe der Bestimmung der Gefrierpunktniedrigung festgestellt, daß junge im Wachstum begriffene ovariale Hühnereier sich dem Blute der Henne gegenüber isotonisch verhalten, während die ausgewachsene Eizelle eine etwas geringere osmotische Konzentration als das Blut zeigt. Das dauert jedoch nur während des Aufenthaltes des Eies im Eierstock. Im Eileiter umgibt sich das Ei mit der Eiweißschichte. Im Vergleich mit dem Eiweiß ist der Dotter des Hühnereies hypertonisch. Von dem Augenblick an, wo sich die Dotterkugel von dem Eierstock löst und sich in ihrer Wanderung durch den Eileiter in den oberen Partien desselben mit einer Eiweißschicht umgibt, bis in die ersten Bruttage hinein nimmt der osmotische Druck im Dotter beständig ab<sup>1)</sup>.

Der osmotische Druck in den Froscheiern vor ihrer Loslösung vom Ovarium ist ähnlich wie beim Huhn, etwas kleiner als der Druck im Blute erwachsener Tiere. Diese Befunde von BIALASZEWICZ (16, 17) für das wachsende Ei sind sehr wichtig in Anbetracht der Resorptionserscheinungen, welche während des Wachstums des Eies im Eierstock aus dem Blut stattfinden müssen. Die chemischen Untersuchungen von RIDDLE (137) harmonieren ganz gut mit diesen Untersuchungsergebnissen.

Neuerdings hat nämlich RIDDLE (137) gründliche Untersuchungen mit Hilfe physiologischer Methoden angestellt, welche den Prozeß des Eiwachstums aufklären. Es handelt sich dabei selbstverständlich um Eidotterbildung, denn auf diesen Prozeß muß die Volumenzunahme der Eier hauptsächlich zurückgeführt werden. RIDDLE (137) stützte sich bei seinen Untersuchungen auf die von HENRIQUES und HANSEN (75) festgestellte Tatsache, daß die Fettsäuren der im Futter verabreichten Fettsubstanzen aus dem Blute in die Eier gelangen. Diese Fettsubstanzen der Nahrung wurden vor der Verabreichung an die Hühner mit Sudan III behandelt. Das Ei wächst durch Apposition der konzentrischen Schichten. Diejenigen Schichten, welche nach Experimentalfütterung gebildet wurden, enthielten das Sudanpigment. Wurden diese Fütterungen in bekannten

1) BIALASZEWICZ hat auch den osmotischen Druck im Laufe der Entwicklung der Frosch- und Hühnembryonen untersucht. Auf diesen Teil seiner interessanten Arbeit kann ich hier bei Besprechung der Eierbildung nicht eingehen.

Zeitabständen vorgenommen, so konnte auch die Dicke der zwischen zwei aufeinander folgenden Fütterungen abgelegten Schicht sehr leicht gemessen werden. Auf Grund dieser Untersuchungen hat RIDDLE (137) nachgewiesen, daß die Eier von 6 mm Radius ungefähr um 2 mm in je 24 Stunden wachsen. Interessant ist auch die von RIDDLE festgestellte Tatsache, daß der sogenannte weiße Dotter in den 4 letzten Stunden der Nacht gebildet, dagegen in allen übrigen Stunden nur der gelbe Dotter produziert wird.

Die Untersuchungen von RIDDLE sprechen auch dagegen, daß der Kern bei Hühnereiern als Vermittlungsorgan bei der Dotterbildung fungiert.

## 2. Die chemische Zusammensetzung des Eies.

Die bisher über die chemische Zusammensetzung der Eier ausgeführten Untersuchungen betreffen hauptsächlich Eier von verhältnismäßig beträchtlichem Volumen; es ist also einleuchtend, daß der Eidotter den größten Teil des analysierten Materials bildet. Wenn wir also auf Grund der bisherigen Forschungen über die chemische Zusammensetzung z. B. des Hühnereies hinreichend orientiert sind, so können unsere Kenntnisse bezüglich der niederen Tiere, resp. der höheren, welche ganz kleine Eier produzieren, als recht dürftig bezeichnet werden.

Als Beispiel wähle ich das Hühnerei. Bekanntlich besteht es aus dem Protoplasma, welches scheibenförmig an der Gelboberfläche gesammelt ist und dem Dotter, in welchem der weiße und der gelbe Dotter unterschieden wird. Aus den von L. LIEBERMANN (100) am Protoplasma und dem weißen Dotter durchgeführten analytischen Untersuchungen geht hervor, daß in der nach Verbrennung der Keimscheibe zurückbleibenden Asche Kalium und Phosphor enthalten ist.

Weitere Untersuchungen ergaben, daß die Keimscheibe „größtenteils aus eiweißartigen, wahrscheinlich Globulinen zugehörigen Körpern“ besteht.

Was den Dotter betrifft, so wurde schon gegen Mitte des vorigen Jahrhunderts die Analyse der organischen Substanz von PARKE (131) und die der Salze von POLLECK vorgenommen. Diese Analysen ergaben:

in 100 Teilen des Dotters		in 100 Teilen der Asche	
Wasser	47,2	Natron	5,1
Eiweißstoffe	15,6	Kali	8,9
Aetherextrakt	31,4	Kalk	12,2
Alkoholextrakt	4,8	Magnesia	2,1
Salze	1,0	Eisenoxyd	1,5
		freie Phosphorsäure	5,7
		Phosphorsäure	63,8

In einer soeben erschienenen Arbeit von O. RIDDLE (137) wurden Analysen des Hühnereidotter noch einmal ausgeführt. RIDDLE berücksichtigte dabei auch die Veränderungen, welche sich bei Resorption der Eier im Eierstock und während der Inkubation zeigen. Außerdem hat RIDDLE auch die Unterschiede zwischen der chemischen Zusammensetzung des gelben und weißen Eidotters nachgewiesen. Die Resultate von RIDDLE stelle ich in der nachfolgenden Tabelle zusammen:

	Wasser	Fett	Phosphatide	Extrakt. Substanzen	Proteine
Frischer gelber Eidotter	47,8	49,2	20,9	0,6	28,8
Im Eierstock resorbiertes Ei	63,2	45,7	15,3	2,0	35,2
Eidotter am 18. Inkubationstage	49,2	40,7	15,9	2,4	38,7
Weißer Eidotter	88,1	36,8	11,1	3,4	43,5

Aus dieser Zusammenstellung ergeben sich sehr interessante Tatsachen. Zuerst fällt beim Vergleich der oben angeführten Ziffern sofort auf, daß der weiße Dotter mehr Wasser und Proteine und extraktive Bestandteile enthält als der gelbe, dagegen ist er ärmer an Fettsubstanzen und Phosphatiden. Findet aber die Resorption des gelben Dotters statt, mag dies im Eierstock oder bei der Inkubation geschehen, so nähert sich die Zusammensetzung des gelben Eidotters derjenigen des weißen.

Die fettartigen Stoffe des Eidotters wurden genauer wieder von LIEBERMANN (100) untersucht. Es ergab sich, daß im Dotter feste und flüssige Fette enthalten sind. Das feste Fett läßt, aus Alkohol umkristallisiert, unter dem Mikroskope lange, häufig gewundene Nadeln erkennen, wie ein Gemenge von Stearin und Palmitin. Nach dem Schmelzpunkte (60° C) konnte LIEBERMANN das letztere als Tripalmitin ansprechen. Die Verseifung des Eiöles ergab in 93,25 Teilen: 40 Oelsäure, 38,04 Palmitinsäure, 15,2 Stearinsäure.

Was die Bildung der fettartigen Stoffe im Eidotter betrifft, so bleibt sie im Zusammenhang mit der Tätigkeit der Enzyme, und zwar der Lipasen. Daß die Lipasen reversibel, d. h. sowohl synthetisch wie auch analytisch wirken können, ist aus den Untersuchungen von KASTLE und LOEVENHARDT (82) bereits bekannt. WOHLGEMUTH (169) wies das Vorhandensein der Lipasen im Hühnereidotter nach. Aus den Arbeiten von HENRIQUES und HANSEN (75) wissen wir, daß die in der Nahrung vom Organismus eingeführten Fette bei der Bildung des Eidotters eine Rolle spielen. Sie werden jedoch nicht direkt als Fette in das Ei eingebracht, sondern vorher in Alkohol und entsprechende Fettsäure gespalten und werden erst aus diesen Komponenten, wie aus den Untersuchungen von HENRIQUES und HANSEN (75), wie auch aus einer neuen Arbeit von RIDDLE (137) erhellt, im Innern des Eies wieder synthetisiert. Zur Durchführung dieser Synthese dienen die im Ei enthaltenen Lipasen. Unter dem Einfluß dieser Fermentengruppe erfolgt gegebenen Falls auch der umgekehrte Prozeß, nämlich der Vorgang der Resorption, welche sich, wie oben erwähnt wurde, entweder während der Inkubation oder im Eierstock zu gewissen Zeiten vollzieht.

Fig. 98 veranschaulicht in schematischer Weise die Veränderungen, welche in der Bildung der Fettsubstanzen im Eierstock stattfinden. Dieses Diagramm ist der Arbeit von RIDDLE (137) entnommen. Die Zone A entspricht der Periode des intensivsten Wachstums der Eier. In dieser Periode vollzieht sich also die Synthese der Fettsubstanzen. Die Zone B veranschaulicht die Periode des Metabolismus, Zone C die Periode der Resorption der gebildeten Fettsubstanzen.

Durch neuere Untersuchungen wurde nachgewiesen, daß im Dotter einen ansehnlichen Teil der organischen Substanz das sogenannte Ovovitellin bildet. Diese Substanz besteht aus Nukleoalbumin (Vitellin), welches mit dem Lecithin chemisch verbunden ist. Dieses kann mit siedendem Alkohol entfernt werden. Von BUNGE (39)

wurde durch Verdauung mit Magensaft ein Pseudonukleïn erhalten, welchem eine Bedeutung für die Blutbildung zukommen soll. Es wurde von BUNGE als Hämätogen bezeichnet.

Außer den oben erwähnten Substanzen ist im Eidotter noch ein Farbstoff, Luteïn oder Lipochrom enthalten, welcher, wie durch Untersuchungen von SCHÜNCK (146) dargetan wurde, mit den in Pflanzenzellen vorkommenden Farbstoffen der Xantophilgruppe verwandt ist.

Außer dem im Hühnerei vorkommenden Luteïn wurden auch andere Farbstoffe in dem Eidotter anderer Tiere gefunden. So entdeckte z. B. MALLY (115) bei Maja squinado zwei eisenfreie Farbstoffe, einen roten, Vitellorubin und einen gelben, Vitelloluteïn.

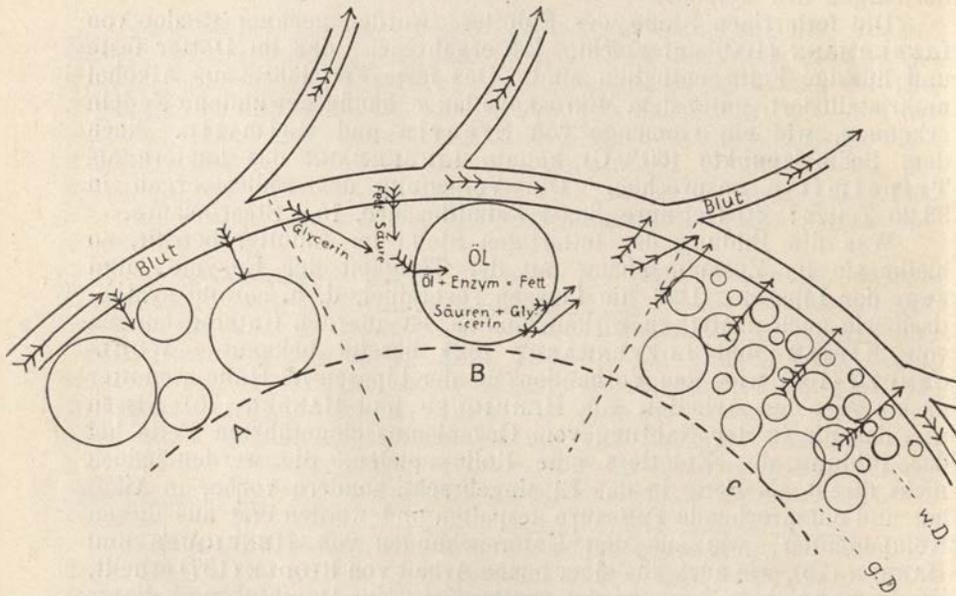


Fig. 98. Schematische Darstellung des Wachstums (Zone A), des Metabolismus (Zone B) und der Resorption der Eier (Zone C) im Eierstock der Henne. D.M. Dottermembran, w.D. weißer Dotter, g.D. gelber Dotter. Nach RIDDLE (137).

Von KOSSEL und seinen Schülern wurde die chemische Zusammensetzung der Eier der Knochenfische untersucht. TICHOMIROFF (164) hat die Analyse der Eier der Seidenwürmer durchgeführt. Es ist hier nicht möglich, die Resultate der Arbeiten über einzelne Tierformen zu besprechen, ich muß nur auf die Originalarbeiten verweisen.

Für die Entwicklungsphysiologie der Embryonen ist auch die chemische Zusammensetzung der Eihüllen besonders in jenen Fällen von Bedeutung, in welchen diese Eihüllen auch nutritive Bedeutung für den sich entwickelnden Embryo haben<sup>1)</sup>. Das ist z. B. beim Hühner- und Amphibienei der Fall. Das Hühnerei ist von einer

1) Vgl. darüber die Arbeit von TICHOMIROFF (164) über Seidenwurmeier, von A. BAUDRIMONT und MARTIN SAINT ANGE (11) über Amphibieneier.

Eiweißschicht umgeben. Ich habe bereits oben erwähnt, daß diese Substanz nicht im Eierstock, sondern von den Eileiterzellen ausgeschieden wird, sie hat demnach die Bedeutung einer tertiären Hülle. Chemisch besteht das Hühnereiweiß, wie HAMMARSTEN angibt, aus 850—880 Prom. Wasser, 100—130 Prom. Eiweißstoffen und 7 Prom. Salzen. Außerdem wurde eine gärende Zuckerart (LEHMANN und MEISSNER) und Spuren von Fett, Seifen, Lecithin und Cholestearin nachgewiesen.

Die Proteinsubstanzen des Eiweißes gehören zu der Gruppe: Globuline (Ovoglobulin), Albumine (Ovoalbumin) und Albumosen (Ovomukoid). In den Mineralstoffen des Eiweißes wurde Kali, Natron, Kalk, Bittererde, Eisenoxyd, Chlor, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Kieselsäure und Kohlensäure nachgewiesen.

Die anderen Eihüllen sind aus physiologischen Gründen von geringer Bedeutung, deshalb wollen wir uns hier mit ihnen nicht befassen.

Bei den Amphibieneiern wurde die dieselben umgebende Gallerte von P. GIACOSA analysiert. Die Gallerte der Eier von *Rana temporaria* besteht aus Mucin, von der Zusammensetzung

C	=	52,7—53,09	Proz.
H	=	7,1—7,21	„
N	=	9,33—9,15	„
S	=	1,32	Proz.

Da, wie ich im Eingange dieses Kapitels bemerkt habe, unsere Kenntnisse hinsichtlich der chemischen Zusammensetzung der Eier noch lange nicht ausreichend sind, so wären weitere Forschungen auf diesem Gebiete auch aus dem Grunde sehr erwünscht, weil sie den Ausgangspunkt für die Physiologie des embryonalen Stoffwechsels, welcher bisher gleichfalls nur sehr wenig untersucht wurde, bilden müssen.

### 3. Physiologische Eigenschaften der Eier.

Da die physiologische Rolle der weiblichen Geschlechtselemente sich wesentlich von derjenigen der Spermatozoen bei der Zeugung unterscheidet, so sind auch die physiologischen Eigenschaften der Eier wesentlich andere als die der Spermatozoen. Die Bewegungsfähigkeit, welche die Samenfäden bei der größten Mehrzahl der Tiergruppen auszeichnet, kommt den Eiern nur ausnahmsweise zu. Wir finden sie bei den niederen Metazoen, und zwar bei den Cölenteraten, besonders in denjenigen Tiergruppen, welche sich durch diffuse Eibildung auszeichnen (vgl. p. 614). Bei den Spongien z. B. wurden amöboide Bewegungen der Eier beobachtet, was auf Fig. 85 dargestellt wurde. Auch bei den Hydroidpolypen können sich die weiblichen Geschlechtszellen innerhalb des Körperparenchyms bewegen.

Die weiblichen Geschlechtszellen zeichnen sich durch eine gewisse Resistenz gegenüber der Einwirkung äußerer Faktoren aus, welche eine Organismenzelle, besonders nach Lostrennung derselben aus dem geweblichen Zellverband, vernichten könnten.

Besonders diejenigen Tiere, deren Eier außerhalb des Organismus befruchtet werden, zeigen oft eine ganz eminente Widerstandsfähigkeit. In der Würmergruppe, bei Tunicaten, Echinodermen, auch

bei Wirbeltieren, und zwar bei Fischen, werden die Eier aus den weiblichen Geschlechtswegen ausgeschieden und können oft längere Zeit im Wasser resp. Seewasser liegen, ohne ihre Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit einzubüßen. Das hängt sonst auch bei den Eiern von der äußeren Temperatur und dem Luftzutritt ab. Bei den Kaltblütern kann als allgemeine Regel gelten, daß die Eier desto schneller ihre Entwicklungsfähigkeit einbüßen, je höher die Temperatur des umgebenden Mediums ist. Das steht wieder damit im Zusammenhange, daß in diesem fast latenten Leben, welches solche Eier führen, sich doch Oxydationsvorgänge abspielen. J. LOEB (103) hat nachgewiesen, daß im unbefruchteten reifen Ei die Oxydationsvorgänge in unrichtigen Bahnen verlaufen, was zum Absterben der Eier, resp. zum Verlust ihrer Entwicklungsfähigkeit führen muß. Je höher die Temperatur, desto rascher verlaufen selbstverständlich diese für das Ei schädlichen Oxydationsprozesse und desto schneller gehen die Eier zugrunde, wie das aus den Versuchen von LEXON deutlich hervorgeht.

Aus der von J. LOEB (103) entdeckten Tatsache, daß dem Degenerationsprozesse der unbefruchteten, im Seewasser liegenden Eier unrichtig verlaufende Oxydationsvorgänge zugrunde liegen, ergibt sich die Vermutung, daß eine Hemmung der Oxydation das Leben der unbefruchteten Eier verlängern müßte. Diese Vermutung hat in den schönen Versuchen von J. LOEB und W. H. LEWIS (104) eine Bestätigung gefunden. Die genannten Autoren brachten unbefruchtete Echinideneier in Seewasser, welchem KCN hinzugesetzt war. Dadurch werden bekanntlich die Oxydationsprozesse der lebendigen Materie aufgehoben. Eine andere von den Autoren benützte Methode bestand darin, daß das zum Experiment verwendete Seewasser durch Zusatz von Pyrogallol mit Kalilauge vom Sauerstoff befreit wurde. Es stellte sich nun heraus, daß die im sauerstofffreien Seewasser verbleibenden Eier, resp. diejenigen, deren Oxydationsfähigkeit durch KCN gehemmt war, bedeutend länger ihre Entwicklungsfähigkeit bewahrten.

Sehr wichtig ist ferner die von LOEB (103) an unreifen See-sterneiern (*Asterias Forbesii*) gemachte Beobachtung, daß sie bedeutend länger als reife Eier in Seewasser unverändert bleiben. Wenn man künstlich die Reifung verhindert, so kann man dadurch auch die Eier bedeutend länger im frischen Zustande aufbewahren. Wir werden noch weiter unten darauf zurückkommen. Hier genügt die Feststellung der Tatsache, daß die Ovocyten bedeutend resistenter sind als die reifen Eier, was mit der verschiedenen Oxydationsfähigkeit beider Elementenkategorien im Zusammenhang steht.

Unsere Kenntnisse über die Resistenz der Eier von höheren Tieren, insbesondere den warmblütigen, sind bisher noch recht spärlich. Es drängt sich nämlich die Frage auf, ob das den Eierstock verlassende Ei, wenn es nicht sofort befruchtet wird, zugrunde geht, oder ob und besonders wie lange es in den weiblichen Geschlechtswegen sich unverändert und befruchtungsfähig aufhalten kann. Besonders wichtig wäre es für die Zeugung bei denjenigen Tieren, bei welchen die Eier in größeren Zeitabständen den Eierstock verlassen. Wenn sich die Spermatozoen zur Zeit des Austrittes des Eies aus dem Eierstock nicht in den weiblichen Geschlechtswegen vorfinden und die Lebensdauer des Eies sehr beschränkt wäre, so wären natürlich die Chancen der Befruchtung bedeutend geringer, als wenn das Ei

mit größerer Lebensdauer ausgestattet wäre und eventuell im Geschlechtsapparat das befruchtende Spermatozoen erwarten könnte. Die Angaben, welche sich diesbezüglich in der gynäkologischen Literatur finden, scheinen dafür zu sprechen, daß das Ei, welches den Eierstock verlassen hat, mehrere Tage im Eileiter resp. im Uterus unverändert verbleiben kann, ohne seine Befruchtungsfähigkeit einzubüßen. Dazu möchte ich noch bemerken, daß diese Angabe mit den oben besprochenen Versuchsergebnissen von J. LOEB im Einklang steht. Bekanntlich verlassen die Geschlechtszellen der höheren Tiere den Eierstock nicht als reife Eier, sondern als Ovocyten I. Ordnung. Die Reifung einer solchen Ovocyte wird erst durch das Eindringen des Spermatozoons in dieselbe ausgelöst. Nun haben wir oben gehört, daß die unreifen Eier bedeutend resistenter sind als die reifen; so daß man daraus auch den Schluß ziehen kann, daß die Ovocyte in frischem Zustande in dem Geschlechtskanal einige Zeit lang verbleiben kann. Dazu kann noch vielleicht die Tatsache in Betracht kommen, daß die Ovocyte bei den Wirbeltieren den Eierstock zusammen mit einer Zellschicht (Corona radiata) verläßt.

#### 4. Die sekundären Geschlechtsmerkmale der weiblichen Individuen und ihr Verhältnis zu den Geschlechtsdrüsen.

Die Aufgabe, die wir uns in diesem Kapitel gestellt haben, erscheint insofern erleichtert, als in einem der vorigen Kapitel (vgl. p. 593 u. 77) dasselbe Thema für das männliche Geschlecht behandelt wurde. Das Problem selbst ist also bereits aufgestellt und wir können uns infolgedessen auf die Besprechung derjenigen Tatsachen beschränken, welche sich speziell auf das weibliche Geschlecht beziehen.

Zuerst werde ich die Resultate derjenigen Versuche anführen, in denen es sich um Beantwortung der Frage nach der Ausgestaltung der sekundären morphologischen Geschlechtscharaktere handelte. Den Gegenstand der Untersuchung bildeten die Merkmale, welche durch das ganze Leben, durch die Dauer aller seiner Perioden beständig persistieren, sowie auch die nur während der Brunstperiode auftretenden Charaktere. Es fragt sich nämlich, ob die Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere der Weibchen von der bereits entwickelten Keimdrüse abhängig ist, oder ob diejenigen Faktoren, welche über die Differenzierung der Keimdrüse entscheiden, auch die Gestaltung der sekundären Geschlechtscharaktere bestimmen. Zur Entscheidung dieser Frage wurden dieselben Methoden wie beim männlichen Geschlecht verwandt, also die Untersuchung der Anomalien, der operativ und parasitär entstandenen Kastraten, und endlich Transplantation der Geschlechtsdrüsen des entgegengesetzten Geschlechtes. Die Resultate der ersten Forschungsmethode wurden bereits bei der Erörterung desselben Problems beim männlichen Geschlecht besprochen; es handelt sich hier um die bei den Zwittern wahrnehmbaren sekundären Geschlechtsmerkmale. An der Hand einiger bei den Arthropoden beobachteten Anomalien sind wir zu dem Schluß gelangt, daß in bezug auf die Koinzidenz und Nichtkoinzidenz der primären und der sekundären Geschlechtscharaktere bei den anormal ausgestalteten Individuen alle möglichen Uebergänge von einem Extrem in das entgegengesetzte beobachtet wurden.

Desgleichen wurden die Fälle der von GIARD (61—65) entdeckten und genau untersuchten parasitischen Kastrationen bereits erörtert. Wir haben gesehen, daß die parasitische Kastration oft das Hervortreten der Geschlechtscharaktere des entgegengesetzten Geschlechtes zur Folge haben kann, daß jedoch nach den Forschungen von GIARD diese Erscheinung mehr temporären, nicht aber definitiven Charakter aufweist, und daß die primären und sekundären Geschlechtsmerkmale wieder richtig aufzutreten vermögen, wenn der destruierende Parasit abstirbt. Die Untersuchungen von G. SMITH (151) über die parasitische Kastration bei den Krebsen ergaben einen Unterschied im Verhalten parasitisch kastrierter Männchen und Weibchen. Die Veränderungen, welche die parasitische Kastration beim Männchen hervorruft, haben wir bereits (p. 594 ff.) kennen gelernt; wir wissen, daß das Männchen nach der Kastration die sekundären Merkmale des Weibchens gewinnt. SMITH hat ferner die parasitisch kastrierten Weibchen beobachtet: Es zeigte sich, daß die parasitische Kastration bei jugendlichen weiblichen Individuen des Krebses *Inachus* eine vorzeitige Annahme einer solchen Abdomengestalt bewirkt, wie sie gewöhnlich erst bei ausgewachsenen Individuen auftritt. Die parasitische Kastration durchgeführt durch *Sacculina* bei ausgewachsenen Formen von *Inachus* hat eine Reduktion der abdominalen Anhänge (appendages) zur Folge; man konstatiert dabei jedoch nie eine Annäherung der Gestaltung an das entgegengesetzte Geschlecht, was bekanntlich bei der Kastration von Männchen von *Inachus* von G. SMITH gesehen wurde.

Bei Insekten wurden Kastrationsversuche bei *Lymandria dispar* von J. MEISENHEIMER (118) angestellt. Die Ovarien sind bei diesem Falter aus mehreren Ovarialröhren zusammengesetzt; zu dem Geschlechtsapparat gehören außerdem noch akzessorische Drüsen und Ausführungsgänge. Die der Arbeit von MEISENHEIMER (118) entnommene Abbildung (Fig. 99) gibt das Bild der weiblichen Genitalien von *Lymandria dispar* wieder. Die Gonaden wurden von MEISENHEIMER jedoch schon im Raupenstadium teils galvanokaustisch vernichtet, teils mittels Schere herausgeschnitten. Trotz der Kastration kam es beim Weibchen zur Entwicklung der Geschlechtsgänge und Anhangsdrüse, aber immerhin konnte der Experimentator bei einer gewissen Anzahl der operierten Individuen eine beträchtliche Reduktion der Geschlechtsgänge feststellen.

Die Methode der Transplantation der männlichen Gonaden in weibliche, einseitig oder total kastrierte Individuen wurde ebenfalls von MEISENHEIMER angewandt. Die Operation wurde im Raupenstadium vorgenommen. Fig. 100 zeigt die innere Organisation des Geschlechtsapparates eines mit dieser Methode künstlich erzeugten Zwitters. Neben den Ovarien ist links ein eingepflanzter Hoden wahrnehmbar. Der Schluß, zu welchem MEISENHEIMER in dieser Versuchsserie gelangte, lautet: „Weder auf die Entwicklung des auf der einen Seite erhalten gebliebenen Ovariums, noch auf die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsgänge und des übrigen Genitalapparates hatte die Gegenwart des Hodens den geringsten Einfluß.“

MEISENHEIMER fand in einer anderen Experimentalserie, daß die Gegenwart der Geschlechtsdrüse auch in jenem Fall für die Ausbildung der sekundären äußeren Geschlechtsmerkmale bedeutungslos ist, in welchen die letzteren neu gebildet werden müssen. Den Beweis

dafür erbringen die Experimente, in denen er die weiblichen Falter von *Lymandria dispar* kastrierte, wobei gleichzeitig die Flügelanlagen abgeschnitten wurden. Bei diesen Tieren tritt bekanntlich ein sehr ausgeprägter Sexualdimorphismus auf, der sich eben in Gestalt und Farbe der Flügel kenntlich macht. Trotzdem sich die Flügel neu

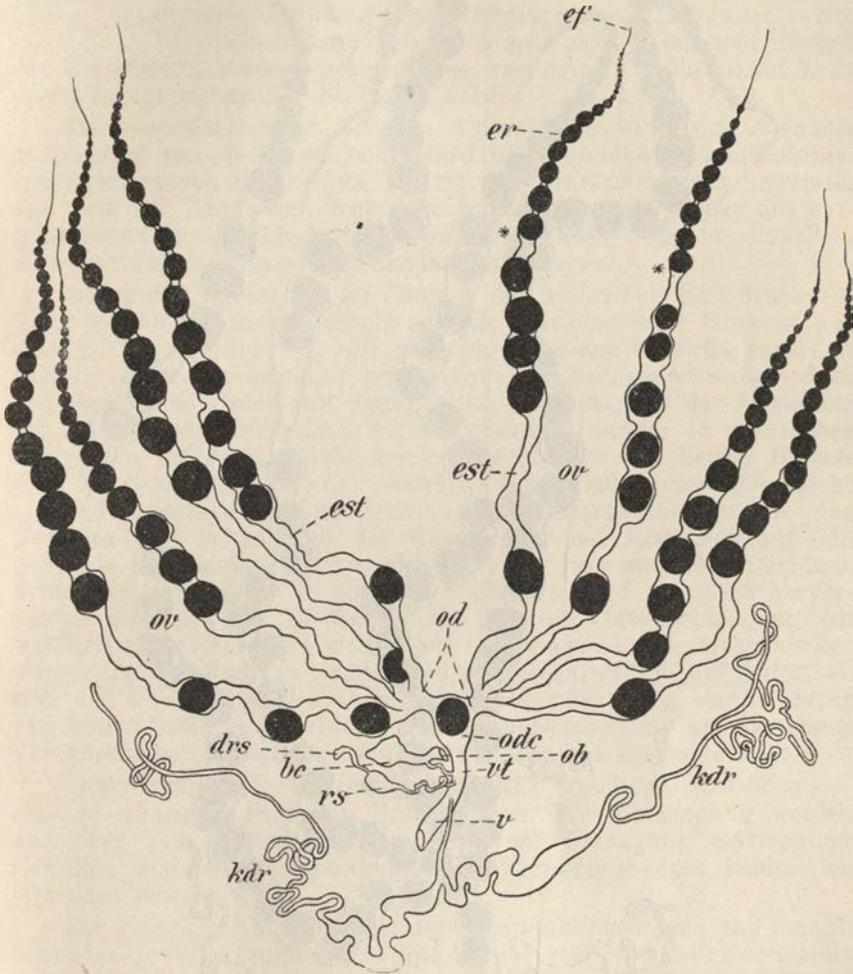


Fig. 99. Normaler weiblicher Geschlechtsapparat von *Lymandria dispar*, von der Dorsalseite gesehen. *bc* Bursa copulatrix, *drs* Drüsen Schlauch des Receptaculum seminis, *ef* Endfaden, *er* Eiröhre, *est* Eiröhrenstiel der Ovarialröhren, *kdr* Kittdrüsen, *ob* Ostium bursae, *od* paarige Ovidukte, *odc* unpaarer Ovidukt, *ov* Ovarien, *rs* Receptaculum seminis, *v* Vagina, *vt* Vestibulum. Nach MEISENHEIMER.

regenerieren mußten, und zwar bei Abwesenheit der Gonaden, kam es bei den operierten Exemplaren dennoch stets zur Ausbildung rein weiblicher Flügel. Die neuen Untersuchungen von KOPEĆ (89) haben die Versuchsergebnisse von MEISENHEIMER bestätigt und erweitert.

KOPEĆ pflanzte sogar mehrere weibliche Gonaden kastrierten Männchen ein, konnte jedoch hierbei absolut keine Umwandlung im Bereiche der sekundären Geschlechtsmerkmale konstatieren. Er stellte vielmehr auf cytologischem Wege den vollkommen normalen Verlauf der Oogenese in den implantierten Ovarien fest, so daß damit der eventuelle

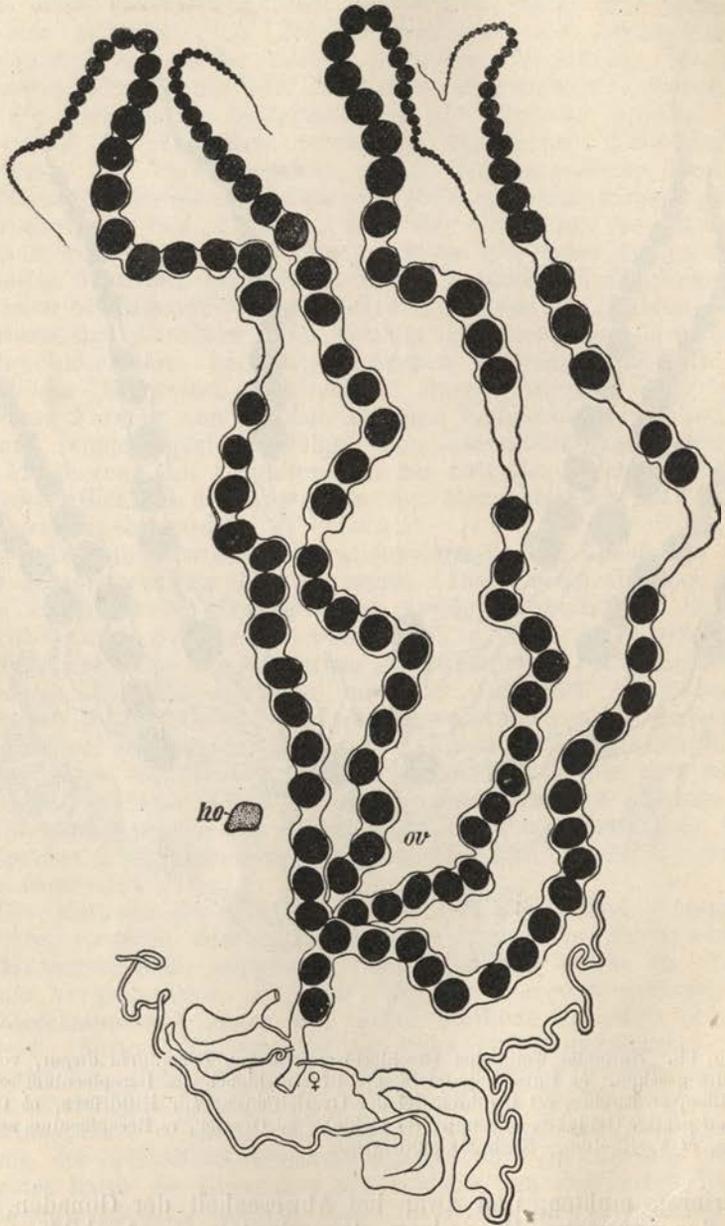


Fig. 100. Innere Zwitterorganisation eines weiblichen Falters von *Lymantria dispar*, dem auf der dritten Raupenperiode eine Hodenanlage eingepflanzt wurde. *ho* Hoden, *ov* Ovarium. Nach J. MEISENHEIMER (118).

Einwand, daß die Gonaden ihre Tätigkeit im Männchenorganismus nicht entwickeln konnten, entkräftet wird.

Aus den Versuchen von OUDEMANS (130), MEISENHEIMER (118) und KOPEĆ (87—89) geht also hervor: Wie bei dem männlichen, so sind auch bei dem weiblichen Geschlecht bei den Arthropoden die primären und die sekundären Charaktere insofern voneinander unabhängig, daß den einzelnen Teilen des Geschlechtsapparates ein hochgradig entwickeltes Selbstdifferenzierungsvermögen zukommt. Die sekundären Sexualcharaktere entwickeln sich nicht unter dem Einfluß des Eierstockes, sondern müssen „zu irgendeinem frühzeitigem Zeitpunkt in der Keimzelle“ bestimmt werden.

Der Geschlechtstrieb bei den Arthropoden kann sich ebenfalls unabhängig von der Geschlechtsdrüse im Individuum manifestieren. Die Arbeiten von OUDEMANS, KOPEĆ und MEISENHEIMER beweisen, daß trotz der Kastration, trotz der Implantation der Drüse des entgegengesetzten Geschlechts der Geschlechtstrieb sich in derselben Richtung äußert, wie er auch früher entfaltet war.

Bedeutend größer ist der Einfluß der weiblichen Keimdrüse sowohl in morphogenetischer als auch in physiologischer Hinsicht bei den höheren Tieren. In morphogenetischer Hinsicht äußert er sich im Auftreten gewisser sekundärer Geschlechtsmerkmale, welche dem weiblichen Geschlecht eigentümlich sind, resp. in der Hemmung der Entwicklung derjenigen Sexualcharaktere, welche in männlichen Individuen auftreten. Sehr beachtenswert sind auf diesem Gebiete die Arbeiten von RÖRIG, welcher den Einfluß der Eierstöcke auf die Geweihentwicklung beim Hirsch untersucht hat. Bei den Cerviden tritt bekanntlich das Geweih nur bei Männchen auf. In gewissen anormalen Fällen werden sie auch bei weiblichen Individuen beobachtet, und diese Erscheinung läßt sich auch künstlich hervorrufen. So wurde z. B. festgestellt, daß die Geweiherzeugung bei weiblichen Cerviden vor sich gehen kann nach bloßer mechanischer Verletzung der Haut und andauerndem Nervenreize an der Stelle, wo sich das Geweih überhaupt zu entwickeln pflegt. Es wurde jedoch von RÖRIG (138) nachgewiesen, daß dieser Erscheinung am häufigsten Veränderungen im weiblichen Geschlechtsapparat zugrunde liegen.

„Erkrankung der Reproduktionsorgane weiblicher Cerviden — schreibt RÖRIG — kann die Ursache von Geweiherzeugung werden und zwar kann einseitige Erkrankung zur Erzeugung einstängiger Geweihe, beiderseitige Erkrankung zur Erzeugung eines kompletten Geweihes führen.

Bei ‚einseitiger‘ Erkrankung der Reproduktionsorgane und darauffolgender Geweiherzeugung trat eine ‚transversal‘ wirkende Korrelation zu Tage.

Weibliche Individuen, deren Ovarien atrophisch geworden sind, entwickeln in der Regel Geweihe.

Weibliche Individuen mit abnorm entwickelten Ovarien verhalten sich wie die mit atrophisch gewordenen Ovarien.

Individuen mit hermaphroditischen Genitalien scheinen stets Geweihe zu entwickeln, und es erreicht die Geweihentwicklung bei diesen einen um so höheren Grad der Vollkommenheit, je stärker die inneren Zeugungsorgane nach der männlichen Richtung hin entwickelt sind.“

Dazu ist noch zu bemerken, daß diese Fähigkeit der Geweih-

My  
 To make it clear  
 it is not by  
 the normal  
 female structure  
 but by the  
 development of  
 the reproductive  
 system  
 ♂ dominant  
 ♀ recessive

entwicklung bei Weibchen auch von der untersuchten Species dieser Familie abhängig ist.

Aus den Beobachtungen von RÖRIG (138) ist immerhin der Schluß zu ziehen, daß die weibliche Keimdrüse einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung der dem entgegengesetzten Geschlechte eigentümlichen sekundären Geschlechtscharaktere ausüben muß.

Aus der Haustierzucht ist seit langem bekannt, daß die Kastration bei Kühen die Laktationsperiode verlängert, und daß dadurch auch ein besserer Mastzustand erreicht werden kann. WORCH (170) macht darauf aufmerksam, daß man daran denken muß, ob diese Neigung zum vermehrten Fettansatz sich nicht auf den Wegfall der geschlechtlichen Erregung und damit auf das Auftreten größerer Ruhe zurückführen läßt. Er hebt jedoch selbst hervor, daß dies aller Wahrscheinlichkeit nach nicht die einzige Ursache dieser Erscheinung ist.

Die physiologische Begründung dieser Tatsachen finden wir in den Versuchsergebnissen von LOEWY und RICHTER (112, 113), welche ähnliche Experimente an Hunden angestellt haben. Bei Weibchen von Hunden wurde der Gesamtstoffwechsel vor und nach der Kastration durch Ermittlung des Sauerstoffverbrauches und der Kohlensäureausscheidung bestimmt. Bei diesen Versuchen überzeugte man sich, daß eine Verminderung des Stoffwechsels nach der Kastration stattfindet, und zwar pro Kilo Körpergewicht ca. 20 Proz. Trotzdem aber auch der Gesamtumsatz bei weiblichen Tieren um ca. 12 Proz. sank, wurde dennoch eine Zunahme an Gewicht konstatiert. „Dieses beweist, daß entweder das die Oxydationen leistende Körpermaterial an Masse abgenommen hat, oder daß seine oxydative Energie geringer geworden ist.“

Zu demselben Schlusse müssen die Versuche führen, in denen bei sinkendem Körpergewicht der Umsatz pro Körperkilo sich erheblich eingeschränkt zeigte. Da nun keines der Momente vorlag, die etwa zu einem gesteigerten Eiweißzerfall führen konnten, vielmehr zum Teil ein Eiweißansatz angenommen werden muß, können die Resultate von LOEWY und RICHTER (113) als Beweis dafür gelten, daß die Abnahme des Stoffwechsels nach Kastration durch Verminderung des Oxydationsvermögens des Körpereißes zustande gekommen ist.

Die mit Fettansatz einhergehende Aenderung des Ernährungszustandes nach Kastration findet, selbst wenn kein äußeres Moment zu ihrer Erklärung vorhanden ist, in dieser Einschränkung der Oxydationsprozesse ihre Begründung.

Wir hätten hier einen der wenigen wissenschaftlich festgestellten Fälle, in denen entstehende Fettsucht keine Mastfettsucht zu sein braucht, vielmehr eine sogenannte konstitutionelle sein kann (LOEWY, 111, p. 142).

Die Autoren haben sich weiter überzeugt, daß durch Zufuhr von Ovarialsubstanzen der gesunkene Stoffwechsel wieder erhöht werden kann, manchmal sogar über die Norm hinaus.

Die Beobachtungen, welche über den Einfluß des Klimakteriums auf den weiblichen Organismus gemacht wurden, sprechen ebenfalls entschieden dafür, daß die Tätigkeit der Geschlechtsdrüse den ganzen Organismus beeinflußt. Der wohlbekannteste Fettansatz nach dem Klimakterium beweist, daß der Stoffwechselumsatz sich in seinem Typus geändert hat. Zuweilen wurden Veränderungen in sekun-

dären Geschlechtsphänomenen nach dem Klimakterium konstatiert, und zwar Annäherung an den männlichen Typus (Stimme, Schnurrbart usw.), was wieder die Abschwächung des hemmenden Einflusses der Gonade beweist.

Die Kastration ruft bei weiblichen Säugetier- und Menschenindividuen, wenn sie an neugeborenen oder jugendlichen Organismen vorgenommen wird, ein Zurückbleiben in der Entwicklung des ganzen Geschlechtsapparates hervor. Daß diese Hypoplasie der weiblichen Genitalien in diesem Fall wirklich auf den Mangel der Gonade zurückzuführen ist, hat HALBAN (71) nachgewiesen. Er implantierte nämlich kastrierten jungen weiblichen Hunden Gonaden unter die Haut und erhielt dabei eine vollständige Entwicklung des Genitalapparates.

Aber auch die nach der Pubertät durchgeführte Kastration kann die sogenannte „Kastrationsatrophie“ der Genitalien veranlassen, welche in regressiven Schrumpfungen im Apparat besteht. Durch subkutane Injektionen von Ovarialextrakten läßt sie sich nicht aufhalten (vgl. BIEDEL, 18, p. 349).

Bei frühzeitiger Kastration treten am weiblichen Organismus auch gewisse Veränderungen auf. Nach dem Bericht von ROBERTS aus Indien<sup>1)</sup> sollen solche Individuen keine Busen, keine Warze und keine Schamhaare aufweisen. Verschließung der Scheide, Verengung des Beckens sollen weitere Merkmale solcher Individuen bilden.

## 5. Der Einfluß des Eierstockes auf die Brunst- resp. Menstrualperiode. Innere Sekretion des Eierstockes.

Unter den physiologischen Eigenschaften des Organismus, welche unter dem Einfluß der Ovarien stehen, sind die periodischen Veränderungen in der Uterusschleimhaut, welche oft von bestimmter Geschlechterregung begleitet werden, von größter Wichtigkeit. Auch die Tätigkeit der Geschlechtsdrüse selbst, und zwar die Eierproduktion, ist in jenen Perioden, die wir als Brunstzeit bezeichnen, oft intensiver. Die Anschwellung der Uterusschleimhaut, die Vergrößerung und Vermehrung der Drüsen, die periodische Hyperämie, welche bei den am höchsten organisierten Tieren (gewisse Affenarten, Mensch) gemeinsam auftreten und sogar zu Blutungen führen, bilden den Komplex dieser Erscheinungen. Aus zahlreichen Untersuchungen besonders aus Beobachtungen am menschlichen Organismus und Versuchsergebnissen an Affen geht hervor, daß besonders diejenigen Erscheinungen, die wir als Menstruation bezeichnen, mit der Funktion der Geschlechtsdrüse in Zusammenhang stehen.

Die Eier verlassen den Eierstock in bestimmten Zeitperioden; den Prozeß der Eientfernung aus dem Ovarium nennt man Ovulation. Die sich hier zuerst aufdrängende Frage ist die nach der temporären Koinzidenz der Ovulation und der Menstruation und nach der kausalen Abhängigkeit der beiden physiologischen Erscheinungen. Der zeitliche Zusammenhang zwischen diesen beiden Prozessen wurde früher fast allgemein angenommen, und gegen die Hälfte des vorigen Jahrhunderts haben die Autoren in der Tätigkeit des Ovariums die auslösende Ursache für die Menstruation gesehen. Daß irgendein Zusammenhang hier bestehen muß, geht schon aus der mehrfach gemachten Beob-

1) Zitiert nach HERBST (76, p. 74).

achtung hervor, daß nach Ovariexstirpation, resp. wenn sich die Ovarien nicht entwickelt haben, oder wenn in ihrer Entwicklung zu früh ein Stillstand eingetreten ist, die Menstruation ausbleibt. PFLÜGER (135) hat diesen Zusammenhang der Ovulation und Menstruation folgendermaßen erklärt: Aus der Histologie ist bekannt, daß die GRAAFschen Follikel des Eierstocks reich innerviert sind. Wenn der Follikel vor der Ovulation eine Anschwellung erfährt, werden dadurch diese Nervenfasern gereizt und die summierten Reize zum Rückenmark fortgeleitet. Vom Rückenmark wird infolge der anwachsenden Reizung die Blutkongestion im Genitalapparat hervorgeufen, welche dem Menstruationsprozeß zugrunde liegt.

Daß die Reizung der Ovarien die Veränderungen im Uterus auslösen kann, geht aus den schönen Experimenten von P. STRASSMANN (162) hervor. Dieser Autor ist von der Voraussetzung ausgegangen, daß die Brunsterscheinungen und die Menstruation analoge Erscheinungen darstellen. Strikte Gleichheit besteht hier allerdings insofern, als nach Entfernung der Eierstöcke die Brunst beim Tier nicht wieder eintritt und wir werden bald sehen, daß nach der Exstirpation der Ovarien auch die Menstruation aufhört. Die Versuchsmethode von STRASSMANN (162) bestand darin, daß Hündinnen Einspritzungen von steriler Kochsalzlösung, dann von Glycerin und später ausschließlich von sterilisierter, mit Berlinerblau gefärbter 10-proz. Gelatine in den Eierstock gemacht wurden, nachdem derselbe mittels Eröffnung der Bauchhöhle freigelegt worden war. Eine genaue mikroskopische Untersuchung der Genitalien vor und nach der Injektion ergab, daß infolge der Einspritzungen in den Eierstock, infolge des auf diese Weise erhöhten inneren Druckes in denselben Veränderungen am Endometrium hervorgerufen werden. „Mit diesen gehen Erscheinungen an den Genitalien vor sich, die in mancher Beziehung dem Phänomen der Brunst ähneln“ (Hyperämie der Scheide und der äußeren Genitalien, Erektion der Clitoris, vermehrte Schleim- und Blutabsonderung, bisweilen auch Erregungszustände). Auf Grund seiner Versuchsergebnisse kam STRASSMANN zu dem Schluß, daß das Wesentliche in der PFLÜGERSchen Lehre von der Menstruation aufrecht erhalten werden muß, und zwar daß die Schwellung des wachsenden Follikels, die Uterusschleimhaut zum Wachstum und zur Entfaltung bringt. „Die Menstruation ist weder ein selbständiges Phänomen noch bedingt sie das Platzen des Follikels. Der Eierstock funktioniert ohne Uterus, aber nicht der Uterus ohne Eierstock.“

Die letzte von STRASSMANN (162) ausgesprochene These ist wohl vollkommen berechtigt, die Frage jedoch, wie der Eierstock die Gebärmutter beeinflusst, läßt sich doch im Lichte der neuesten Forschungsergebnisse mit der PFLÜGERSchen Hypothese, welcher sich STRASSMANN anschließt, nicht beantworten.

Ueber dieses Thema wurde in der letzten Zeit viel gearbeitet und diskutiert (vgl. in dieser Beziehung das schöne und übersichtliche Sammelreferat von BIRNBAUM, 19). Ich möchte hier wenigstens die wichtigsten Forschungsergebnisse besprechen.

Ein Teil der Untersuchungen bezieht sich auf das Verhältnis des Zustandes von Ovarien und Uterusschleimhaut. Die von LEOPOLD und MIRONOFF (99) durchgeführten Untersuchungen von Ovarien

plötzlich während der Menstruation gestorbener Frauen oder von bei Exstirpation gewonnenen Eierstöcken und der Uterusschleimhaut ergaben, daß die zeitliche Koinzidenz der Menstruation und Ovulation sich nicht immer feststellen läßt. Es unterliegt nach diesen Autoren keinem Zweifel, daß die Menstruation gewöhnlich von Ovulation begleitet wird, daß sie aber häufig auch ohne dieselbe verläuft. Die Autoren gelangten auf Grund dieser Untersuchungen zu dem Schluß, daß die Menstruation nicht vom Reifwerden und vom Bersten des GRAAFSchen Follikels abhängt, sondern daß sie von zwei Faktoren bedingt ist: 1) von der Anwesenheit der Eierstöcke, 2) von genügender Ausbildung der Uterusschleimhaut. ✓

Was bildet aber das auslösende Moment für den Menstruationsvorgang?

Die PFLÜGERSche (135) Hypothese ist hinfällig geworden. Gegen diese Hypothese sprechen die oben erörterten Untersuchungsergebnisse von LEOPOLD und MIRONOFF (99) und vor allem die Versuche von GOLTZ und FRESBERG (69). Diese Autoren stellten ihre Experimente an einer Hündin an, an welcher eine Durchtrennung des Rückenmarks in der Höhe des ersten Lendenwirbels ausgeführt wurde. Trotz dieser Verletzung wurde die Hündin brünstig und warf ein lebendes Junges. GOLTZ hat schon in seiner Arbeit darauf hingewiesen, daß wahrscheinlich vom Eierstock gewisse Stoffe produziert werden, welche sodann ins Blut übergehen und den Organismus beeinflussen. Von Bedeutung sind auch die älteren Versuche von REIN, welcher die sympathischen und Sacralnerven durchschnitt und so die Gebärmutter vom Zentralnervensystem isolierte. Trotzdem trat keine Atrophie des Uterus ein, das Tier wurde sogar schwanger.

Die Hypothese, die wir, wie NUSSBAUM (129) richtig hervorhebt, bereits in der Arbeit von GOLTZ (69) finden, hat sich in neuerer Zeit eingebürgert. Wir haben in einem der vorigen Kapitel darauf hingewiesen, daß von NUSSBAUM die Produktion gewisser chemischer Substanzen für den Hoden nachgewiesen, und durch diese die Beeinflussung der Brunstorgane durch den Hoden erklärt wurde.

Am weiblichen Geschlecht wurden in neuerer Zeit mehrere Beobachtungen und Versuche ausgeführt, welche die Funktion des Ovariums als einer Drüse mit innerer Sekretion dokumentieren. Sehr belehrend sind die von MORRIS (126), GLAS (67) und DUDLEY am Menschen gemachten Beobachtungen. MORRIS gelang es, bei einem 20-jähr., an Amenorrhöe leidenden Mädchen durch Transplantation eines Ovariums einer anderen Frau in ihren Fundus uteri regelmäßige Menstruationen hervorzurufen. Ueber ähnliche Wirkungen der Transplantation berichten die beiden anderen zitierten Autoren. || m

Wichtig auf diesem Gebiete sind die Experimente von KNAUER (85), welcher an Hündinnen experimentierte, wobei er nach der Transplantation des Ovariums ins Mesometrium Brunsterscheinungen beobachten konnte. Aber erst J. HALBAN (72, 73) gebührt das Verdienst, die Richtigkeit der Hypothese einer inneren Sekretion des Eierstockes nachgewiesen zu haben. Es wurde schon oben erwähnt, daß bei manchen Affen eine wirkliche Menstruation stattfindet. HALBAN wählte zu seinen Experimenten vier Paviane. Die Versuche bestanden darin, daß er die Ovarien exstirpierte und sie dann an verschiedene Körperstellen (subkutan, unter die Muskulatur, ins große Netz) transplantierte. = m

Bei allen Tieren heilten die Ovarien an den fremden Stellen ein und die nach 6—9 Monaten vorgenommene Untersuchung ergab, daß in allen Ovarien noch funktionsfähiges Gewebe vorhanden war. Bekanntlich hört die Menstruation nach der Exstirpation der Ovarien gewöhnlich auf, hier jedoch konnte der Autor konstatieren, daß bei zwei von den operierten Tieren die Menstruation weiter fort dauerte nach einer Pause, welche der Einheilung der Geschlechtsdrüsen entsprechen kann.

In Anbetracht dessen, daß die Eierstöcke in diesen Fällen selbstverständlich aus allen ihren Nervenverbindungen bei der Operation gelöst werden mußten und trotzdem die Menstruation fortbestand, muß angenommen werden, daß die Vermittlung des Nervensystems bei der Beeinflussung des Organismus durch das Ovarium keine Rolle spielt. Damit ist also der Beweis erbracht, daß vom Ovarium ein chemischer Stoff ausgeschieden wird, welcher ins Blut gelangt und dann den Organismus beeinflusst. Ob er direkt auf die einzelnen Organe einwirkt, oder ob durch diesen im Blut enthaltenen Stoff das Nervensystem beeinflusst wird, welches wieder auf die einzelnen Organe einwirkt, ist bisher nicht entschieden. HALBAN spricht sich für diese letzte Vermutung aus. Experimentelle Beweise sind bisher nicht erbracht worden.

Gegen die Experimente von HALBAN könnte eingewendet werden, daß bei der Exstirpation der Ovarien ein Teil zurückgelassen wurde. Dieser eventuelle Einwand wurde jedoch durch HALBAN selbst durch ein Ergänzungsexperiment entkräftet. Bei einem Versuchstier, welches nach der Implantation des Ovariums normal menstruierte, entfernte HALBAN nach 9 Monaten dieses implantierte Ovarium wieder, worauf die Menstruation definitiv aufhörte. Die Richtigkeit der HALBANSchen Schlußfolgerungen unterliegt demnach keinem Zweifel.

Die sehr wichtigen Versuchsergebnisse von HALBAN wurden durch spätere Versuche zahlreicher Autoren bestätigt und auf andere Tiere ausgedehnt. Besonders bedeutungsvoll ist die Tatsache, daß der Eierstock, indem er chemische Stoffe produziert und an das Blut abgibt, auch die Veränderungen, welche in der Brunstperiode auftreten, veranlaßt.

Nun drängt sich die weitere Frage auf, ob diese Funktion des Ovariums von der ganzen Keimdrüse oder nur von bestimmten Teilen derselben ausgeübt wird. Neben den Follikeln könnte noch die sogenannte interstitielle Drüse, welche im Eierstock enthalten ist, und das sogenannte Corpus luteum bei Erwägung der Genese von Hormonen, die bei der inneren Sekretion fungieren, in Betracht kommen. Was das letzterwähnte Gebilde angeht, so entsteht das Corpus luteum an Stelle des geplatzten Eifollikels. Ueber die Entstehung, Ausgestaltung und physiologische Rolle dieses Gebildes wurde in letzter Zeit viel diskutiert und geschrieben. Die morphologischen Vorgänge, die sich dabei abspielen, wurden unter anderen von SOBOTA (156) auf Grund neuerer Literatur und eigener Forschungen genau besprochen. „Das Corpus luteum ist eine im wesentlichen epitheliale Bildung, deren charakteristische Elemente aus den Epithelien des GRAAFschen Follikels durch einfache Hypertrophie, oder durch Hypertrophie verbunden mit einer mehr oder weniger starken Vermehrung der Elemente hervorgehen. Die hypertrophierte Epithelschicht wird durch Bindegewebszüge in einzelne Gruppen von Zellen verlegt.“ In den Epithelzellen des jungen Corpus luteum wurden in der Regel Fett-

körnchen festgestellt. Beim Follikelsprung vor der Bildung des Corpus luteum können kleinere oder größere Blutungen stattfinden, die Flüssigkeit des Follikels kann vollständig oder partiell entleert werden.

Die sogenannten Luteinzellen des Corpus luteum stammen von Epithelien der Membrana granulosa des Follikels (COHN, 48) her.

Wenn wir in der physiologischen Literatur Umschau halten, so fällt es gleich auf, daß alle drei Möglichkeiten der Hormonengenesse bereits diskutiert wurden. Gründlich hat dies neuerdings auch BIEDEL (18) besprochen. Die älteste Hypothese, daß die Follikel die Erscheinung der Menstruation bewirken, läßt sich schon in Anbetracht der oben erwähnten Beobachtungsergebnisse von LEOPOLD und MIRONOFF (99) nicht aufrecht erhalten. Die Tatsache, daß die Menstruation in mehr als einem Drittel der Fälle nicht zeitlich mit der Ovulation zusammenfällt, spricht gegen diese Anschauung. Demnach kann der Follikelapparat als Quelle der Hormonen, die die Menstruation auslösen, nicht angesehen werden.

Viel wurde weiter die Frage der Bedeutung des Corpus luteum für die Menstruation und Zeugungsphysiologie diskutiert<sup>1)</sup>. Den Ausgangspunkt für diese neueren Forschungen bildeten die Gedanken, welche zuerst von G. BORN ausgesprochen wurden. Der genannte Forscher hat in diesem Körper eine Drüse mit innerer Sekretion erblickt und für diese seine Ansicht zahlreiche Argumente angeführt.

Die Hypothese von BORN wurde von FRÄNKEL (59, 60) weiter ausgebaut. Dieser Forscher führt aus, daß die vom Corpus luteum als von einer Drüse produzierten Stoffe für das Zeugungsvermögen der Weibchen von prinzipieller Bedeutung sind. Im Blute der Weibchen vorhandene, vom Corpus luteum produzierte Substanzen veranlassen, daß das befruchtete Ei, welches bereits auf seiner Wanderung nach dem Uterus begriffen ist, an der Gebärmutter schleimhaut zur Insertion gelangt. Aber der gelbe Körper soll nach seiner Ansicht auch auf den nicht schwangeren Uterus einen Einfluß ausüben; es soll nämlich das Corpus luteum auch die Menstruation auslösen. Für diese letztere Hypothese spricht nach FRÄNKEL die Tatsache, daß die Menstruation gerade im Moment der höchsten Entwicklung des gelben Körpers eintritt. Sehr lehrreich sind seine an Menschen angestellten Experimente. Wurde nämlich anlässlich gewisser Coelotomien bei gesunden inneren Geschlechtsorganen das frische Corpus luteum mit dem Paquelin exkauterisiert, so konnte man feststellen, daß zu dem Termin, zu welchem sonst regulär die Menstruation hätte kommen müssen, keine Blutung stattfand, daß also die Menstruation ausblieb und erst einige Wochen später eintrat. Auf Grund dieser Versuche glaubt FRÄNKEL die Entstehung der Menstruation auf die sekretorische Tätigkeit des Corpus luteum zurückführen zu können. Nach seiner Ansicht gibt es nur ein Corpus luteum, „eine echte periodisch sich regenerierende Ovarialdrüse, die der Uterusernährung von der Pubertät zur Klimax vorsteht“. Das Sekret dieser periodisch sich regenerierenden Drüse veranlaßt die zyklisch vierwöchentliche Hyperämie des Uterus, welche entweder der Schwangerschaft vorangeht oder der Menstruation zugrunde liegt.

Diese hier auseinandergesetzten Ansichten FRÄNKELS haben in

1) Vgl. darüber das Sammelreferat von IHM (78a).

der Literatur viel Widerspruch gefunden, obschon sie viel Anregung zu weiteren Forschungen gegeben haben.

Schon die Tatsache selbst, daß die Menstruation ohne Ovulation stattfinden kann, und die Bildung des Corpus luteum doch im innigsten Zusammenhang mit der Ovulation steht, spricht gegen die Hypothese von BORN und FRÄNKEL. Auch die Versuche von FRÄNKEL mit Kauterisation des Corpus luteum können nicht als überzeugend betrachtet werden, denn bei diesem operativen Eingriff konnten auch andere Bestandteile des Eierstockes verletzt werden. Dagegen ist es recht wahrscheinlich, daß dem Corpus luteum eine Rolle bei der Bildung der sog. Deciduen während der Schwangerschaft im Uterus zukommt. Diese Hypothese teilt auch BIEDEL (18) in seinem bereits erwähnten gedankenreichen Werke. Sehr wesentliche experimentelle Beiträge zu dieser Hypothese haben die Versuche von LEO LOEB (106—110) erbracht. Er hat hauptsächlich an Kaninchen und Meerschweinchen experimentiert. Es ist aus der morphologischen Embryologie wohl bekannt, daß gleich am Anfang der Schwangerschaft bestimmte Veränderungen in der Uterusschleimhaut stattfinden, die wir als Bildung der Deciduen bezeichnen. Nun drängt sich die Frage nach den Auslösungsmomenten dieses Prozesses auf. L. LOEB (106) hat nachgewiesen, daß bei Meerschweinchen Deciduen des Uterus in beliebiger Anzahl sich experimentell erzeugen lassen. Dazu ist weder eine vorhergegangene Befruchtung des Eies, noch ein Kontakt des Eies mit der Uterusschleimhaut nötig. Die Vorbedingung dazu ist die Kontinuitätstrennung der Schleimhaut. Daß der Kontakt des Eies mit der Schleimhaut nicht nötig ist, ergibt sich aus den Versuchen von L. LOEB (107), in denen die Tuben kurze Zeit nach der Kopulation unterbunden wurden. Trotz der Unterbindung der Eileiter — und in ihnen befindet sich zu dieser Zeit das in Entwicklung begriffene Ei — hat sich die Decidua im Uterus entwickelt, obschon also in diesem Fall das Ei die Uterusschleimhaut nicht berührt. Die weiteren Versuche von L. LOEB haben ergeben, daß die künstliche Bildung der Deciduen nur in Anwesenheit der Eierstöcke in Gang gesetzt werden kann. Die vorherige Exstirpation beider Ovarien verhindert die Bildung der künstlichen Deciduen.

Der Einfluß der Ovarien auf die Veränderungen in der Uterusschleimhaut während der Schwangerschaft unterliegt demnach keinem Zweifel. Ist aber dieser Einfluß von nervöser Natur, oder muß er auf die innere Sekretion des Eierstockes, resp. also auf Hormonenproduktion im Eierstock zurückgeführt werden?

LEO LOEB hat zur Ermittlung dieser Frage Stücke von Uterus in das subkutane Gewebe transplantiert. Falls die Transplantation 2—9 Tage nach der Ovulation vorgenommen wurde, bildete sich an den Schnittstellen ebenfalls Decidua, besonders wenn Autotransplantation durchgeführt wurde. Dieses Ergebnis lehrt, daß die Bildung der Deciduen nicht durch nervöse Vermittlung vom Eierstock ausgelöst wird, sondern daß wir es mit Hormonenbildung zu tun haben. Die Ovarien produzieren gewisse chemische Substanzen, welche zur Auslösung der Deciduabildung nötig sind. Dieser Prozeß kann auch dann in Gang gesetzt werden, wenn der Uterus nicht in normaler Nervenverbindung bleibt.

In seinen späteren Arbeiten hat L. LOEB (109, 110) noch die Frage diskutiert, in welchem Bestandteile des Eierstockes die Produktion dieser Hormonenart stattfindet. Gründliche Erwägungen

haben den genannten Autor zu dem Schluß geführt, daß dieser Einfluß des Eierstockes vom Corpus luteum desselben ausgeübt wird. Das schließt L. LOEB aus Versuchen, in welchen nur die Corpora lutea entfernt oder die Exstirpation der Ovarien unmittelbar nach der Ovulation, also bevor das Corpus luteum sich entwickelte, ausgeführt wurde. In diesen Fällen hat sich die Decidua nicht entwickelt. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß, wenn Produkte des Corpus luteum nicht ins Blut gelangt sind, auch die Deciduabildung nicht stattfindet.

Den Einfluß, welchen das Corpus luteum auf den Uterus ausübt, stellt sich L. LOEB auf Grund seiner Versuche als eine Sensitivierung der Uterusschleimhaut vor. Die sensitivierte Uterusschleimhaut vermag sodann auf den mechanischen Reiz (operativer Eingriff oder Einfluß des sich entwickelnden Embryos) zu reagieren und diese Reaktion äußert sich in der Bildung von Deciduen.

Von PRENANT (135b) wurde weiter die Ansicht vertreten, daß die weitere Aufgabe des Corpus luteum in einer Hemmung der Ovarialtätigkeit, besonders aber in der Verhinderung der Ovulation während der Schwangerschaft besteht.

Auf Grund der bisherigen Forschungen können wir dem Corpus luteum eine Bedeutung bei Auslösung der Menstruationsprozesse nicht zuschreiben, wohl aber kann die Einwirkung seiner Hormone bei der Deciduabildung von Einfluß sein.

Durch Exklusion kommen wir also zu dem Schluß, daß die Menstruationsprozesse, welche weder durch den Follikelapparat des Eierstocks noch durch das Corpus luteum desselben inauguriert sind, auf die Hormonenproduktion von seiten der Interstitialdrüse des Ovariums zurückgeführt werden müssen.

### Zusammenfassung.

Zum Schluß dieses Kapitels möchte ich noch kurz die bisherigen Versuchsergebnisse über den Einfluß des Eierstockes auf den Organismus, resp. seine sekundären Geschlechtscharaktere zusammenfassen:

1) Bei den niederen Tieren besteht eigentlich zwischen dem Eierstock und der Morphogenese der sekundären Geschlechtscharaktere kein direkter kausaler Zusammenhang. Die beiden morphogenetischen Vorgänge, d. i. die Differenzierung der Geschlechtsdrüse und der sekundären morphologischen und physiologischen Charaktere ist durch die gemeinsamen in den ersten ontogenetischen Stadien sich abspielenden Faktoren bedingt. Die bei der Besprechung der Physiologie des männlichen Zeugungsapparates erörterte Hypothese von GIARD-SMITH kann auch für das weibliche Geschlecht Anwendung finden.

2) Bei den höheren Tieren hat die weibliche Geschlechtsdrüse für die Ausgestaltung der sekundären Geschlechtsmerkmale eine größere Bedeutung. Obschon die erste Anlage des Geschlechtsapparates und gewisser äußerer sekundärer Merkmale von der Wirkung des Ovariums unabhängig ist, so muß doch der Funktion des Eierstocks eine Rolle bei der definitiven Ausgestaltung und der Erhaltung im normalen, wohlentwickelten Zustande zugeschrieben werden.

3) Die Wirkung des Ovariums wird als die einer Drüse mit innerer Sekretion aufgefaßt, welche ihre Stoffe an das Blut abgibt und durch dieses ohne Mitwirkung des Nervensystems den Organismus beeinflusst.

4) Dieser Einfluß äußert sich a) in der formativen definitiven Ausgestaltung der sekundären morphologischen Geschlechtsmerkmale, b) in der Regulierung des Stoffwechsels, resp. der Oxydationsvorgänge, c) in der Auslösung der physiologischen Geschlechtscharaktere und zwar der Menstruation und der Deciduenbildung.

5) Diejenigen Hormone, welche zur Menstruationsauslösung nötig sind, werden wahrscheinlich von der Interstitialdrüse des Eierstocks produziert, die Hormone, welche bei der Deciduabildung wirksam sind, entstehen im Corpus luteum.

#### Literatur.

(Kap. IV D—E.) *Geschlechtstätigkeit der männlichen und weiblichen Individuen.*

1. **Aders, W.**, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Cölenteraten. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 72 (1903).
2. **Adolphi, H.**, Die Spermatozoen der Säugetiere schwimmen gegen den Strom. *Anat. Anz.*, Bd. 26 (1895).
3. — Ueber das Verhalten von Wirbeltierspermatozoen in strömenden Flüssigkeiten. *Ebenda*, Bd. 28 (1906).
4. — Ueber das Verhalten von Schlangenspermien in strömenden Flüssigkeiten. *Ebenda*, Bd. 29 (1907).
5. **Altmann, R.**, Ueber Nukleinsäure. *Arch. f. Anat. u. Physiol. (Physiol. Abt.)*, Jahrg. 1889.
6. **Ballowitz, E.**, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 32 (1888).
7. — Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Die Spermatozoen der Insekten (I. Coleopteren). *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 52 (1890).
8. — Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. *Arch. f. ges. Physiol.*, Bd. 46 (1890).
9. — Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetierspermatozoen. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 52 (1891).
- 9 a. **van Bambeke**, Contribution à l'histoire de la constitution de l'oeuf. II. Élimination des éléments nucléaires dans l'oeuf ovarien de *Scorpaena scrofa*. *Arch. de Biol.*, T. 13 (1895).
10. **Barfurth, D.**, Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 2 (1895).
11. **Baudrimont et Saint-Ange, Martin**, Recherches sur les phénomènes chimiques de l'évolution embryonnaire des oiseaux et des batraciens. *Ann. de Chim. et de Phys.*, T. 21 (1847).
12. **Becker**, Der männliche Kastrat mit besonderer Berücksichtigung seines Knochen-systems. *Inaug.-Diss. Freiburg 1898*.
13. — Ueber das Knochen-system eines Kastraten. *Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.)*, 1899.
14. **Benda, C.**, Die Mitochondria. *Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 12 (1903).
15. **Benecke, B.**, Ueber Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermäusen. *Zool. Anz.*, Bd. 2 (1879).
16. **Białaszewicz, K.**, Untersuchungen über die osmotischen Verhältnisse bei der Entwicklung der Hühner- und Froschembryonen. *Vorl. Mitt. Bull. intern. de l'Ac. d. Sc. d. Cracovie*, 1912.
17. — Ueber das Verhalten des osmotischen Druckes während der Entwicklung der Wirbeltierembryonen. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 34 (1912).
18. **Biedel, A.**, Innere Sekretion, ihre physiologischen Grundlagen und ihre Bedeutung für die Pathologie, Berlin-Wien 1910.
19. **Birnbaum, R.**, Ovarium und innere Sekretion. *Ztschr. f. allg. Physiol.*, Bd. 8 (1908).

20. **Bischoff**, Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung und Loslösung der Eier der Säugetiere und des Menschen, Gießen 1844.
21. **Bouin, P. et Ancel, P.**, Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. Arch. de Zool. expér. et gén., T. 1 (1903).
22. — — La glande interstitielle et son rôle sur l'organisme. Compt. rend. Soc. d. Biol., T. 55 (1903).
23. — — Recherches sur l'hypertrophie expérimentale de la glande interstitielle du testicule. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, 1903.
24. — — La glande interstitielle a seule, dans le testicule, une action générale sur l'organisme. Ebenda, T. 138 (1904).
25. — — L'apparition des caractères sexuels secondaires et sous la dépendance de la glande interstitielle. Ebenda.
26. — — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires et de l'instinct sexuel. Ebenda.
27. — — Sur la ligature du canal déférent chez les animaux jeunes. Ebenda.
28. — — Rôle de la glande interstitielle chez l'embryon, les sujets jeunes et âgés, ses variations fonctionnelles. Journ. de Physiol. et Pathol. gén., 1904.
29. — — La glande interstitielle du testicule et la défense de l'organisme. II Hypertrophie ou atrophie partielle de la glande interstitielle dans certaines conditions expérimentales. Compt. rend. Soc. d. Biol., 1905.
30. — — Sur l'effet des injections d'extrait de glande interstitielle du testicule sur la croissance. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, 1906.
31. — — Rut et corps jaune de la chienne. Compt. rend. Soc. d. Biol., T. 65 (1908).
32. — — Sur la fonction du corps jaune (3<sup>e</sup> note préliminaire) Action du corps jaune vrai sur la glande mammaire. Ebenda, T. 66 (1909).
33. **Boveri, T.**, Ueber partielle Befruchtung. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. in München, Bd. 4 (1888).
34. — Polarität der Oocyte. Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).
35. **Broesike, G.**, Ueber die Entleerung und Beschaffenheit der menschlichen Samenflüssigkeit. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 78 (1911).
36. **Bruchmann, H.**, Von der Chemotaxis der Lycopodium-Spermatozoiden. Flora, Bd. 99 (1909).
37. **Buller, R.**, Contributions to our knowledge of the physiology of the spermatozoa of Terns. Ann. of Bot., Vol. 14 (1900).
38. — Is chemotaxis a factor in the fertilization of the eggs of animals? Quart. Journ. of microsc. Sc., Vol. 46 (1902).
39. **Bunge, G.**, Ueber die Assimilation des Eisens. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 9.
40. **Burian, R.**, Chemie der Spermatozoen. I. Ergeb. d. Physiol., 5. Jahrg., 1904. (In diesem Sammelreferat ist auch die Literatur über die Chemie der Spermatozoen zu finden.)
41. — Chemie der Spermatozoen. II. Ebenda, 5. Jahrg., 1906. (In diesem Sammelreferat ist auch die Literatur über die Chemie der Spermatozoen zu finden.)
42. **Calkins, G. N.**, The Protozoa, New York-London 1901.
43. **Camus, L.**, Recherches expérimentales sur une agglutinine produite par la glande de l'albumen chez l'Helix pomatia. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 129 (1899).
44. — et **Gley, E.**, Action coagulante du liquide de la prostate externe du hérisson sur le contenu des vésicules séminales. Ebenda, T. 128 (1899).
45. — — Action du liquide prostatique du myopotame sur le produit de la sécrétion des vésicules séminales. Compt. rend. heb. d. Sc. et Mém. de la Soc. de Biol., Ann. 1900.
46. — — Sur quelques propriétés et réactions du liquide de la prostate interne du hérisson. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 131 (1901).
47. — — Action du liquide de la prostate externe du hérisson sur le liquide des vésicules séminales: nature de cette action. Ebenda.
48. **Cohn, F.**, Ueber das Corpus luteum und den atresischen Follikel des Menschen und deren cystische Derivate. Arch. f. Gynäk., Bd. 87 (1909).
49. — Zur Histologie und Histogenese des Corpus luteum und des interstitiellen Ovarialgewebes. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 62 (1903).
50. **Cunningham, J. T.**, The heredity of secondary sexual characters. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 26 (1903).
51. **Devitz, J.**, Ueber Gesetzmäßigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen und in der Vereinigung derselben mit dem Ei. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 38 (1886).
52. **Doflein, F.**, Lehrbuch der Protozoenkunde, 3. Aufl. Jena, Fischer, 1911.

53. **Dubutsson, H.**, Contribution à l'étude du vitellus. Arch. de Zool. exp. et gén., 4. Sér. T. 5 (1906).
54. **v. Dungen, E.**, Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 1 (1902).
55. — Noch etwas über die Befruchtung der Königin. Eichst. Bienenzeit, Bd. 1 (1845).
56. **Dzierzon, J.**, Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen. Ebenda, 1846.
- 56a. **Disselhorst**, Die akzessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, Wiesbaden 1897.
57. **Engelmann**, Ueber die Flimmerbewegung. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 4 (1868).
58. **Erhard, H.**, Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellf., Bd. 4 (1910).
- 58a. **Foges, A.**, Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 93 (1902).
59. **Fränkel, L.**, Versuche über den Einfluß der Ovarien auf die Insertion des Eies. Verhandl. d. Deutsch. Ges. f. Gynäk., Bd. 9 (1901).
60. — Die Funktion des Corpus luteum. Arch. f. Gynäk., Bd. 68 (1903).
61. **Giard, A.**, De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 103 (1886).
62. — La castration parasitaire. Bull. Sc. Dép. Nord (2), Année 10, T. 18 (1887).
63. — Sur la castration parasitaire chez les genres Palaemon et Hippolyte. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris, T. 106 (1888).
64. — Sur la castration parasitaire du *Lychnis dioica* par l'*Ustilago antherarium*. Ebenda, T. 107 (1888).
65. — Sur la castration parasitaire des *Typhocya* par une larve de Hyménoptère et par une larve de Diptère. Ebenda, T. 109 (1889).
66. — Comment la castration agit-elle sur les caractères sexuels secondaires. Compt. rend. de la Soc. Biol. Paris, T. 56 (1904).
67. **Glass**, Ein Versuch mit Transplantation eines ganzen menschlichen Ovariums. Med. Rec., 1899.
68. **Godlewski, E. (jun.)**, Wielokrotna karyokineza w gruczole obojnczym ślimaka *Helix Pomatia*. Rozpr. Ak. Um. w Krakowie, T. 33 (1897). Dasselbe deutsch: Ueber mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, 1897.
69. **Goltz, F.**, und **Fresberg**, Ueber gefäßerweiternde Nerven. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 9.
- 69a. **Gruber, A.**, Untersuchungen einiger Organe eines Kastraten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Jahrg. 1847.
70. **Gurwitsch, A.**, Morphologie und Biologie der Zelle, Jena, Fischer, 1904.
71. **Halban, J.**, Ovarium und Menstruation. Verhandl. d. Deutsch. Ges. f. Gynäk., Bd. 9 (1901).
72. — Ueber den Einfluß der Ovarien auf die Entwicklung des Genitale. Monatschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., Bd. 12 (1901).
73. — Ovarium und Menstruation. Eine experimentelle Studie. Sitz.-ber. d. k. k. Akad. in Wien, Bd. 110 (1902), 3. Kl.
74. **Hamburger, H. J.**, Osmotischer Druck und Ionenlehre in den medizinischen Wissenschaften, Wiesbaden, Bergmann, 1902.
- 74a. **Harms, W.**, Ueber Degeneration und Regeneration der Daumenschwielen und -drüsen bei *Rana fusca*. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 128 (1909).
- 74b. — Hoden- und Ovarialinjektionen bei *Rana fusca*. Kastraten. Ebenda, Bd. 133 (1910).
75. **Henriques, V.**, und **Hansen, C.**, Ueber den Uebergang des Nahrungsfettes in das Hühnerei und über die Fettsäure des Lecithins. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 14 (1903).
- 75a. **Hensen**, Physiologie der Zeugung. Hermanns Handbuch der Physiologie.
76. **Herbst, C.**, Formative Reize in der tierischen Ontogenese, Leipzig, Engelmann, 1901.
77. — Vererbungstudien. I. Ein Plan zu rationellen Studien über Vererbungserscheinungen. II. Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Ausbildung der Seeigelbasterde. III. Ist die „Schädigung“ eines der beiden Sexualprodukte von Einfluß auf das Hervortreten der väterlichen oder mütterlichen Charaktere? Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 21 (1906).
- 77a. **Herlitzka, A.**, Sul trapiantamento dei testicoli. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 9 (1900).
78. **Hertwig, O.** und **R.**, Ueber die Befruchtungs- und Teilungsvorgänge des tierischen Eies, Jena 1887.
- 78a. **Ihm, E.**, Die Bedeutung des Corpus luteum. Monatschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., Bd. 21 (1905).
79. **Iwanow, E.**, Ueber die physiologische Rolle der akzessorischen Geschlechtsdrüsen der Säugetiere an der Hand der Beobachtungen der Biologie der Spermatozoen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 77 (1911).

80. **Jørgensen, M.**, Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (*Syconen*). *Arch. f. Zellf.*, Bd. 4 (1910).
81. **Julin, La** castration parasitaire et ses conséquences biologiques chez les animaux et les végétaux. *Rev. gén. d. Sc.*, 1894.
82. **Kastle, J.**, and **Loevenhardt, A.**, On lipase the fat splitting enzyme and the reversibility of its action. *Amer. Chem. Journ.*, Vol. 24 (1900).
83. **Kellogg, V. J.**, Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. *Journ. of exp. Zool.*, Vol. 1 (1904).
84. **Kleinert, M.**, Die Spermatogenese von *Helix nemoralis* und *hortensis*. *Jen. Ztschr. f. Naturwiss.*, Bd. 45 (1909).
85. **Knauer, E.**, Die Ovarientransplantation. *Experimentelle Studie. Arch. f. Gynäk.*, Bd. 60 (1900).
86. **Koepe, H.**, Die Volumensänderungen roter Blutscheiben in Salzlösungen. *Arch. f. Anat. u. Physiol. (Physiol. Abt.)*, 1899.
87. **Kopeć, S.**, Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. *Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie*, 1908.
88. — Ueber morphologische und physiologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. *Ebenda*, 1910.
89. — Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 33 (1911).
90. **Korschelt, E.**, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Zellkerns. *Zool. Jahrb. (Anat. Abt.)*, Bd. 3 (1889).
91. — und **Heider**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1902—1910.
92. **Kossel, A.**, Ueber die basischen Stoffe des Zellkerns. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, Bd. 22 (1896).
93. — Weitere Mitteilungen über die Protamine. *Ebenda*, 1898.
94. — Ueber die Nukleinsäure. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*, 1893.
95. — und **Mathevs, A.**, Zur Kenntnis der Trypsinwirkung. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, Bd. 25 (1898).
96. **Kostanecki, K.**, Die Befruchtung des Eies von *Myzostoma glabrum*. *Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 51.
- 96a. **Kraft, H.**, Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbeltieren. *Arch. f. ges. Physiol.*, Bd. 47 (1890).
97. **Lau, H.**, Die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. *Inaug.-Diss. Dorpat*, 1894.
98. **Lang, A.**, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1901.
99. **Leopold, G.**, und **Mironoff**, Beiträge zur Lehre von der Menstruation und Ovulation. *Arch. f. Gynäk.*, Bd. 45 (1895).
100. **Liebermann, L.**, Embryo-chemische Untersuchungen. *Arch. f. ges. Physiol.*, Bd. 43 (1888).
101. **Lindfross, B.**, Ueber die Chemotaxis der *Equisetum*-Spermatozoiden. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 23 (1905).
- 101a. **Lode, A.**, Zur Transplantation der Hoden bei Hühnen. *Wien. klin. Wochenschr.*, 1895.
102. **Loeb, J.**, Ueber den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. *Vorträge u. Aufsätze über Entw.-Mech.*, H. 2, 1908.
103. — Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (*Asterias Forbesii*) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. *Arch. f. ges. Physiol.*, Bd. 93 (1902).
104. — and **Lewis, W.**, On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of the *Sea-urchins* by potassium-cyanide. *Amer. Journ. of Physiol.*, Vol. 6 (1902).
105. **Loeb, L.**, Ueber hypertrophische Vorgänge bei der Follikelatresie nebst Bemerkungen über die Oocyten in den Marksträngen und über Teilungerscheinungen am Ei im Ovarium des Meerschweinchens. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 65 (1905).
106. — The production of the deciduomata and relation between the ovaries and the formation of the decidua. *Journ. Amer. Med. Assoc.*, Vol. 50 (1908).
107. — Beiträge zur Analyse des Gewebewachstums. III. Die Erzeugung der Deciduen in dem Uterus des Kaninchens. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 27 (1909).
108. — Zur Analyse der Wachstumsbedingungen des mütterlichen Teiles der Placenta beim Kaninchen. *Ebenda*.
109. — The experimental production of the maternal placenta and the function of the *Corpus luteum*. *Journ. Amer. Med. Assoc.*, Vol. 53 (1909).
110. — The Function of the corpus luteum, the experimental production of the maternal placenta and the mechanism of the sexual cycle in the female organism. *Med. Record*, 1910.

- 110 a. **Löw, A.**, Die Chemotaxis der Spermatozoen im weiblichen Genitaltraktus. Sitz.-ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. in Wien, 3. Kl., Bd. 111 (1902).
111. **Loewy, A.**, Neue Untersuchungen zur Physiologie der Geschlechtsorgane. *Ergeb. d. Physiol.*, 1903.
112. — und **Richter**, Zur wissenschaftlichen Begründung der Organotherapie. *Berl. klin. Wochenschr.*, 1899.
113. — — Sexualfunktion und Stoffwechsel. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Suppl.*, 1899.
114. — — Zur Frage nach dem Einfluß der Kastration auf den Stoffwechsel. *Physiol. Ctbl.*, 1902.
- 114 a. **Lott, G.**, Zur Anatomie und Physiologie der Cervix uteri, 1872.
115. **Mally, R.**, Ueber die Dotterpigmente. *Monatsschr. f. Chem.*, Bd. 2 (1881).
116. **Massart, J.**, Sur la pénétration des spermatozoides dans l'oeuf de la Grenouille. *Bull. de l'Acad. R. de Belg.*, 3. Sér., T. 18 (1889).
117. **Mathews, A.**, Zur Chemie der Spermatozoen. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, Bd. 18 (1894).
118. **Meisenheimer, J.**, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. *Jena* 1909.
119. — Ueber die Wirkung von Hoden und Ovarialschubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. *Zool. Anz.*, Bd. 38 (1911).
120. — Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung, *Jena*, Fischer, 1912.
121. **Meves, F.**, Struktur und Histogenese der Spermien. *Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 11 (1901).
122. **Miescher, F.**, Physiologisch-chemische Untersuchungen über die Lachsmilch. Herausgegeben von O. Schmiedeberg. *Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm.*, Bd. 37 (1896).
123. — Die Spermatozoen einiger Wirbeltiere. Ein Beitrag zur Histochemie. *Verhandl. d. Naturf. Ges. in Basel*, Bd. 6 (1874).
124. — Das Protamin eine neue organische Basis aus den Samenfäden des Rheinlachs. *Ber. d. Deutsch. Chem. Ges.*, Bd. 7 (1874).
125. **Moleschott, J.**, et **Ricetti, J.**, Note sur un moyen pour raviver le mouvement spermatozoïde des Mammifères. *Compt. rend. de l'Acad. d. Sc. Paris*, T. 40 (1855).
126. **Morris**, Bemerkungen über Eierstockeinpflanzung. *Ctbl. f. Gynäk.*, 1902.
127. **Nagel, W. A.**, Ueber Kontraktilität und Reizbarkeit des Samenleiters. I. u. II. *Mitteil. Arch. f. Anat. u. Physiol.*, Jahrg. 1905, *Suppl.-Bd.*
128. **Neumann, A.**, Zur Kenntnis der Nukleinsubstanzen. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt.*, Jahrg. 1898.
129. **Nussbaum, M.**, Innere Sekretion und Nerveneinfluß. *Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 15 (1906).
- 129 a. — Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches. *Arch. f. ges. Physiol.*, Bd. 126 (1909).
130. **Oudemans, J. Th.**, Falter aus kastrierten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen. *Zool. Jahrb., Abt. f. Syst.*, Bd. 12 (1899).
131. **Parke, J. L.**, Ueber die chemische Konstitution des Eidotters. *Med.-chem. Unters.*, 1867.
132. **Pfeffer, W.**, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. *Unters. a. d. Bot. Inst. zu Tübingen*, Bd. 1 (1884).
133. — Pflanzenphysiologie, Leipzig, Bd. 2 (1904).
134. **Pfister**, Veränderungen des Froscheies und Eierstockes unter dem Einfluß eines Entzündung erregenden Agens. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 52 (1898).
135. **Pflüger, E.**, Ueber die Bedeutung und Ursache der Menstruation, Berlin 1865.
- 135 a. — Ob die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere vom Nervensystem abhängt? *Arch. f. ges. Physiol.*, Bd. 116 (1907).
- 135 b. **Prenant, A.**, De la valeur morphologique du corps jaune son action physiologique et thérapeutique possible. *Rev. gen.* 1898.
- 135 c. **Pütter, A.**, Die Flimmerbewegung. *Ergeb. d. Physiol.*, Jahrg. 2, *Abt. 2* (1903).
137. **Riddle, O.**, On the Formation Significance and Chemistry of the White and Yellow Yolk of Ova. *Journ. of Morph.*, Vol. 22 (1911).
138. **Rörig, A.**, Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 8 (1899).
139. — Ueber Geweihentwicklung und Geweihbildung. II. Abschn. Die normale Geweihentwicklung und Geweihbildung in morphologischer und physiologischer Hinsicht. *Ebenda*, Bd. 11 (1901).
140. — Ueber Geweihentwicklung und Geweihbildung. IV. Abschn. Abnorme Geweihbildung und ihre Ursachen. *Ebenda*.
141. **Roth**, Ueber das Verhalten beweglicher Mikroorganismen in strömender Flüssigkeit. *Deutsch. med. Wochenschr.*, 1893.

142. **Rothert, W.**, Beobachtungen und die Betrachtungen über die taktischen Reizerscheinungen. *Flora*, Bd. 88 (1901).
143. **Schmiedeberg, O.**, Ueber die Nukleinsäure aus der Lachsmilch. *Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm.*, Bd. 48 (1900).
144. **Schmidt, H.**, Zur Kenntnis der Larvenentwicklung von *Echinus microtuberculatus*. *Verhandl. d. Physiol.-med. Ges. Würzburg*, 1904.
- 144 a. **Schneider, K.**, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.
145. **Schockaert**, L'ovogenèse chez *Thysanozoon Brooki*. *La Cellule*, T. 18 (1901).
146. **Schunck, C. A.**, Die Xanthophyllgruppen in gelben Farbstoffen. *Chem. Ctbl.*, 74. Jahrg., Bd. 2 (1903).
- 146 a. **Sellheim, H.**, Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. *Beitr. zur Geburtsh. u. Gynäk.*, Bd. 1 (1898).
- 146 b. — *Kastration und Knochenwachstum*. *Ebenda*, Bd. 2 (1899).
- 146 c. — *Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere*. *Ebenda*, Bd. 5 (1901).
147. **Shibata, K.**, Studien über die Chemotaxis der *Isoetes-Spermatozoiden*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 41 (1905).
148. — Studien über die Chemotaxis der *Salvinia-Spermatozoiden*. *Bot. Mag.*, Vol. 19 (1905).
149. — and **Miyake, K.**, Some observations on the physiology of *Cycas-spermatozoids*. *Ebenda*, Vol. 21 (1907).
150. — Untersuchungen über die Chemotaxis der *Pteridophyten-Spermatozoiden*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 49 (1911).
151. **Smith, G.**, *Rhizocephala*. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 29. Monogr., 1906.
152. — *Studies in the experimental analysis of sex*. (3, 4.) *Quart. Journ. of micr. Sc.*, Vol. 55 (1910).
153. — *Studies in the experimental analysis of sex*. 5. On the effects of testis-extract injections upon Fowls. *Ebenda*, Vol. 56 (1911).
154. — *Studies in the experimental analysis of sex*. 6. On the cause of the fluctuations in growth of the Fowl's comb. *Ebenda*, Vol. 57 (1911).
155. — *Studies in the experimental analysis of sex*. 7. Sexual changes in the blood and liver of *Carcinus maenas*. *Ebenda*, Vol. 57 (1911).
156. **Sobotta, J.**, Ueber die Entstehung des *Corpus luteum* der Säugetiere. *Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 11 (1901).
- 156 a. **Stamati, G.**, Sur l'operation de la castration chez l'ecrevisse. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, Vol. 13 (1888).
157. **Steinach, E.**, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der akzessorischen Geschlechtsdrüsen. *Arch. f. ges. Physiol.*, Bd. 56 (1894).
158. — *Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen*. *Ctbl. f. Physiol.*, Bd. 24 (1910).
159. — *Umstimmung des Geschlechtscharakters bei Säugetieren durch Austausch der Pubertätsdrüsen*. *Ebenda*, Bd. 25 (1911).
160. — *Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägten weiblichen Geschlechtscharakteren. Eine Untersuchung über die Funktion und Bedeutung der Pubertätsdrüsen*. *Ebenda*, Bd. 144 (1912).
- 160 a. **Stöhr**, Lehrbuch der Histologie, Jena, Fischer.
161. **Strasburger, E.**, Ueber geschlechtsbestimmende Ursachen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 48 (1910).
162. **Strassmann, P.**, Beiträge zur Lehre von der Ovation, Menstruation und Konzeption. *Arch. f. Gynäk.*, Bd. 52 (1896).
163. **van der Stricht**, La formation des deux globules polaires dans l'oeuf de *Thysanozoon*. *Arch. de Biol.*, T. 15 (1898).
- 163 a. **Tandler, J.**, und **Grosz, S.**, Ueber den Einfluß der Kastration auf den Organismus. I. Beschreibung eines Eunuchenskelettes. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 27 (1909).
- 163 b. — Ueber den Einfluß der Kastration auf den Organismus. *Ebenda*, Bd. 30, Fests. für Roux, 1910.
164. **Teichmann, E.**, Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermatozoons. *Jen. Ztschr. f. Naturwiss.*, Bd. 37 (1902).
165. **Tichomiroff, A.**, Chemische Studien über die Entwicklung der Insekteneier. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, Bd. 9 (1885).
- 165 a. **Verwoorn, M.**, *Allgemeine Physiologie*, 5. Aufl., Jena. Fischer, 1909.
166. **Waldeyer, W.**, Die Geschlechtszellen. *Hertwigs Handb. d. vergl. Entw.-Gesch.*, Jena, Fischer, 1906.

167. **Walker, G.**, *Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Prostata, nebst Bemerkungen über den Vorgang der Ejakulation.* Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.), 1899.
168. **Walker, C. E.**, *The influence of the testis upon the secondary sexual characters of Fowls.* Proc. R. Soc. Med. London, 1908.
169. **Wohlgemuth, J.**, *Ueber den Sitz der Fermente im Hühnerei.* Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 44 (1905).
170. **Worch, O.**, *Die Kastration und ihre Wirkungen auf den Organismus; der gegenwärtige Stand nach der Frage von der inneren Sekretion.* Jahrb. f. Tierzucht, 4. Jahrg. (1909).

## F. Hermaphroditismus.

Im vorhergehenden haben wir uns mit solchen Geschlechtsformen befaßt, bei denen die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente von besonderen Individuen produziert werden. Man bezeichnet diesen Typus als Gonochorismus im Gegensatz zum Hermaphroditismus, unter welchem Terminus die Einrichtung verstanden wird, bei der die männlichen und die weiblichen Sexualelemente in einem und demselben Individuum gebildet werden. Der Hermaphroditismus kann, so wie der Gonochorismus, bei bestimmten Formen als Regel auftreten, und dann bezeichnet man diese Form als normalen Hermaphroditismus. Außerdem kann man sehr oft bei vielen tierischen Formen beobachten, daß auch solche Arten, die in der Regel geschlechtlich getrennt sind, als hermaphroditische Individuen erscheinen können; dieser als Mißbildung auftretende Hermaphroditismus heißt anormaler Hermaphroditismus. Endlich ist es in letzter Zeit gelungen, den Hermaphroditismus auf experimentellem Wege künstlich hervorzurufen, wie wir es oben an einigen Versuchen (p. 600 und 601) gesehen haben; diese Form also können wir künstlichen Hermaphroditismus nennen.

### 1. Normaler Hermaphroditismus.

Dieser tritt bei sehr vielen tierischen Formen auf, so daß schon mehrfach die Frage erörtert wurde, ob diese Geschlechtseinrichtung als primär und der Gonochorismus als sekundär aufzufassen ist, oder ob sich die Verhältnisse umgekehrt verhalten. Auf diese phylogenetische Frage werde ich hier nicht näher eingehen, ich möchte nur bemerken, daß eine Anzahl von Autoren in neuerer Zeit die Ansicht vertritt, daß der Hermaphroditismus aus dem Gonochorismus sekundär entstanden ist, und zwar, wie einige annehmen, bildeten den Ausgangspunkt weibliche Individuen, nach anderen wiederum die männlichen (vergl. in dieser Hinsicht PELSENEER, 26; MONTGOMERY, 19; WHEELER, 31, 32; R. HERTWIG, 16). Andere Forscher vertreten wiederum die Ansicht, daß der Hermaphroditismus im Tierreich primär ist und der Gonochorismus sich aus ihm erst ausgebildet hat<sup>1)</sup>.

Die erste Frage, die sich bei der Betrachtung des Hermaphroditismus aufdrängt, ist die nach der Organisation der Produktions-

1) WENKE (30) schreibt darüber: „Hermaphroditismus ist demnach nicht immer ein Zeichen primitiver Natur, sondern die notwendige Folge der harmonischen Übereinstimmung äußerer Lebensbedingungen und der Lebensweise der Tiere.“

stätte der Sexualelemente der beiden Geschlechter. Wir haben hier sehr verschiedenartige Einrichtungen, und als Beispiel können hier kurz die morphologischen Verhältnisse bei den Mollusken angeführt werden. Ich greife hier eben diese Gruppe heraus, da sich hier, wie PELSENEER (26) nachgewiesen hat, alle möglichen morphologischen Kombinationen finden.

PELSENEER (26) gibt nämlich folgendes an:

a) Die Produktion der Geschlechtselemente bei den Mollusken kann in einer Zwitterdrüse stattfinden, welche sich gleichsam in undifferenziertem Zustande befindet. In einer und derselben Drüse liegen die hermaphroditischen „Acini“. In einem gonadalen Kanälchen werden die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente dicht beieinander produziert. Solche Verhältnisse wurden bei *Valvata*, bei einer ansehnlichen Anzahl von Tectibranchen (*Bulla*, *Aplysia*, *Umbrella*), fast bei der ganzen Pulmonatenordnung, endlich bei *Ostrea edulis* und *Stentina* konstatiert.

b) Die Produktion von Geschlechtselementen ist möglich in einer Zwitterdrüse mit getrenntgeschlechtlichen Tubuli, die aber noch nicht an verschiedene Regionen der Gonade verteilt sind. Diese Verhältnisse wurden bei verschiedenen Tectibranchen (*Lobiger*, *Pelta*), bei *Pleurobranchia*, *Tyrodina* und *Nudibranchia* (mit Ausnahme von *Elysioidea*), bei Siphonarien bei *Cardium oblongum* festgestellt. In dieser Kategorie öffnen sich die weiblichen Tubuli in die männlichen und bei manchen Formen läßt sich bereits nachweisen, daß die einzelnen geschlechtlich einartigen Tubuli sich in Gruppen ordnen.

c) Einen weiteren Fall haben wir, wenn die Produktion der Geschlechtselemente in einer Zwitterdrüse verläuft, in welcher sich deutlich die weiblichen und männlichen Regionen nachweisen lassen. Solche Verhältnisse kommen bei *Pecten* und *Cycladiden* vor. Der Ausführungsgang ist einheitlich für die ganze Zwitterdrüse.

d) Endlich können sich an diesem Prozeß zwei besondere Drüsen beteiligen, d. i. eine weibliche und eine männliche Gonade, die in einem und demselben Individuum liegen. Jeder Drüse kommt ein besonderer Ausführgang zu, und zwar ein Samenstrang und ein Eileiter. Diese Kombination wurde bei den Poromyiden, bei *Entoconcha* (aus Gastropoden) und *Anatinacea* (aus Lamellibranchien) festgestellt.

Beispielsweise haben wir hier die morphologischen Verhältnisse an Mollusken besprochen, und können nur bemerken, daß die organisatorischen Einrichtungen bei anderen Tiergruppen sich auf einen der hier aufgezählten Typen zurückführen lassen.

Es muß hier noch auf den sogenannten funktionellen normalen Hermaphroditismus hingewiesen werden. Darunter versteht man eine solche Einrichtung, wo das Tier, je nach der Saison, in welcher es untersucht wird, nach der Struktur der Gonade als Männchen oder Weibchen erscheint. Dies ist nämlich so zu verstehen, daß bei solchen Tieren sich zuerst z. B. die weibliche Gonade entwickelt, welche eine Zeitlang Eier produziert. Sodann wird dieser Eierstock zurückgebildet und an seiner Stelle entwickelt sich der Hoden. Von dieser Zeit an funktioniert dasselbe Tier als Männchen. Zu dieser Erscheinung werden wir noch weiter unten zurückkehren.

Bei der Betrachtung der physiologischen Seite des Hermaphroditismus muß zuerst die Frage nach der Geschlechtsreife der beiden Apparate berücksichtigt werden. Bei vielen hermaphroditischen Typen tritt die Geschlechtsreife der weiblichen und der männlichen Gonaden resp. der beiden Gonadenteile gleichzeitig auf. Dadurch ist die Gelegenheit zur Selbstbefruchtung geboten, welche in der Tat bei vielen

Formen stattfindet. Die Selbstbefruchtung (Autogamie) wurde bei vielen Würmern festgestellt; wie sie verläuft, werden wir im Kapitel über die Systematik der Begattung sehen. Hier möchte ich mich auf die Bemerkung beschränken, daß bei Würmern mit segmentaler Struktur (Taeniae) die Selbstbefruchtung sich durch Kopulation zwischen zwei verschiedenen Segmenten eines und desselben Individuums vollziehen kann. Die Selbstbefruchtung wurde auch bei gewissen Schneckenarten wie *Limnea*, *Zonites cellaris* konstatiert.

Die Autogamie faßt man als Anpassungserscheinung an die Lebensbedingungen auf. Bei Formen, welche ein sessiles Leben führen, wie wir es bei parasitischem Leben infolge erschwelter Lokomotionsbedingungen finden, hat sich diese Form der Befruchtung ausgebildet. In Anbetracht dessen jedoch, daß die Autogamie als höchster Grad der Inzucht aufgefaßt werden muß und diese Art der Fortpflanzung bei den meisten Organismen, besonders auf längere Dauer, schädlich wirkt, ist auch unter denjenigen Hermaphroditen, bei denen beide Sorten von Geschlechtselementen gleichzeitig reifen, die Autogamie keineswegs als Regel zu betrachten. Im Gegenteil, ein großer Teil der Hermaphroditen ist zur Selbstbefruchtung nicht befähigt. Wir wissen z. B., daß unsere Gartenschnecken Zwitter sind. Ueber die Experimente mit diesem Material berichtet LANG (17): „Obschon ich nie daran gezweifelt habe, daß bei der Gattung *Helix* Selbstbefruchtung nicht vorkommt, habe ich doch eine Reihe diesbezüglicher Untersuchungen angestellt. Ich habe von den Arten *Helix pomatia*, *H. aspersa*, *H. arbustorum* einzelne, von den Arten *H. hortensis*, *H. nemoralis* und *H. sylvatica* je ziemlich zahlreiche Exemplare von Jugend auf, bei den günstigsten Bedingungen, in Einzelhaft gehalten, zum Teil bis zum Tode. Von diesen Einsiedlern lebten viele Exemplare mehrere Jahre im erwachsenen Zustande. Kein einziges dieser unbefruchteten Tiere hat je entwicklungsfähige Eier abgelegt. Dagegen habe ich konstatiert, daß unbefruchtete *Helix pomatia* und *aspersa* in der Tat Eier legten, die sich aber in keinem Falle entwickelten.“

Auch diejenigen Hermaphroditen, deren männliche und weibliche Gonaden gleichzeitig reif sind, die aber ihre Geschlechtselemente nach außen entleeren, so daß bei ihnen äußere Befruchtung stattfindet, sind nicht immer zur Autogamie befähigt. Ein klassisches Beispiel in dieser Hinsicht bildet die Tunicate *Ciona intestinalis*. Es war schon längst bekannt, daß bei *Ciona intestinalis* die künstliche Befruchtung der Eier durch einem anderen Individuum entnommenes Sperma immer gelingt. Man bekommt oft fast 100 Proz. befruchtete Eier; dagegen bleibt bei Verwendung von Sperma desselben Individuums die Befruchtung aus, wie dies CASTLE (5) zuerst nachgewiesen hat; ist das Experiment ganz rein angestellt, so wird in der Regel kein einziges Ei durch Autogamie befruchtet.

Von physiologischem Standpunkte ist die Frage nach den ursächlichen Momenten dieser Erscheinung von prinzipieller Bedeutung. Wir verdanken den schönen Arbeiten von MORGAN (21 u. 22) eine genauere Erklärung dieser Erscheinung. MORGAN (21) stellte zuerst eine ausgedehnte Reihe von Versuchen an, um zu ermitteln, ob durch den Einfluß äußerer Faktoren die Autogamie hier nicht veranlaßt werden könnte, und gelangte zu dem Ergebnis, daß besonders bei Behandlung der Geschlechtselemente mit Aether oder Alkohol die autogamische

Befruchtung gelingt. Die Deutung dieser Resultate erschien jedoch auf Grund seiner ersten Arbeit schwer. MORGAN unterzog alle hier in Betracht kommenden Möglichkeiten einer gründlichen Prüfung: Man könnte daran denken, daß die Autogamie deshalb nicht gelingt, weil das Kaliber der Poren in der Eimembran den Dimensionen des Spermatozoonkopfes nicht genau entspricht. Man könnte ferner an die Qualität der Oberflächenspannung des Eies als befruchtungsstörenden Faktor denken. Auch könnten die sekretorischen Momente von seiten des Eies, die sich hier repulsiv äußern, auf die Samenfasern vielleicht nicht genug reizend wirken. Aber bei näherer Prüfung erschienen alle diese Momente für die Interpretation der Erscheinung unzureichend und der Verfasser nahm in seiner ersten Arbeit (21, p. 175) an, daß vielleicht die Folgen der unmittelbaren Nachbarschaft von Samenstrang und Eileiter hier im Spiele sind. Es schien nämlich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, daß die Eier infolgedessen mit derselben Substanz gesättigt werden, so daß die Spermatozoen im Ruhezustand verharren. Nun können solche Eier auf die Samenfasern nicht stimulierend wirken. Man müßte hier weiter vermuten, daß Aether oder Alkohol diese Substanz aus den Geschlechtselementen auslaugt, entfernt und dadurch die Autogamie ermöglicht.

In seiner neuen Arbeit hat MORGAN (22) zuerst Transplantationsexperimente durchgeführt. Er wollte nämlich ermitteln, ob die Eier von *Ciona* die Immunität ihrem eigenen Sperma gegenüber einbüßen können, wenn sie temporär in den Körper eines anderen Individuums transplantiert werden. Es ergab sich, daß die Selbstimmunität nicht verloren geht. Auch erwarben die Eier keinerlei Immunität gegenüber dem Sperma des Wirtes. Die transplantierten Eier büßten nach 24 Stunden dauerndem Aufenthalt im Körper eines fremden Individuums ihre Befruchtungsfähigkeit ein, so daß sie nicht einmal durch fremdes Sperma zur Entwicklung angeregt werden konnten, erwarben hingegen die Fähigkeit der parthenogenetischen Entwicklung. Eine Versuchsserie mit Körpergeweben, mit denen die Eier von *Ciona* behandelt wurden, ergab, daß die Körpersäfte eines Individuums eine spezifische Wirkung auf das Sperma desselben Individuums nicht ausüben. Das Ausbleiben der Selbstbefruchtung kann demnach nicht auf den Einfluß verhindernder Substanzen zurückgeführt werden. MORGAN führte noch eine ganze Reihe von Versuchen aus (Entfernung der Follikelzellen, partielle Quetschung des Eies, teilweise Anästhesierung, Zusatz von Säuren und Alkalien, Aenderungen des osmotischen Druckes u. a.) und gelangte auf Grund dieser Experimente zu dem Schluß, „daß das Ei von *Ciona* seine Immunität dem eigenen Sperma gegenüber der Unfähigkeit des Spermas verdankt, im Ei eines und desselben Individuums die Reaktion hervorzurufen, welche zur Absorption des Spermatozoons führt“ (that leads to the absorption of the spermatozoon). Das Ausbleiben der Selbstbefruchtung beruht nicht auf Ausstoßung von Substanzen, welche die Aktivität des Spermas schädigen, sondern ist eine spezifische Reaktion, die an der Oberfläche des Eies selbst eintritt oder ausbleibt. Der Forscher bemerkt weiter, daß die gewöhnliche Befruchtung im Falle eingeschlechtlicher Tiere gleichfalls nicht darauf zu beruhen scheint, daß „das Spermatozoon sich seinen Weg in das Ei bohrt, sondern auf einer Reaktion zwischen dem Ei und dem Sperma“.

In Anbetracht dessen, daß die Autogamie nur verhältnismäßig

selten im Tierreiche stattfindet, vermehren sich die Hermaphroditen in der Weise, daß sie miteinander kopulieren, wobei sie sich gegenseitig befruchten. Bei einem solchen Begattungsakt, wie wir ihn z. B. bei Hirudineen kennen lernen werden, oder wie er bei den Schnecken, unserer Weinbergschnecke, vorkommt, funktioniert jedes Individuum gleichzeitig als Weibchen und Männchen, jedes Individuum befruchtet und wird gleichzeitig von seinem Partner befruchtet.

Sehr verbreitet ist in der Natur die Einrichtung, daß die Geschlechtsreife der weiblichen und der männlichen Gonaden in den Hermaphroditen nicht gleichzeitig auftritt. Es reifen entweder die weiblichen Geschlechtselemente vorher, und dieser Hermaphroditismus wird als Protogynäcie bezeichnet, oder die männlichen Gonaden, und dann sprechen wir von Protandrie. Protogynäcie kommt nur selten in der Natur vor. Sehr häufig dagegen ist der protandrische Hermaphroditismus. Bei der Protogynäcie oder Protandrie findet selbstverständlich nicht wechselseitige Begattung statt, sondern einer von den an der Begattung teilnehmenden Partnern funktioniert als männliches, der andere als weibliches Individuum<sup>1)</sup>.

Es ist hier weiter zu beachten, daß gewisse Formen nicht ihr ganzes Leben hindurch als hermaphroditische Individuen funktionieren (funktioneller Hermaphroditismus), sondern daß diese Verhältnisse auch in einem und demselben Individuum wechseln können. Diese Tatsache hat zuerst GIARD bei Isopoden, Epicariden festgestellt (vgl. Kapitel über Begattung). Ich stütze mich ferner hier auf WHEELERS (31) Theorie der sukzessiven Sexualphasen bei dem parasitischen Wurm *Myzostoma*, welcher an den Crinoiden, namentlich an *Antedon* parasitiert. Nun ist es den Forschern, welche bei *Myzostoma* die Geschlechtsverhältnisse untersuchten, aufgefallen, daß man in dem Wurm nicht immer Sexualelemente beider Arten findet.

Die Untersuchungen von NANSEN (23, 24) und von BEARD (1) ergaben, daß man öfters Individuen begegnet, in denen sich einzig und allein männliche Geschlechtselemente nachweisen lassen. Der letztgenannte Forscher (2, 3) führt es auf das Vorhandensein sogenannter komplementärer Männchen zurück, d. i. solcher männlichen Individuen,

1) WHEELER (31) stellt in seiner Arbeit diejenigen Formen zusammen, welche sich durch diese Asynchronie der Geschlechtsreife in den Gonaden resp. Gonadenteilen des hermaphroditischen Geschlechtsapparates auszeichnen. Die Formen mit protandrischem Hermaphroditismus sind:

Porifera: *Spongilla*, *Aplysilla*.

Cnidaria: *Hydra*.

Platyhelminthes. Acoela: *Convoluta*; Rhabdocoela: *Graffilla*, *Promesostoma*, *Macrostoma*, *Stenostoma*; Tricladidea: *Bipalium*; Polycladidea, Trematoda, Cestoda: *Solenophorus*, Nemertini: *Prorhynchus*, *Tetrastemma*, *Stichostemma*.

Nematoda: *Allantonema*, *Filaria*.

Arthropoda. Polychaeta: *Ophryotrocha*; Myzostomidae: *Myzostoma*.

Mollusca: *Limnaeus*, *Agriolimax agrestis* und *melanocephalus*, *Cymbulia*, *Cymbulioopsis*, *Desmopteris papilio*, *Clione limacina*, *Clio striata*, *Lobiger*, *Eolis*, *Elysia*, *Entoconcha*, *Neomenia*, *Solenopus*, *Ostrea edulis*.

Echinodermata: *Asterina gibbosa*, *Synapta*, *Anapta*, *Chirodota*, *Amphiura squamata*.

Crustacea. Cymothoidae: *Nerocila*, *Cymotoa*, *Anilocra*; Cryptoniscidae.

Chordata: *Myxine glutinosa*, *Chrysochrysis*.

Die Formen mit protogynäcischem Hermaphroditismus sind verhältnismäßig seltener: sie wurden festgestellt bei Turbellarien: *Microstoma lineare*, bei Pulmonaten: *Limax maximus*, *Malacolimax tenellus*, *Agriolimax laevis* und unter den Tunicaten bei *Salpa*.

welche nur in gewissen Perioden in der Art, wie man sie sonst als hermaphroditischen Organismus findet, auftreten. WHEELER (31) kommt auf Grund seiner eigenen diesbezüglichen an *Myzostoma cirriferum*, *glabrum* und *pulvinar* ausgeführten Studien zu dem Ergebnis, daß die Geschlechtsverhältnisse bei *Myzostoma* sich im Laufe des Lebens ändern. Bei ganz jungen Tieren erscheint die Gonade indifferent. Diesen Zustand bezeichnet WHEELER als Phase der sexuellen Neutralität. Sodann beginnt in der Gonade eine rasche Vermehrung der Elemente, in denen man bereits Spermatogonien und Ovogonien unterscheiden kann. Die spermatogenetischen Vorgänge schreiten jedoch rascher als die ovogenetischen fort, so daß die männlichen reifen Geschlechtselemente zuerst zur Reife gelangen. Diese Phase beginnt mit dem Erscheinen der ersten reifen Samenfäden, dauert bis zum Moment der Produktion der ersten Eier und wird protandrische Periode genannt. Das Individuum funktioniert jetzt also nur als Männchen.

Der Beginn der Eiproduktion sistiert indessen die Produktion der Spermatozoen nicht. Jetzt haben wir also die Phase des echten funktionellen Hermaphroditismus, welche auch Androgynäcie genannt wird. In dieser Periode produziert die Gonade gleichzeitig Eier und Spermatozoen. Diese Phase dauert so lange, bis die reifen Spermatozoen verschwinden. In dieser Geschlechtsperiode kann, wie mir Prof. v. KOSTANECKI, der über die Befruchtung bei *Myzostoma* viel arbeitete, mündlich mitteilte, die Selbstbefruchtung stattfinden: Die künstliche Befruchtung gelingt mit den Elementen, welche demselben Individuum entnommen werden. Nach einer gewissen Zeit hört die Produktion der Samenfäden auf. Trotzdem funktioniert die Gonade weiter, doch beschränkt sich diese Funktion nur auf die Bildung der Eier, und diese letzte Phase des Geschlechtslebens der Myzostomiden wird von WHEELER als hysterogynäische Periode bezeichnet.

Die Untersuchungsergebnisse WHEELERS wurden später von BEARD (2, 3) bestritten, welcher seine frühere Anschauung über komplementäre Männchen<sup>1)</sup> aufrecht zu erhalten sucht. Neuerdings hat sich COVENTRY (7) mehr für die Richtigkeit der WHEELERSchen Darstellung erklärt, obschon er das Vorhandensein von Zwergmännchen annimmt.

Die Myzostomiden bilden übrigens nicht das einzige Beispiel wechselnder Geschlechtsqualität. So gibt z. B. MORGAN (20) an, daß Seesterne, *Asterina gibbosa*, in Roscoff ein oder zwei Jahre lang als Männchen funktionieren und sodann weiblich werden. In Banyuls sollen sie zuerst männlich sein und erst dann weiblich werden; in Neapel hingegen sind die Individuen von *Asterina gibbosa* entweder ihr ganzes Leben hindurch männlich oder weiblich oder sogar hermaphroditisch, oder aber hat das Geschlecht wie an anderen Arten nur transitorischen Charakter, so daß dort auch Geschlechtswechsel möglich ist.

Als letzte Kategorie der Zwitterigkeit ist der inkomplette oder partielle Hermaphroditismus zu nennen: Bei gewissen Tierarten (z. B. aus der Gruppe der Nematoden, Cirripeden) treten neben den hermaphroditischen Individuen auch oft gonochoristische männliche Exemplare auf, die zuweilen rudimentär erscheinen und durch welche die hermaphroditischen Weibchen befruchtet werden können.

1) Die komplementären Männchen betrachtet WHEELER als hermaphroditische junge Individuen im protandrischen Stadium der Geschlechtsfunktion.

## 2. Anormaler Hermaphroditismus.

Im Gegensatz zu dem normalen Hermaphroditismus, welcher bei gewissen Tierklassen resp. bei gewissen Species als Regel auftritt, müssen wir als anormal jene Form des Hermaphroditismus bezeichnen, welche als Mißbildung bei den Formen erscheint, die in der Regel getrenntgeschlechtlich sind.

Der hermaphroditischen Mißbildung kann entweder eine zwittrige Keimdrüse („Ovotestis“) zugrunde liegen, oder es differenziert sich an jeder Seite des Organismus eine andere Geschlechtsdrüse, so daß ein solches Individuum einerseits männlich, andererseits weiblich ist. Diese letzte Form des Hermaphroditismus wird als *Hermaphroditismus lateralis* oder *Gynandromorphismus* bezeichnet.

Der Hermaphroditismus tritt als Mißbildung fast in allen Tierklassen auf, bei denen in der Regel Gonochorismus herrscht, und das Studium dieser Anomalie ist mit Rücksicht auf die Physiologie der Zeugung von großer Wichtigkeit, besonders in Anbetracht der morphologischen und physiologischen sekundären Geschlechtscharaktere, welche mit der Qualität der Gonade in physiologischem Zusammenhang stehen können.

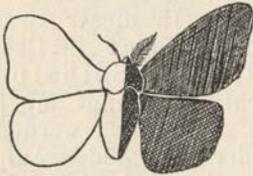


Fig. 101.

Fig. 101. *Saturnia spini* ♂ SCHIFF.  
101a Innere Organisation ihres Geschlechtsapparates. 1 Testes, 2 Vasa deferentia, verkürzt, 3 Ductus ejaculatorius, verkürzt, 4 Penis, gut entwickelt, 5 kleine linke Vulva, 6 rechte Vulva, gut entwickelt, 7 Ovarien, verkümmert, mit einigen gut entwickelten und einigen verkümmerten Eiern, 8 Bursa copulatrix, verschlossen, 9 Ductus seminalis, 10 Receptaculum seminis. Nach STANDFUSS aus WENKE (30).

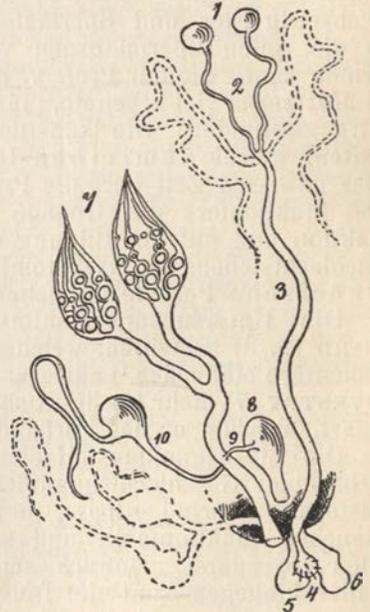


Fig. 101a.

Bei den Gliederfüßlern wurde hauptsächlich die Form des lateralen Hermaphroditismus beobachtet. Auf die Morphologie der Erscheinung kann ich hier nur ganz kurz eingehen <sup>1)</sup>, uns interessiert hier hauptsächlich die Korrelation mit den sekundären Geschlechtsmerkmalen. Bei den Schmetterlingen, bei denen bekanntlich der sexuelle Dimorphismus herrscht, macht sich die Zwitterbildung sehr häufig dadurch bemerkbar, daß die linke Körperhälfte dem einen, die rechte dem anderen Geschlechte angehört. Untersucht man die innere

1) Viele diesbezügliche Literaturangaben findet man neuerdings in den Arbeiten von WENKE (32) und MEISENHEIMER (18) zusammengestellt.

Organisation solcher Individuen, so kann oft festgestellt werden, daß die korrelative Lagerung von inneren und äußeren Geschlechtsmerkmalen gewahrt erscheint. Auf Fig. 101 sehen wir die schematische Darstellung der Verhältnisse, welche von M. STANDFUSS (28a) bei *Saturnia spini* beobachtet wurden. Die schwarz gehaltene Partie gibt die äußerlich männlichen, die weiß gehaltene hingegen die weiblichen Sexualmerkmale an. Vergleicht man Fig. 101 mit Fig. 101 a, so fällt es sofort auf, daß die innere Organisation mit den äußeren Sexualcharakteren in genauer Korrelation steht. In der Literatur findet man eine ganze Reihe von solchen Fällen.

Sehr interessant sind auch diejenigen Fälle, wo der laterale Hermaphroditismus bei den Bastarden aus der Kreuzung entsteht. Einen solchen Fall hat z. B. TOYAMA (29) beschrieben. Er hat in seinen Versuchen den gewöhnlichen weißen japanischen Seidenwurm ♂ mit dem gelben gestreiften französischen ♀ gekreuzt. Fig. 102 a, b stellt die Raupen von zwei elterlichen, zur Kreuzung verwendeten Arten dar. Die Zeichnung zeigt uns die ganz einheitliche Färbung des japanischen (Fig. 102 a) und die gestreifte des französischen Seidenwurmes (Fig. 102 b). Dagegen ist die ganze linke Seite der Bastardlarve (Fig. 102 c) wie bei der Mutter gestreift, während sich die einheitlich weiße Färbung des väterlichen Teiles nur auf die rechte Körperseite beschränkt. Auch bei der Imago wurden die Differenzen zwischen beiden Rassen beobachtet (Fig. 103), und die Untersuchung der inneren Organisation ergab, daß man es hier mit einem Zwitter zu tun hat, der auf der linken Seite die weibliche, auf der rechten die männliche Genitaldrüse enthält.

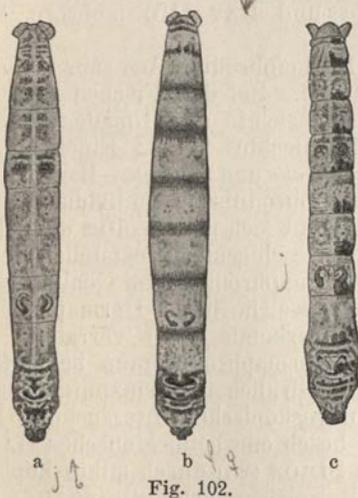


Fig. 102.

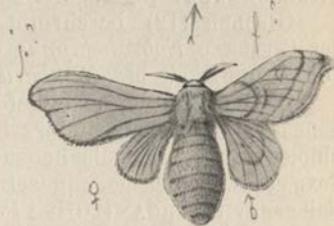


Fig. 103.

Fig. 102. Seidenwurmlarven: a des weißen japanischen, b des französischen, c Bastard zwischen dem japanischen und französischen Seidenwurm. Nach TOYAMA (29).

Fig. 103. Hermaphroditismus lateralis im Imagostadium des Seidenwurmbastardes nach der Kreuzung der französischen und japanischen Rasse. Nach TOYAMA (29).

Was die Geschlechtsfunktion betrifft, so ist in manchen aus der Literatur bekannten Fällen die Kopulationsfähigkeit nicht als möglich anzunehmen, da die Kopulationsorgane nicht entsprechend ausgebildet waren, es ist aber aus den Beschreibungen zu entnehmen, daß bei anderen Hermaphroditenformen die Kopulation möglich erscheint. Die älteren Angaben über Selbstbefruchtung bei Schmetterlingshermaphroditen haben sich nicht bestätigt. Nach der Angabe von

ENGEL (8) über das Verhalten des Seidenspinnershermaphroditen scheint wenigstens sicher zu sein, daß bei manchen Formen der Geschlechtstrieb des Hermaphroditen sowohl Weibchen als auch Männchen gegenüber vorhanden ist. Er beschreibt das Verhalten des Hermaphroditen den getrenntgeschlechtlichen Individuen gegenüber folgendermaßen: „Das Männchen ging sofort auf den Hermaphroditen los und näherte sich in der bekannten Weise mit dem Hinterende, um zu kopulieren. Der Zwitter zeigte ganz das Verhalten des Weibchens bei diesem Vorgang machte die bekannten zitternden Bewegungen und streckte sein Hinterende dem des ♂ entgegen. Ich ließ es jedoch nicht zur Kopulation kommen, sondern brachte den interessanten Falter mit dem normalen Weibchen in Berührung. Diesem gegenüber fühlte er sich ganz als Mann, ging, etwas durch das verkürzte Bein behindert, auf das ♀ zu und näherte sich mit dem Hinterleib wie ein Männchen.“ Leider ließ ENGEL die Tiere nicht zu der Kopulation zu.

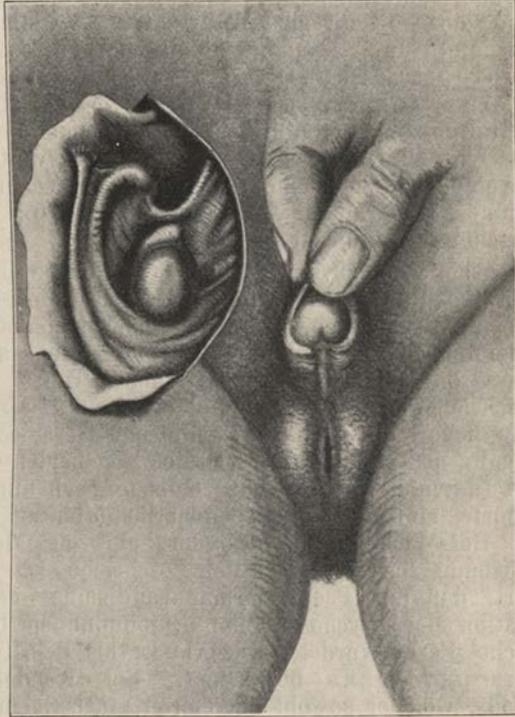
Aber auch an anderen Insektengruppen wurden Beobachtungen über Zwitter gemacht. So beschreibt FOREL (9) die Ameisen-zwitter, bei denen die Uebereinstimmung zwischen den männlichen und weiblichen Charakteren sich in verschiedenem Grade äußert. Bei den Bienen, besonders bei *Apis mellifica* wurden von SIEBOLD (27) die Hermaphroditen genau untersucht; es zeigte sich hier, daß bezüglich der äußeren Geschlechtsmerkmale die Drohnen- und Arbeiterinnencharaktere sich in den hermaphroditischen Organismen auf die verschiedenste Weise miteinander kombinieren können. Insektenhermaphroditen wurden ferner von GERSTAECKER (11) bei *Abia sericea*, von CHOLODKOWSKY (6) bei der Fichtenlaus *Chermes strobilobius* gefunden.

GISSLER (12) beschreibt den Hermaphroditismus lateralis bei der Crustacee *Eubbranchippus vernalis* und HAY (15) mehrere Fälle von Zwitterigkeit bei *Cambarus*.

Bei Wirbeltieren begegnete man Hermaphroditen bei sehr verschiedenen Tierklassen, besonders bei Fischen. Bei den Fischen und Amphibien wurde mehrmals beobachtet, daß sich in der Gonadenwand die Sexualdrüse des entgegengesetzten Geschlechtes findet. Einen solchen Fall erwähnt MORGAN (20) bei *Pelobates fuscus* und *Seranus*. Bei Säugtieren wurden ebenfalls öfters hermaphroditische Individuen angetroffen, wobei die Ovotestes auftraten, und sich gleichzeitig die sekundären Geschlechtsmerkmale von beiden Geschlechtern feststellen ließen. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die hermaphroditischen Genitaldrüsen auch bei Individuen auftreten können, welche ihren Hermaphroditismus durch äußerlich wahrnehmbare Merkmale nicht verraten. Am gründlichsten wurden die Fälle des Hermaphroditismus beim Menschen erforscht. Ich spreche hier vom wirklichen Hermaphroditismus, wo also die Ovotestes auch durch mikroskopische Untersuchung konstatiert wurden. Einen solchen Fall beschreibt beim Menschen GARRÉ (10), und seine Befunde wurden von SIMON (28) durch mikroskopische Untersuchung vertieft. In diesem Fall, welchen auch NEUGEBAUER (25) in seiner monumental Monographie des Hermaphroditismus als einen der wichtigsten Fälle betrachtet, handelt es sich um einen Menschen, welcher als Knabe erzogen war, bei welchem aber schon zeitig die Brüste zu wachsen begannen. Vom 17. Lebensjahre an begannen allmonatlich, in ganz regelmäßigen vierwöchentlichen Intervallen mehrtägige Blutungen aus den Geschlechtswegen. Andererseits traten unter geschlecht-

licher Erregung, deren Mittelpunkt stets ein weibliches Wesen war, unter Erektion des Geschlechtsgliedes Abgänge von weißlich-schleimiger Flüssigkeit ein. Daraus ist zu ersehen, daß in physiologischer Tätigkeit sich dieses Individuum wie ein echter Hermaphrodit verhielt. Die Organisation machte, was die Konturen des Körpers anbetrifft, einen mehr weiblichen Eindruck, jedoch bei genauerer Untersuchung zeigten sich männliche und weibliche Charaktere gemischt. Auch in den äußeren Geschlechtsorganen, die ich hier nicht näher beschreiben möchte, indem ich auf Fig. 104 verweise, kann man die Merkmale des weiblichen

Fig. 104. Genitalien und Hernieninhalt des von Prof. GARRÉ operierten, als Mann erzogenen Zwitters. Unterhalb des erhobenen Geschlechtsgliedes sichtbar die Geschlechtsrinne. In der bloßgelegten Hernie sieht man lateral rechts (auf der Abbildung links) die Tube mit ihren Fimbrien, das rundliche größere Gebilde ist eine Zwitterdrüse, deren größerer unterer Teil Hodenstroma, deren oberer kleinerer Anteil Ovarialstroma enthält. Der nach der Medianlinie des Körpers konkave längliche Wulst zwischen Tube und Geschlechtsdrüse ist das Parovarium, das kleine Gebilde medialwärts von der Geschlechtsdrüse ist der Nebenhoden. Nach GARRÉ (aus NEUGEBAUR).



und männlichen Geschlechtes feststellen. Diese verworrene Kombination dieser Charaktere machte die Entscheidung des Geschlechtes unmöglich. Da aber der Patient einen Leistenbruch hatte und zu einem diagnostischen Leisteneinschnitt seine Einwilligung gab, wurde er in der Königsberger Klinik operiert. Auf Fig. 104 ist der geöffnete Bruchsack sichtbar und wir können hier genau die Tube mit ihren Fimbrien, einer Genitaldrüse und den Anhangsorganen unterscheiden. Aus der Genitaldrüse wurden kleine Stücke ausgeschnitten und behufs mikroskopischer Untersuchung konserviert. Bei der von SIMON (28) durchgeführten Untersuchung ergab sich, daß wir es hier mit einer wirklichen Zwitterdrüse zu tun haben.

Einen Fall vom Hermaphroditismus verus hat in neuerer Zeit auch GUDERNATSCH (13, 14) bei einem 40-jährigen Individuum be-

schrieben. Dieser Fall scheint mir auch aus physiologischen Rück-sichten interessant zu sein. Die äußeren Genitalien trugen den echt weiblichen Charakter zur Schau. Die Clitoris war auffällig stark ausgebildet. Die MÜLLERSchen Gänge waren rückgebildet, ein Prostata-ähnlicher Körper war tastbar. Da sich das in Rede stehende Individuum wegen einer Geschwulst in der Leistengegend im Spital gemeldet hatte, wurde ihm die Geschwulst exstirpiert, und die histologische Untersuchung ergab, daß es sich hier um einen typischen Ovotestis gehandelt hat. GUDERNATSCH gibt in seiner Arbeit die photographischen Abbildungen der histologischen vom Ovotestis verfertigten Präparate, aus denen zweifellos hervorgeht, daß in der Drüse neben einer großen männlichen auch eine zweite kleinere weibliche Partie sich fand, obschon dieselbe rudimentär resp. nicht vollständig entwickelt erscheint. Interessant ist an diesem Fall, daß dieses Individuum mit Ovotestis und mit vollständig weiblichen äußeren Genitalien niemals menstruiert hat, obschon die psychischen Charaktere ganz weiblich zu sein schienen.

Ich kann mich hier unmöglich auf weitere Beschreibungen von Hermaphroditismus einlassen und verweise in dieser Hinsicht auf die schöne Monographie von NEUGEBAUR (25), welcher fast die ganze einschlägige Literatur zusammenstellt.

Aber vom physiologischen Standpunkte sind auch diejenigen Fälle von Bedeutung, welche in die Kategorie des Pseudohermaphroditismus gehören. Mit diesem Namen bezeichnet man die Erscheinung, welche auf falscher Korrelation sekundärer Geschlechtscharaktere mit dem Gonadentypus beruht. Ein von BERTKAU (4) beschriebener Fall, wo bei der Spinne *Lycosa* äußerlich sowohl die männlichen als auch die weiblichen Geschlechtsmerkmale und sogar Organe des Kopulationsapparates von beiden Geschlechtern auftraten, das Individuum jedoch der Gonade nach nur einem Geschlechte angehörte, muß auch als Pseudohermaphroditismus bezeichnet werden.

Bei Wirbeltieren, besonders aber bei Menschen wurden bereits Tausende von solchen Fällen beschrieben<sup>1)</sup>. Es ist noch erwähnenswert, daß der Pseudohermaphroditismus auch auf verkehrter Korrelation der psychosexuellen Empfindungen beruhen kann, und eine solche Form wurde von HALBAN als Pseudohermaphroditismus psychicus bezeichnet. Bei Pseudohermaphroditismus psychicus, welcher sowohl bei Tieren (auch bei niederen Tieren — Capitelliden), wie bei Menschen als Mißbildung auftritt, läßt sich das Vorhandensein männlichen psychosexuellen Empfindens bei Vorhandensein von Ovarien resp. das Vorhandensein weiblichen psychosexuellen Empfindens bei Gegenwart von Hoden konstatieren.

Auf den experimentellen Hermaphroditismus brauche ich hier nicht einzugehen, da wir dieses Problem bereits oben kennen gelernt haben (vgl. p. 600 und 601).

Für uns ist also von Belang, daß die Korrelation der Geschlechtsdrüsen mit sekundären Sexualcharakteren, und zwar sowohl morphologischen und physiologischen wie auch psychischen, bei den hermaphroditischen Individuen normal sein kann oder in manchen Fällen ganz verkehrt ist. Wir finden in der Literatur alle Uebergänge der

1) NEUGEBAUR (25) stellt in seiner bereits erwähnten Monographie 1887 solcher Fälle zusammen und illustriert sie mit einer großen Anzahl von Abbildungen.

beiden Extreme in dieser Beziehung. Diese Tatsache ist von prinzipieller Bedeutung für das Problem der Auffassung der inneren Sekretion der Keimdrüse als eines für die sekundären Geschlechtsmerkmale formativen Reizes. Aus dem Studium des Hermaphroditismus kann man schließen, daß die sekundären Geschlechtscharaktere auch ohne Einfluß der betreffenden Gonade wenigstens in ihren Anlagen erscheinen können. Wahrscheinlich ist also hier nicht die Gonade als solche maßgebend, sondern diejenigen Faktoren, welche die Gonadendifferenzierung einleiten. Es ist jedoch möglich und es wird durch zahlreiche Beobachtungen bestätigt, daß diejenigen Faktoren, welche zur Differenzierung der Gonade ausreichen, die Ausgestaltung der sekundären Sexualcharaktere nicht durchzuführen vermögen, so daß sie entweder gehemmt in der Entwicklung stehenbleibt oder eine andere Differenzierungsbahn annimmt.

Das Studium des Hermaphroditismus hat uns also zu demselben Schluß geführt, wie die einschlägigen experimentellen Untersuchungen (vgl. p. 599 u. 641).

#### Literatur.

##### (Kapitel IV. F. Hermaphroditismus.)

1. **Beard, J.**, On the life history and development of the genus *Myzostoma*. *Mittel. d. zool. Station zu Neapel*, Bd. 5 (1884).
2. — The nature of hermaphroditism of *Myzostoma*. *Zool. Anz.*, Bd. 17 (1894).
3. — The sexual conditions of *Myzostoma glabrum*. *Mittel. d. zool. Station zu Neapel*, Bd. 18 (1898).
4. **Bertkau, P.**, Beschreibung eines Arthropodenzwitters. *Arch. f. Naturgesch.*, Jahrgang 57 (1891).
5. **Castle, W. E.**, The heredity of the sex. *Bull. Mus. comp. Zool.*, Vol. 40 (1908).
6. **Cholodkowsky, N.**, Ueber den Hermaphroditismus bei Chermes-Arten. *Zool. Anz.*, Bd. 25 (1902).
7. **Coventry, A.**, The application of Mr. G. W. Smith's theory of dwarf males to *Myzostoma*. *Ann. Mag. Natur. Hist.*, Vol. 5 (1910).
8. **Engel**, Ein Zwitter von *Bombyx mori* L. *Entomol. Ztschr.*, 1909.
9. **Forel, A.**, Les fourmis de la Suisse, Zürich 1874.
10. **Garré**, Fall von echtem Hermaphroditismus. *Dtsch. med. Wochenschr.*, 1908.
11. **Gerstäcker, A.**, Ueber androgynne Bildungen bei Insekten. *Sitz-ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin*, Berlin 1871.
12. **Gissler, C. F.**, Description of a hermaphroditic Phyllopod Crustacean (*Eutranchipus*). *Amer. Natur.*, Vol. 15 (1881).
13. **Gudenatsch, J. F.**, Hermaphroditismus verus in man. *Amer. Journ. of Anat.*, Vol. 11 (1910).
14. — Ein Fall von Hermaphroditismus verus hominis. *Verhandl. d. VIII. intern. Zool.-Kongr. zu Graz* 1910.
15. **Hay, W. P.**, Instances of hermaphroditism in cray-fishes. *Smithson. Miscell. Collect.*, Vol. 48 (1905).
16. **Hertwig, R.**, Lehrbuch der Zoologie, Jena, Fischer, 1910.
17. **Lang, A.**, Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. *Festschr. z. 70. Geburtstage E. Haeckels*, Jena 1904.
18. **Meisenheimer, J.**, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung, Jena 1909.
19. **Montgomery, T. H.**, On successive, protandric and proterogynic hermaphroditism in animals. *Amer. Natural.*, Vol. 29 (1895).
20. **Morgan, T. H.**, *Evolution and adaptation*, New York 1908.
21. — Self-fertilization induced by artificial Means. *Journ. of exper. Zool.*, Vol. 1 (1904).
22. — Cross- and self-fertilization in *Ciona intestinalis*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Fests. f. Roux, Bd. 30, Tl. 2 (1910).
23. **Nansen, F.**, *Bidrag til Myzostomernes anatomi og histologi*, Bergen 1885.
24. — A protandric hermaphrodite (*Myxine glutinosa*) amongst the vertebrates. *Bergens Mus. Aaresber. for 1887/88*.

25. v. **Neugebaur, L.**, *Hermaphroditismus beim Menschen*, Leipzig 1908.
26. **Pelseneer, P.**, *Hermaphroditism in Mollusca*. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, Vol. 37 (1894).
27. **Stiebold, C. Th.**, *Ueber Zwitterbienen*. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 14 (1864).
28. **Simon, W.**, *Hermaphroditismus verus*. *Virchows Arch.*, Bd. 172 (1903).
- 28a. **Standfuss, M.**, *Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren*. *Vier Saturnia-zwiter*, 1898.
29. **Toyama, K.**, *Studies on the hybridology of insects*. *Bull. of the College of Agriculture Tokyo Imp. Univ.*, Vol. 7 (1906).
30. **Wenke, K.**, *Anatomie eines Argynnis paphia-Zwitters, nebst vergleichend-anatomischen Betrachtungen über den Hermaphroditismus bei Lepidopteren*. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 84 (1906).
31. **Wheeler, W.**, *The sexual phases of Myzostoma*. *Mitteil. d. zool. Station zu Neapel*, Bd. 12 (1897).
32. — *Protoandric hermaphroditism in Myzostoma*. *Zool. Anz.*, Bd. 17 (1894).

## G. Vorbereitung des Eies zum Entwicklungsprozeß (Physiologie der Reifung).

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich die allgemeinen physiologischen Bedingungen der Produktion der Geschlechtselemente geschildert wie auch die physiologischen Eigenschaften dieser Zellen näher besprochen. Nun müssen wir, nachdem wir den Anteil der elterlichen Organismen an dem Zeugungsakt kennen gelernt haben, uns den Geschlechtselementen selbst zuwenden, um die Vorgänge näher kennen zu lernen, welche die Auslösung der Entwicklungsfähigkeit veranlassen resp. dieselbe begleiten; vorher aber müssen wir noch diejenigen Prozesse besprechen, welche sich in der Phase der Vorbereitung des Eies zur Entwicklung in ihm abspielen. Es handelt sich hier um die Physiologie der Reifung. Dem Reifungsprozeß des Eies habe ich bereits Gelegenheit gehabt einige Bemerkungen zu widmen (vgl. p. 619). Der ganze Vorgang wurde dort jedoch mehr vom morphologischen Standpunkte betrachtet; ich möchte in diesem Kapitel über die wenigen bisherigen Forschungsergebnisse berichten, in denen der physiologische Charakter des Reifungsprozesses, die Vorbereitung des Eies zu der ihm bevorstehenden Entwicklung ins Auge gefaßt wird. Unsere diesbezüglichen Kenntnisse sind recht spärlich. Die Untersuchung ist hier recht erschwert, da, wie bereits oben erwähnt wurde, die Reifung bei der Mehrzahl der Tiergruppen erst nach dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei stattfindet — ferner da es bei der Untersuchung der physiologischen Eigenschaften des Keimes oft unmöglich ist, zu entscheiden, welche Veränderungen wir auf den Reifungs- und welche auf den Befruchtungsprozeß zurückführen sollen. Aus technischen Gründen ist ferner die betreffende Untersuchung auch bei den Tierformen unmöglich, bei welchen die Reifung in der Gonade stattfindet. Das beste Material für dieses Forschungsgebiet bilden diejenigen Tiere, bei denen die Eier erst nach erfolgter Entleerung derselben in das umgebende Seewasser und vor dem Eindringen der Samenfäden reifen. Zu diesen Tieren gehören die Seesterne. J. LOEB (20) versuchte vor allem die Bedingungen der Reifung der Seesterne zu ermitteln. Da man aus täglicher Beobachtung wußte, daß die Reifung der Seesterneier erst im Seewasser stattfindet, sollte zuerst festgestellt werden, welche Substanz

des Seewassers die Auslösung des Reifeprozesses bewirkt. Die unreifen Eier wurden also in einzelnen Portionen in eine Reihe von Versuchslösungen gebracht, welche den einzelnen Bestandteilen des Seewassers entsprachen. Es stellte sich dabei heraus, daß in Eiern, welche in Lösungen mit freien Hydroxylionen lagen, die Reifung alsbald eintrat, dagegen in Lösungen ohne Hydroxylionen unterblieb. Man fand jedoch, daß die Hydroxylionen sicher nicht die einzige Substanz im Seewasser darstellen, welche die Reifung des Seesterneies fördert oder veranlaßt. Die Eier, welche einem und demselben Weibchen entstammen und in einer und derselben Flüssigkeit verbleiben, reifen nicht gleichzeitig. Auf die Ursache dieser Schwankungen schien folgende Beobachtung ein besseres Licht zu werfen:

In Versuchsschalen, in welchen die Eier dicht gehäuft übereinander lagen, verlief die Reifung sehr langsam; waren sie dagegen in dünnen Schichten ausgebreitet, so vollzog sie sich rasch. Diese Beobachtung legt die Vermutung nahe, daß hier die Gegenwart von Sauerstoff im Seewasser auf die Entwicklung mitbestimmend wirkt, eine Beobachtung, welche durch spezielle Experimente bestätigt wurde. J. LOEB überzeugte sich auf Grund seiner Versuche, in denen der Sauerstoff des Seewassers durch Wasserstoff verdrängt oder KCN dem Seewasser zugesetzt wurde, daß in solchen Fällen die Reifung der Eier trotz der Gegenwart der Hydroxylionen unterblieb.

Eine weitere Frage, welche durch LOEB'S (20) Versuche wenigstens teilweise aufgeklärt wurde, ist die nach den Veränderungen in der Beschaffenheit der Eier, in denen sich die Reifung bereits vollzogen hat. Ich habe bereits im vorhergehenden Kapitel erwähnt, daß die Resistenz der unreifen Eier gegen die Einwirkung äußerer Faktoren sich während der Reifung vollständig verändert. Aus den erwähnten Versuchen ergibt sich, daß ein reifes, unbefruchtetes Ei im Seewasser sehr bald der Degeneration anheimfällt. Will man das Leben des Ovocyten verlängern, so kann dies entweder durch Verhinderung des Reifungsprozesses oder durch Befruchtung des Eies nach der Reifung geschehen. Das erstere kann, wie wir auf Grund unserer Kenntnis der Reifungsbedingungen wissen, durch Neutralisierung des Seewassers oder durch Vertreibung des Sauerstoffes geschehen. Wird jedoch die Reifung einmal in Gang gesetzt, so schreiten die dabei sich abspielenden Prozesse immer weiter fort, verlaufen aber weiter in solchen Bahnen, daß das Ei zugrunde geht. Man hat dabei also den Eindruck, daß die der Eireifung zugrunde liegenden Vorgänge von destruktiver Natur sind, so daß das Ei sie nicht unbegrenzt lange ertragen kann, ohne abzusterben. Wir werden weiter unten sehen, daß diese Prozesse durch die Befruchtung rektifiziert werden. Näheres über die Natur dieser Vorgänge läßt sich kaum sagen. Zwar könnte man infolge der Unerlässlichkeit der Gegenwart von Sauerstoff für die der Reifung zugrunde liegenden Kernteilungsprozesse, wie LOEB es in seinen Versuchen (20, p. 161) zu beweisen suchte, selbstverständlich an Oxydationsprozesse denken, doch muß ich dazu bemerken, daß LOEB dabei nicht berücksichtigt, daß eben die Reifungsteilungen ohne Chromatinsynthese verlaufen, daß also diese Kernteilungen eigentlich eine Ausnahmestellung einnehmen. Ich glaube also nicht, daß der Sauerstoff zur Synthese der Kernsub-

stanz verbraucht wird, sondern mir erscheint vielmehr die Vermutung wahrscheinlicher, daß bei der Reifung gewisse Veränderungen im Cytoplasma stattfinden, welche die durch Befruchtung veranlaßten Prozesse erleichtern. Daß zu diesen Veränderungen der Sauerstoff auch nötig ist, scheint keinem Zweifel zu unterliegen, wenn man bedenkt, daß die Reifung nur in Sauerstoffanwesenheit verläuft. Die von LOEB am Anneliden *Polynoe* durchgeführten Experimente bestätigen die am Seesternei gewonnenen Resultate.

Das Wenige, was wir über die Reifung wissen, bezieht sich eigentlich nur auf diejenigen Eier, welche vor der Befruchtung, aber bereits außerhalb der Gonade reifen. Ueber andere Eierkategorien wurden bisher spezielle Versuche nicht durchgeführt. Meiner Ansicht nach kann man den Umstand, daß die Mehrzahl der Eier erst nach dem Eindringen des Spermatozoons reift, als eine Anpassungsercheinung deuten. Unreife Eier können ohne Befruchtung länger warten als reife, die Chancen der Entwicklung gestalten sich also dadurch günstiger. Bezüglich dieser Eierkategorie ist noch zu erwähnen, daß nicht nur die Spermatozoen die Reifungsvorgänge auszulösen vermögen, sondern auch alle diejenigen Faktoren, welche die Entwicklung in Gang setzen können. Aus den Versuchen von DELAGE<sup>1)</sup>, LOEB<sup>1)</sup>, KOSTANECKI<sup>1)</sup>, GARBOWSKI<sup>1)</sup>, LEFÈVRE<sup>1)</sup> u. a. ist heute bekannt, daß diejenigen Faktoren, welche die künstliche Parthenogenese (vgl. unten) hervorrufen können, auch die Reifung auszulösen vermögen. Auf diese Punkte werden wir noch weiter unten näher eingehen, wenn wir über das Problem der Entwicklungserregung sprechen werden. Hier möchte ich noch eine biologisch sehr wichtige Tatsache hervorheben, daß die Veränderungen, welche sich im Ei während der Reifung abspielen, sowohl den Kernapparat als auch das Protoplasma betreffen. Daß grundlegende Veränderungen im Kernapparat des Eies stattfinden, ersieht man schon aus den so tiefgreifenden Transformationen, welche während der Eireifung schon bei mikroskopischer Untersuchung sichtbar sind (vgl. p. 620 und 621), was sonst auch in vivo bei der Beobachtung der reifenden Eier sofort auffällt. Diese Prozesse können sich jedoch auf den Kernapparat nicht beschränken. Die gründlichen neueren Studien von SCHAXEL (30), welcher die Reifung an Echinodermeneiern studierte, ergeben, daß sich eben während der Eireifung wichtige Erscheinungen gegenseitiger Wechselwirkung zwischen dem Kern und Protoplasma abspielen. In der Gonade, deren Endast im Querschnitt in Fig. 105 dargestellt ist, sieht man in der inneren Schicht die in starkem Wachstum begriffenen Ovocyten liegen. In dieser Periode kondensieren sich die Chromatinfäden der jungen Ovocyte, welche aus den Chromosomen der letzten Vermehrungsteilung hervorgegangen sind, in Nukleolen, die sich zu einem einzigen persistierenden vereinigen. Dieser Nucleolus ist Assimilations- und Emissionszentrum des Chromatins. Während der Emissionsperiode strömt, wie aus Untersuchungen von SCHAXEL hervorgeht, das Chromatin durch die Kernmembran ab. „Im Zelleib wird unter Anteilnahme des Chromatins das Furchungsplasma konstituiert, wobei es entweder bei der

1) Die näheren Literaturangaben darüber und ein Literaturverzeichnis wird in dem Kapitel gegeben, in welchem die künstliche Parthenogenese und das Problem der Entwicklungserregung geschildert wird.

Formierung chromatischer Kondensa bleibt oder zu deutoplasmatischen Ablagerungen kommt, zwischen die dann die Chromatinkondensa eingelagert sind.“

Daß sich die physiologischen Verhältnisse unter dem Einfluß dieser Prozesse auch im Ooplasma ändern müssen, geht aus den Beobachtungen von DELAGE (7) und WILSON (46) hervor. DELAGE (7) hat nämlich festgestellt, daß die Bruchstücke der Eier von *Asterias* erst dann befruchtungsfähig werden, wenn die Reifung in Gang gesetzt wird. Es handelt sich dabei aber nicht um Ausstoßung der beiden Richtungskörperchen, sondern der Moment, in welchem die Kernmembran sich schon aufgelöst hat, bildet eben das Kriterium für die Befruchtungsfähigkeit. Diese Tatsache beweist, daß dabei die Erleichterung der Wechselwirkung zwischen dem Kern und dem Protoplasma eine wichtige Rolle spielt. Dieser Prozeß kann auch ein Auslösungsmoment der Veränderungen in der Protoplasmaeinordnung bilden. Daß die Veränderungen dabei wirklich stattfinden, geht aus den oben besprochenen Beobachtungen (vgl. p. 620 und 621) von TH. BOVERI (4) hervor, welcher diese Phänomene der Schichtung bei *Strongylocentrotus lividus* beschrieben hat.

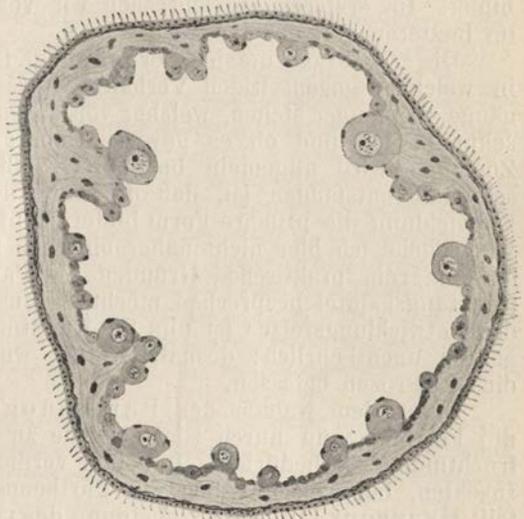


Fig. 105. Endast eines noch nicht geschlechtsreifen Ovariums von *Holothuria*. Aeußerlich bewimpertes Peritonealepithel, darunter dünne Muskelschicht, die wahrscheinlich bei der Herausbeförderung der Eier tätig ist. Innerlich Keimepithel mit Oocyten. Nach SCHAXEL (30).

Die Veränderungen in den physiologischen Eigenschaften des Ooplasmas hat später auch WILSON (46) an Nemertineiern festgestellt. Er hat bei *Cerebratulus* die kernhaltigen und kernlosen Eifragmente zu befruchten versucht, und zwar die Fragmente der unreifen, der reifen, aber unbefruchteten und der reifen, befruchteten Eier. Es hat sich aus diesen Experimenten ergeben, daß das Ei zwei kritische Perioden überstehen muß. Die erste tritt ein, wenn die Wand des Keimbläschens verschwindet, wonach Fragmente aus jedem beliebigen Teile des Eies befruchtungs- und entwicklungsfähig werden. Diese Periode entspricht der cytoplasmatischen Reifung, „maturation cytoplasmique“ von DELAGE (7). Die zweite tritt zur Zeit der Befruchtung ein, von welchem Zeitpunkte an kernlose Fragmente nicht länger befruchtungsfähig sind.

Daraus ergibt sich, daß während der Reifung alle Komponenten des Eies wichtige Veränderungen der physiologischen Eigenschaften erfahren.

## H. Natürliche Parthenogenese.

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir die Genese, Struktur und die physiologischen Eigenschaften der Geschlechtselemente kennen gelernt, und es ist aus der allgemeinen Biologie bekannt, daß diesen Elementen die Bildungspotenz innewohnt, so daß sie infolgedessen den Ausgangspunkt für die Entwicklung der nächsten Generation bilden. Die Momente, welche die Bildungspotenz dieser Elemente aktivieren, sollen noch weiter eingehend besprochen werden. Uns genügt vorläufig die Feststellung der Tatsache, daß bei gewissen Tierformen die Eier ohne eine nachweisbare Anregung sich zu entwickeln beginnen, während in anderen Fällen zur Entwicklung die Kopulation des männlichen Elementes mit dem weiblichen die unerläßliche Bedingung bildet. Im ersteren Fall sprechen wir von der Parthenogenese, im letzteren von der Befruchtung.

Die erste Frage, die sich hier aufdrängt, ist die nach der Entscheidung, in welchem gegenseitigen Verhältnis diese beiden biologischen Vorgänge zueinander stehen, welcher von diesen Prozessen primär, welcher sekundär ist, und ob es gewisse Uebergangsformen gibt. Von den Zoologen wird allgemein behauptet, daß die Parthenogenese erst sekundär entstanden ist, daß die nach der Befruchtung eintretende Entwicklung die primäre Form bildet. Auf diese mehr phylogenetische Frage gehe ich hier nicht näher ein; ich möchte nur erwähnen, daß ich aus rein praktischen Gründen die Parthenogenese vor dem Befruchtungskapitel besprechen möchte: zum Verständnis des Problems des Entwicklungsreizes ist uns die Kenntnis der natürlichen Parthenogenese unentbehrlich; deshalb wollen wir uns hier auch zuerst mit diesem Prozeß befassen.

Unter dem Namen der Parthenogenese versteht man also die Fortpflanzung durch Eier, welche zu ihrer Entwicklung der Befruchtung nicht bedürfen. In seiner verdienstvollen Monographie über Insekten, bei welchen eben die Parthenogenese sehr häufig auftritt, teilt HENNEGUY (15) die Erscheinung der parthenogenetischen Zeugung folgendermaßen ein:

1. Exzeptionelle Parthenogenese, welche entweder von Fall zu Fall oder fakultativ erscheint.

2. Normale Parthenogenese, in welcher theoretisch folgende Formen unterschieden werden können:

a) Konstante Form der Parthenogenese, bei welcher stets nur Weibchen produziert werden.

Das Vorkommen dieser Form läßt sich jedoch mit völliger Sicherheit kaum nachweisen.

b) Zyklische (heterogonische) Form der Parthenogenese, bei welcher die parthenogenetischen Generationen unregelmäßig mit den sexuellen alternieren. Die Männchen treten nur sporadisch auf. In anderen Tiergruppen alternieren die parthenogenetischen und die sexuellen Formen stets regelmäßig. Es kommen bei der zyklischen Parthenogenese auch Tierformen vor, bei denen nur Männchen durch Parthenogenese erzeugt werden.

c) Larvale Parthenogenese oder Pädogenese (Pecilogonie wurde bereits oben erwähnt).

Es scheint mir vorteilhaft zu sein, auf eine andere Einteilung noch aufmerksam zu machen, die, neben der soeben angegebenen be-

stehend, zu genauerer Klassifikation der Parthenogenese beitragen könnte. Es ist die von H. WINKLER (48) in seinen gründlichen, schönen Studien über pflanzliche Parthenogenese angegebene Klassifikation. H. WINKLER unterscheidet nämlich die somatische Parthenogenese von der generativen. Der Unterschied liegt in dem Gehalt des Eikernes an Chromosomen. Wir haben bei der Besprechung der Reifungserscheinungen gehört, daß bei der sexuellen Fortpflanzung die Zahl der Chromosomen im Eikerne reduziert ist, d. h. daß der reife Eikern nur halb so viel Chromosomen besitzt wie die somatischen Elemente. Wir sprechen von dem haploiden Kern im Geschlechtselemente im Gegensatz zu den diploiden Kernen (mit voller Chromosomenzahl) in somatischen Zellen. Wie verhalten sich in dieser Hinsicht die parthenogenetischen Kerne? Die Untersuchungen von WEISMANN (42—45), BLOCHMANN (3), BRAUER (5), PETRUNKEWITSCH (28, 29), MORGAN (24) u. a. über die Reifungsvorgänge bei den sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern ergaben, daß bei verschiedenen Tieren alle Uebergangsformen vorkommen können. Es können sich wie in befruchtungsbedürftigen Eiern zwei Richtungskörperchen bilden, oder es kann nur ein Richtungskörper entstehen, oder es bilden sich überhaupt keine Polkörperchen, oder es kann endlich das einmal gebildete Polkörperchen wieder vom Ei eingezogen werden. Wir ersehen daraus, daß in bezug auf die Anzahl der Chromosomen in den parthenogenetischen Eiern auch verschiedene Fälle vorkommen können. Allerdings kann man bei Tieren wie bei den Pflanzen <sup>1)</sup> eine somatische Parthenogenese unterscheiden, wenn der Eikern von vornherein die diploide Chromosomenzahl führt, und eine generative Parthenogenese, wenn der Kern des Eies mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestattet ist.

Die beiden Systeme der Einteilung der in Rede stehenden Erscheinung können selbstverständlich nebeneinander gebraucht werden, man kann z. B. von der zyklisch-somatischen oder zyklisch-generativen Parthenogenese reden usw.

Die Parthenogenese wurde sowohl bei Tieren wie bei Pflanzen mehrfach beschrieben.

Die exzeptionelle Parthenogenese wurde bei den Lepidopteren und besonders bei den Seidenspinnern (Bombycidae) noch gegen Mitte des vorigen Jahrhunderts von BARTHÉLEMY (2) und SIEBOLD (32) beobachtet. Sie soll bedeutend häufiger bei den „polyvolten“ als bei den „univolten“ Seidenspinnern auftreten. Die Parthenogenese muß hier jedoch als Ausnahme und nie als Regel betrachtet werden. Es wurde bereits von älteren Autoren festgestellt, daß die Parthenogenese nur selten eine normale Entwicklung zur Folge hat; gewöhnlich sistiert die Entwicklung auf früheren Stadien, oder es schlüpfen schwächere Embryonen von geringerer Lebensfähigkeit aus. Von MAILLOT (22) und Verson (49) wurden jedoch später Zweifel erhoben, ob parthenogenetische Entwicklung bei den Seidenspinnern überhaupt stattfindet. Neuere Experimente von NUSSBAUM (26), welcher seine Beobachtungen an einer großen Anzahl von In-

1) Es ist dabei zu bemerken, daß STRASBURGER (33, 34) die WINKLERSche somatische Parthenogenese als eine Art der vegetativen Zeugung betrachtet. Näheres p. 675 unten.

dividuen anstellte, ergaben jedoch, daß die Parthenogenese bei diesen Tieren doch in ca. 2 Proz. der Fälle stattfindet, daß jedoch die Entwicklung sehr früh zum Stillstand gelangt.

In solchen Fällen, wo wie bei Bombyciden die Parthenogenese nur ausnahmsweise auftritt, kann der Prozentsatz der sich parthenogenetisch entwickelnden Eier durch gewisse äußere Faktoren gesteigert werden. So ist es TICHOMIROW (35, 36) gelungen, durch Anreiben der Eier mit der Bürste die Zahl der sich auf parthenogenetischem Wege entwickelnden Eier von *Bombyx mori* zu erhöhen. In einer anderen Versuchsserie hat er die Eier durch kurzdauerndes Eintauchen in Schwefelsäure zur Entwicklung angeregt.

Bei *Lipariden* wurde mehrfach die Parthenogenese beobachtet; neuerdings hat GARBOWSKI (12) die Parthenogenese bei *Porthesia* festgestellt.

Etwas different von der exzeptionellen Parthenogenese ist diejenige Form, die von SIEBOLD als fakultativ bezeichnet wurde. Als klassisches Beispiel dieser Form kann die Zeugung bei Bienen angeführt werden. Die Bienen treten bekanntlich in drei geschlechtlich differenten Individuentypen auf, die sich auch äußerlich voneinander unterscheiden. Ein Blick auf Fig. 106 überzeugt, daß die sogenannte

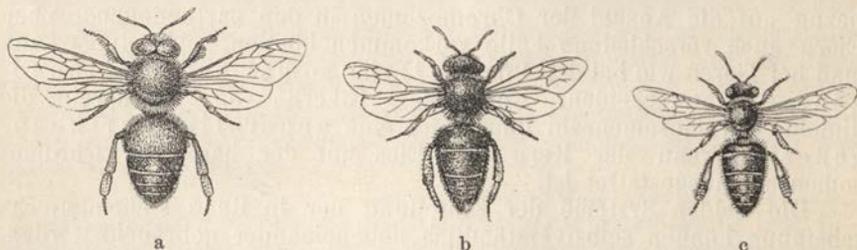


Fig. 106. Bienen: a Drohne, b Königin, c Arbeiterin. Nach BRANDT und RATZEBURG (4 a).

Königin, die Arbeiterin und die Drohne in ihrem Aussehen stark voneinander abweichen. Bekanntlich ist die Königin ein befruchtungs-fähiges Weibchen mit vollkommen ausgebildeten Sexualorganen, die Arbeiterin ist steril und hat obliterierte Sexualorgane. Die Drohnen sind Männchen mit ausgebildeten Genitalien. Auf die morphologischen Merkmale, welche diesem Polymorphismus zugrunde liegen, brauche ich hier nicht einzugehen und verweise in dieser Hinsicht auf die Lehrbücher der Zoologie. Die klassischen Untersuchungen von DZIERZON, SIEBOLD und LEUCKART haben auch hinsichtlich der Entwicklung und Zeugung dieser Individuen sehr wichtige Tatsachen zutage gefördert. Die Entwicklung der männlichen Individuen findet in den größeren hexagonalen Wachszellen statt, die Arbeiterinnen entwickeln sich in kleinen Zellen, für die Entwicklung der Königin ist ebenfalls eine besondere Wachszelle vorhanden.

Nun hat DZIERZON (10, 11) die These aufgestellt, daß die Drohnen (also die Bienenmännchen) sich stets aus parthenogenetischen Eiern entwickeln, die Weibchen dagegen, und zwar sowohl die mit ausgebildeten wie die mit rudimentären Geschlechtsorganen (also die Königinnen und Arbeiterinnen) aus befruchteten Eiern.

Die These von DZIERZON wurde mit folgenden Argumenten motiviert:

1) Aus den Untersuchungen von LEUCKART (19) und SIEBOLD (32) war bekannt, daß in denjenigen Eiern, die sich in großen hexagonalen Wachszellen finden, und aus denen die Männchen ausschlüpfen, keine Spermatozoiden zu finden sind. Die genannten Autoren haben dagegen Spermatozoen in Eiern gefunden, welche in kleinen, für Weibchen bestimmten Zellen abgelegt werden.

2) Es wurde mehrmals von den Autoren beobachtet, daß die Königin vor der Kopulation einzig und allein für Männchen bestimmte Eier ablegt.

3) Eine weitere Bestätigung der Theorie geht aus den zwischen zwei Bienenrassen vorgenommenen Kreuzungsversuchen hervor. Wird nämlich ein Weibchen, welches zu der gelben italienischen Rasse gehört, mit dem französischen schwarzen Männchen gekreuzt, so tragen alle Männchen den rein französischen Rassencharakter, dagegen die weiblichen Individuen die Merkmale der beiden Rassen.

4) Die Arbeiterinnen können gelegentlich auch Eier ablegen. Die Weibchen können jedoch nie mit Männchen kopulieren. Es wurde festgestellt, daß aus den von den Arbeiterinnen abgelegten Eiern stets Männchen hervorgehen.

Auf Grund dieser hier zusammengestellten Argumente zieht DZIERZON den Schluß, daß die Bienenkönigin Eier produziert, welche sich sowohl nach geschehener Befruchtung als auch ohne Befruchtung entwickeln können. Die Befruchtung ist also im Sinne dieser Theorie bei den Bieneniern nicht obligatorisch, oder mit anderen Worten, die Parthenogenese ist hier fakultativ.

Die von DICKEL (8, 9) gegen diese Theorie erhobenen Einwände wurden bereits bei der Besprechung der Geschlechts-genese (p. 545 und 546) erwähnt. Ich habe aber auch in jenem Kapitel hervorgehoben, daß die gründliche Arbeit von PETRUNKEWITSCH (28, 29) die Unhaltbarkeit der DICKELschen Einwände bewiesen hat. Die Theorie von DZIERZON muß demnach aufrecht erhalten bleiben.

Was jedoch die Art der Parthenogenese betrifft, so ist es bisher nicht sicher, ob dieser Parthenogenesetypus in der Tat als fakultative Parthenogenese bezeichnet werden sollte. Berechtigt wäre diese Bezeichnung nur dann, wenn es wirklich sicher wäre, daß jedes Ei der Biene sich eventuell parthenogenetisch entwickeln kann und daß eventuell jedes Ei befruchtet werden kann. Mir scheint die von LENHOSSEK ausgesprochene Vermutung vollkommen berechtigt zu sein, daß die Eier, aus denen Drohnen hervorgehen, nicht befruchtet werden, weil sie eben eine andere Konstitution haben und deshalb nicht befruchtungsbedürftig sind. Demnach sollte man annehmen, daß die Bienen zwei Eierarten produzieren, von denen die eine der Befruchtung als entwicklungs-erregendes Momentes bedarf, die andere dagegen zur Parthenogenese bestimmt ist. Wir hätten also hier einen Uebergang von der exceptionellen Parthenogenese zu der normal-konstanten, bei welcher die eine Art der Eier sich konstant und normal parthenogenetisch entwickelt, die andere dagegen erst nach erfolgter Befruchtung.

Es wäre für die Physiologie ohne größere Bedeutung, alle Tierformen hier mit exceptioneller oder fakultativer Parthenogenese aufzählen zu wollen, um so mehr, da man sich in jedem größeren Lehrbuch

der Zoologie darüber ohne Schwierigkeiten orientieren kann. Ich möchte hier nur darauf hinweisen, daß man früher öfters auch bei höheren Tieren, wie z. B. bei den Vögeln, Parthenogenese annahm. Durch gründliche Untersuchungen von D. BARFURTH (1) wurde jedoch endgültig entschieden, daß die Eier der Vögel sich nie parthenogenetisch entwickeln können. BARFURTH (1) hat seine Untersuchungen an „virginale“ Eiern sowie auch an solchen angestellt, die von Hühnern nach mehr als 70 Tage dauernder Isolierung abgelegt wurden. Die Untersuchungen ergaben, daß bei diesen Eiern keine echte Furchung stattfindet. Wenn die Keimscheibe auch segmentiert erscheint, so ist diese Segmentierung nicht als parthenogenetische Furchung aufzufassen, da ihre Produkte keine Kerne besitzen. BARFURTH nennt also diesen Vorgang: Fragmentierung.

Trotz zahlreicher Beobachtungen über die fakultative Parthenogenese ist es bisher vollkommen unbekannt, warum eine Anzahl von Eiern sich ohne Befruchtung zu entwickeln beginnt, während andere Eier derselben Species zu solcher Entwicklung sich vollständig unfähig erweisen. Für die Physiologie der Zeugung wäre die Ermittlung dieser Frage gewiß von prinzipieller Bedeutung. Wir werden noch weiter unten sehen, daß man in der Botanik bereits versuchte, diese Frage zu beantworten.

Den zweiten Typus dieser Fortpflanzungsart bildet die sogenannte konstante Parthenogenese. Ich habe bereits oben die von mancher Seite geäußerte Vermutung erwähnt, daß die Fortpflanzung bei gewissen tierischen Formen stets und ausschließlich auf parthenogenetischem Wege stattfindet. Diese Form nennt man konstante Parthenogenese. Es ist schwer, in dieser Hinsicht über eine Vermutung hinauszukommen. Einen sicheren Beweis dafür könnte die positive Feststellung ergeben, daß bei gewisser Tierform stets und ausschließlich Weibchen, nie aber Männchen geboren werden, resp. daß in dem Falle, wenn auch Männchen erzeugt werden, diese nie zur Geschlechtstätigkeit gelangen. Mit Recht bemerkt jedoch HENNEGUY (15, p. 213), daß diese von SIEBOLD als Thelytokie bezeichnete Erscheinung deshalb unsicher bleibt, da man kaum überzeugt sein kann, daß sich mit der Erweiterung unserer Kenntnisse hinsichtlich einer bestimmten Tierart nicht auch Männchen werden finden lassen.

Zu dieser Gruppe wird z. B. *Adoxus vitis* eingerechnet. Bei diesem Insekt wurden allerdings von BALBIANI auch Männchen beobachtet, sie sollen jedoch nie zur Geschlechtsreife gelangen. Ein Beispiel dafür könnte ferner eine Anzahl von Arten von Nematoden liefern, bei welchen nach MAUPAS die Entwicklung stets durch Parthenogenese vor sich geht. Wenn hier auch Männchen bei manchen Formen geboren werden, so nehmen sie doch an der Erzeugung der Nachkommenschaft nicht teil.

Aus physiologischen Gründen ist der zyklische Typus der Parthenogenese von größerer Bedeutung.

A. WEISMANN war der erste, welcher in seinen verdienstvollen Arbeiten (39—41, vgl. vor allem 41, p. 111 und Zusammenfassung p. 212—213) die Lehre von der zyklischen Fortpflanzung der Tiere begründete. Seine Beobachtungen wurden an Daphniden durchgeführt. WEISMANN hat beobachtet, daß die Entwicklung der Daph-

niden aus befruchtungsbedürftigen und parthenogenetisch sich entwickelnden Generationen besteht.

Die von den Weibchen der Daphniden abgelegten Eier sind demnach auch nicht gleichartig. Man unterscheidet nämlich sogenannte Winter- und Sommererier, oder anders Dauer- und Subitanerier. Die Winter- oder Dauereier zeichnen sich durch großen Dotterreichtum und eine dicke Eihülle aus, sie müssen befruchtet werden, jedoch ihre Entwicklung verläuft sehr langsam, die Keime sind sehr widerstandsfähig. Die anderen dagegen sind weniger dotterhaltig und von einer dünnen, von dem Ei selbst produzierten Hülle umgeben, entwickeln sich nur parthenogenetisch, und besitzen keine besondere Resistenz gegen äußere schädliche Faktoren.

Nach WEISMANN wird „das Auftreten von Geschlechtern im Generationszyklus der Daphniden nicht durch momentan wirkende äußere Ursachen hervorgerufen. Dasselbe ist vielmehr ein fest bestimmtes, und zwar gebunden an bestimmte Generationen und Bruten.“

Der Generationszyklus ist nach WEISMANN nicht für alle Daphnoiden der gleiche, sondern unterscheidet sich vor allem durch eine verschiedene Anzahl der den Geschlechtsperioden vorhergehenden eingeschlechtlichen Generationen. Diese Perioden, durch welche die parthenogenetische Zeugung fort dauert, ist als Ausdruck der Anpassung an die ungünstigeren Lebensbedingungen zu betrachten. Die Anzahl der den Geschlechtsperioden vorausgehenden eingeschlechtlichen Generationen ist um so kleiner, je häufiger durchschnittlich die Kolonien der betreffenden Art von Vernichtungsperioden heimgesucht werden, und andererseits um so länger, je seltener solche Perioden eintreten. WEISMANN unterscheidet mono- und polyzyklische Arten, je nach der Zahl der Sexualperioden, welche binnen eines Jahres zwischen parthenogenetische Generationsreihen eingeschoben werden. Die monozyklischen Arten sind nach WEISMANN diejenigen, denen regelmäßig nur einmal im Jahre die Lebensbedingungen durch die Winterkälte entzogen werden; sie zeichnen sich also durch den längsten Zyklus der parthenogenetischen Generationen aus. Polyzyklisch sind wieder diejenigen Arten, welche durch Kälte, Austrocknen oder andere klimatische und trophische Einflüsse mehrmals im Jahre der Vernichtung anheimfallen; sie sind demnach durch kürzere Entwicklungszyklen charakterisiert.

Aus diesen Erwägungen folgt weiter, daß bei der zyklischen Fortpflanzung aus der Geschlechtsgeneration stets eine parthenogenetische hervorgeht, aus einer parthenogenetischen aber nicht immer eine geschlechtliche, sondern sehr häufig wieder eine parthenogenetische.

Die von WEISMANN angegebenen Resultate bedürfen nach neueren Forschungsergebnissen von ISSAKOWITSCH<sup>1)</sup> aus der Schule R. HERTWIGS noch in der Hinsicht einer Berichtigung, daß die Experimente des soeben erwähnten Autors die Unabhängigkeit der Zahl der parthenogenetischen Generationen von dem Einfluß äußerer Faktoren nicht bestätigen. Im Gegenteil, es geht aus den Versuchsergebnissen von ISSAKOWITSCH hervor, daß die Ernährung und die Temperatur (letztere durch ihre Rückwirkung auf die Ernährung) für das Auftreten oder Verschwinden der Geschlechtstiere ausschlaggebend sind.

1) l. c. p. 566.

Es muß allerdings angenommen werden, daß unmittelbar der Fortpflanzungszyklus von gewissen bisher nicht analysierten Momenten abhängt und nur indirekt von äußeren Faktoren beeinflusst wird, welche eben diese inneren Bedingungen modifizieren.

Später hat sich noch eine ganze Reihe von Autoren mit diesem Thema befaßt und es wurde zu diesen Studien auch noch anderes Material, besonders Rotatorien herangezogen. Den größten Teil dieser Forschungsergebnisse habe ich bereits früher (vgl. p. 537 u. 541) besprochen, und zwar die Arbeiten von ISSAKOWITSCH, R. HERTWIG, NUSSBAUM, PUNNELL, WHITNEY, SCHARFENBERG, WOLTERECK, PAPANICOLAU, SHULL. Aus diesen Arbeiten<sup>1)</sup> geht hervor, daß die innere Disposition hier, wie WEISMANN richtig behauptet, eine äußerst wichtige Rolle spielt, daß jedoch die Bedingungen der äußeren Faktoren auf den Fortpflanzungszyklus auch nicht ohne Einfluß sind. Die Wirksamkeit dieser äußeren Faktoren hängt auch sehr viel von dem Zustande<sup>2)</sup> ab, in welchem sich die betreffende lebende Materie im Laufe der Generationen befindet.

Ein anderes ausgezeichnetes Beispiel für zyklische Fortpflanzung mit parthenogenetischen Generationen bilden die Aphiden. Die Entwicklung dieser Insektengruppe wurde seit einigen Jahren besonders sehr eingehend studiert. Ich möchte hier den Entwicklungszyklus von *Phylloxera vastatrix* kurz beschreiben, wobei ich mich hauptsächlich auf die Forschungsergebnisse und Schilderungen von BALBIANI und HENNEGUY (15) stütze. Beim ersten Erwachen der Vegetation im Frühling findet man an der Weinrebe die jungen, flügellosen Weibchen. Diese Tiere zeichnen sich durch besondere Beweglichkeit und sehr stark entwickelten Geschlechtsapparat aus. Man kann an dem Ovarium ungefähr 50 Eierstockschläuche unterscheiden, ein Merkmal, welches in späteren Generationen bedeutend zurücktritt. Demgemäß ist auch die Fruchtbarkeit dieser Generation recht ansehnlich. Jedes Stammutterweibchen legt ungefähr 50 Eier ab, nachdem es vorher stark gewachsen ist, was aus dem Vergleich von Fig. 112, welche ein jugendliches Weibchen, mit Fig. 113, welche die ausgewachsene Stammutter darstellt, sofort ersichtlich ist (p. 673).

Diese Eier entwickeln sich parthenogenetisch und nach 8 Tagen schlüpfen aus ihnen Larven aus. Diese werden nach drei Häutungen reif und produzieren Eier, aus denen sich wieder eine neue, der Mutter ähnliche Generation parthenogenetisch entwickelt. Auf diese Weise wird ungefähr alle 20 Tage eine neue Generation erzeugt — die Zahl dieser parthenogenetischen Generationen ist aber bei verschiedenen Individuen recht variabel. Dabei ist noch zu beachten, daß die Fruchtbarkeit der aufeinander folgenden Weibchengenerationen abnimmt. Jede spätere Generation legt eine geringere Anzahl von Eiern ab. Es wurde von BALBIANI festgestellt, daß diese Abnahme der Fruchtbarkeit der Weibchen aus späteren Generationen von einem gewissen Grad der Degeneration oder besser gesagt, der Reduktion des Geschlechtsapparates in den einzelnen aufeinander folgenden

1) Die Titel dieser Arbeiten sind im Literaturverzeichnis p. 565—569 angegeben.

2) Diese innere Anlage hat neuerlich SHULL (31) in seiner sehr interessanten neuen Arbeit einer näheren Analyse unterzogen. Es würde aber über den Rahmen unserer Aufgabe hinausgehen, wenn ich hier auf diese in die Genetik greifenden Probleme eingehen wollte.

Generationen begleitet wird. Ein Blick auf Fig. 107 belehrt, daß die Anzahl der ovarialen Schläuche im Laufe der Generationen stark abnimmt und infolgedessen natürlich auch die Zahl der produzierten Eier immer mehr herabgesetzt wird.

Je nach der kürzeren oder längeren Reihe parthenogenetisch erzeugter Generationen von *Phylloxera* kann man in den Monaten Juli, August oder September feststellen, daß gewisse Larven in ihrem vegetativen Leben einen höheren Grad der Organisation gewinnen. Sie wachsen nämlich länger, machen statt der gewöhnlichen drei Häutungen ihrer fünf durch, bekommen Flügel und transformieren sich also zum vollkommen ausgebildeten geflügelten Insekt (Fig. 108).

Fig. 107 a, b, c, d. Ovarien von den aufeinander folgenden Generationen von *Phylloxera vastatrix*. Der Vergleich der Struktur dieser Eierstöcke zeigt die Reduktion der eierbildenden Schläuche. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

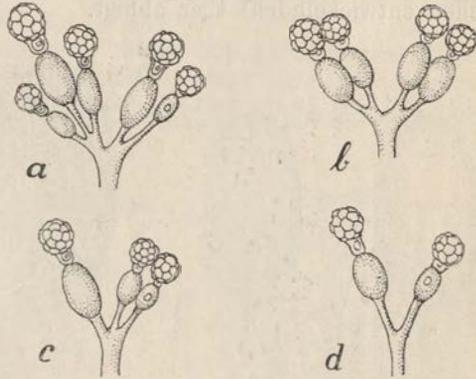


Fig. 108. Beflügeltes Weibchen von *Phylloxera vastatrix*. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

Nur der Geschlechtsapparat dieses parthenogenetischen Weibchens ist sehr stark reduziert, noch mehr als in den vorhergehenden flügellosen Generationen. Oft ist das ganze Ovarium bis auf einen Schlauch reduziert. Dieses beflügelte Weibchen legt nur ein, zwei oder drei Eier ab, deren Größe verschieden ist. Man findet hier nämlich große, weibchenliefernde und kleine, sich zu Männchen entwickelnde Eier. Die von beflügelten Weibchen produzierten Eier unterscheiden sich auch von denjenigen der vorhergehenden Generation, da die ersteren sich durch hexagonartige Zeichnung auf der Eihülle auszeichnen,

dagegen die von den flügellosen Weibchen produzierten Eier mit glatter Hülle bedeckt sind. Fig. 109 stellt die drei Eiertypen dar: und zwar Fig. 109 a ein von einem flügellosen Weibchen abgelegtes, Fig. 109 b das vom beflügelten Weibchen abgelegte weibchenliefernde, Fig. 109 c das vom beflügelten Weibchen abgelegte, sich zu Männchen entwickelnde Ei. MORGAN (24) hat in seiner neuesten Arbeit eine sehr wichtige Tatsache festgestellt, daß nämlich männchen- und weibchengebende Eier nicht von einem und demselben Individuum produziert werden, sondern daß die Differenzierung bereits vorher stattgefunden haben muß; es gibt nach MORGAN zwei Arten von beflügelten Weibchen, von denen die eine Art nur große (weibchenliefernde) Eier, die andere dagegen nur die kleinen (sich zu Männchen entwickelnden) Eier ablegt.

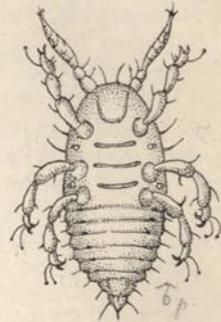
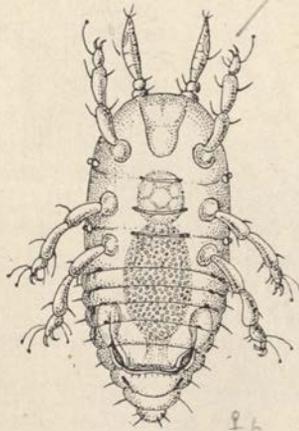
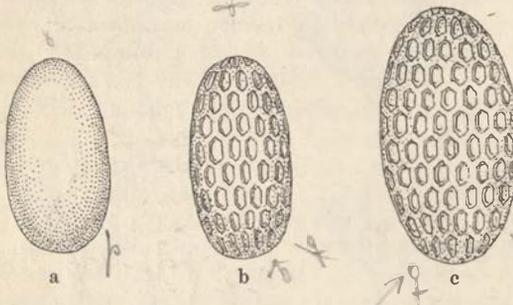


Fig. 110. Ein parthenogenetisch vom beflügelten Individuum gezeugtes befruchtungsbedürftiges Weibchen von *Phylloxera vastatrix*. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

Fig. 111. Ein ebenso gezeugtes Männchen von *Phylloxera vastatrix*. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

Aus den von beflügelten Weibchen abgelegten Eiern entwickelt sich also eine sexuelle Generation. Fig. 110 stellt ein Weibchen, Fig. 111 ein Männchen dieser Generation dar. Der Unterschied in der Größe und anderen morphologischen äußeren Merkmalen ergibt sich sofort aus dem Vergleich der beiden Individuen. Diese Generation ist wieder flügellos; der Verdauungsapparat ist rückgebildet,

die Individuen nehmen überhaupt keine Nahrung auf. Der Geschlechtsapparat ist ebenfalls stark reduziert, in dem Ovarium wird nur ein einziges, aber befruchtungsbedürftiges Ei erzeugt. Nach der Befruchtung kriecht das Weibchen unter die Rinde der Weinrebe hinein, legt dort das Ei ab und stirbt bald darauf. Dieses befruchtete Ei hat den Charakter eines Wintereies (Fig. 112) und führt ein latentes Leben den ganzen Winter hindurch, bis es im Frühjahr wieder zum Leben erwacht. Das daraus ausschlüpfende Weibchen, welches die Stammutter darstellt (Fig. 113 u. 114) unterscheidet sich wie bereits erwähnt von anderen Generationen durch sein sehr stark entwickeltes Ovarium und durch große Fruchtbarkeit; wir haben also den ganzen Entwicklungszyklus geschildert<sup>1)</sup>.

In den Zeugungszyklen, sowohl denen mit parthenogenetischer Entwicklung als auch denen, bei welchen die Befruchtung entwicklungs-erregend wirkt, hat der Befruchtungsakt die Bedeutung eines die Er-

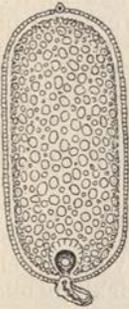


Fig. 112.

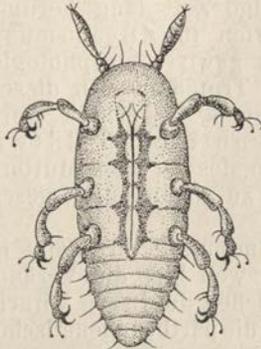


Fig. 113.

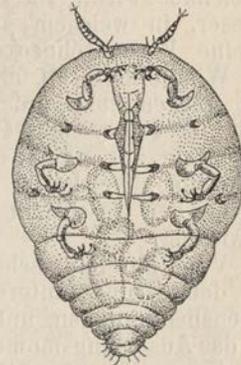


Fig. 114.

Fig. 112. Ein Winterei von *Phylloxera vastatrix*. Oben Micropyle, unten ein zum Befestigen des Eies dienender Stiel. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

Fig. 113. Stammutter von *Phylloxera vastatrix*, jugendliches Individuum nach dem Ausschlüpfen aus dem Winterei. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

Fig. 114. Stammutter von *Phylloxera vastatrix*, ausgewachsenes Individuum. Nach BALBIANI aus HENNEGUY (15).

höhung der Fruchtbarkeit der Tiere veranlassenden Momentes. Die Befruchtung hat die Bedeutung des Faktors, welcher ein durch Sterilität verursachtes Aussterben der Art verhindert. Diese Bedeutung der sexuellen Erscheinungen haben wir nicht nur bei den sich parthenogenetisch entwickelnden, sondern auch bei den sich vegetativ fortpflanzenden Tieren kennen gelernt, was bereits in einem der ersten Kapitel der Zeugungsphysiologie erwähnt wurde. Den letzten Typus der Parthenogenese bildet die larvale Parthenogenese oder Pädogenese (WAGNER und v. BAEHR, 37, 38) oder Progenese (GIARD, 11). So bezeichnet man die Erscheinung der vorzeitigen

1) Bei verschiedenen Aphidenarten sind selbstverständlich die Modifikationen des hier geschilderten Fortpflanzungszyklus sehr wesentlich. Ich werde jedoch darauf nicht näher eingehen. In der Insektenmonographie von HENNEGUY, in der neuesten Arbeit von T. H. MORGAN sind mehrere solche Fortpflanzungszyklen beschrieben.

Reifung des Geschlechtsapparates, so daß er schon im larvalen Stadium zur Parthenogenese fähige Eier produziert. Es ist einleuchtend, daß die Bezeichnung „Pädogenese“ vielleicht deshalb nicht als ganz exakt gelten kann, da es in vielen Fällen nicht ganz leicht ist zu unterscheiden, ob wir es in der Tat mit einem larvalen oder gewissermaßen rückgebildeten Organismus zu tun haben. So können z. B. die flügellosen Generationen der Aphiden als larvale Stadien der beflügelten Generationen aufgefaßt werden, und in diesem Falle müßte man auch bei Aphiden von Pädogenese sprechen, wie es in der Tat manche Autoren (GIARD) tun. Die Pädogenese ist zum ersten Male von N. WAGNER (37) im Jahre 1862 bei den Gallmücken (Cecidomyidae) beschrieben worden.

Einen klassischen Fall von Pädogenese stellt z. B. die Entwicklung mancher parasitischer Trematoden dar. Ein ähnlicher Entwicklungszyklus wurde von LEUCKART bei Fascioliden beschrieben. Aus dem befruchteten Ei bildet sich hier die Larve, welche als Miracidium bezeichnet wird. Im Larvenstadium gelangen diese Tiere aus dem Wasser, in welchem sie einige Zeit lang herumgeschwommen sind, in eine Wasserschnecke, werfen im Organismus des neuen Wirtes das Wimperkleid ab, erfahren gewisse morphologische Veränderungen und werden zu Sporocyten. Trotzdem nun diese ihrer Organisation nach als embryonale Organismen betrachtet werden müssen, enthalten sie zur parthenogenetischen Entwicklung befähigte Keimzellen, welche im Innern des larvalen Mutterorganismus sich zu Larven der Geschlechtstiere, zu sogenannten geschwänzten Cercarien entwickeln.

Vom physiologischen Standpunkte erscheint mir dieser Vorgang aus dem Grunde interessant, weil hier die Veränderung der äußeren Lebensbedingungen, unter welchen die Larve Miracidium vorher gelebt hat, das Auslösungsmoment für die parthenogenetische Entwicklung bildet. Die Keimzellen des Miracidiums verbleiben so lange inaktiv, als das Miracidium im Wasser lebt. Nachdem jedoch wieder das parasitische Leben begonnen hat, wird die Bildungspotenz der Keimzellen in der Larve aktiviert, und es beginnt die Parthenogenese, resp. die Pädogenese.

Die Pädogenese wurde bei mehreren Insektenarten beschrieben, die betreffende Literatur findet man bei HENNEGUY zusammengestellt. Wie bereits erwähnt, wurde die Erscheinung der Pädogenese zum ersten Male eben bei Insekten festgestellt. WAGNER hat nämlich nachgewiesen, daß im Innern der Gallmückenlarven noch vor Abschluß ihrer vegetativen Entwicklung die neuen Larven parthenogenetisch entstehen. Nach den Untersuchungen von GRIMM (14) und A. SCHNEIDER sind die Larven der Mücke *Chironomus Grimmi* befähigt, Eier abzulegen, welche sich ohne Befruchtung entwickeln können. Da den völlig entwickelten Insekten dieser Art ebenfalls die Eigenschaft zukommt, sich parthenogenetisch zu entwickeln, so erscheint die Ansicht von HENNEGUY (15) berechtigt, daß *Chironomus Grimmi* den Uebergang von der normalen Parthenogenese zu Pädogenese bildet.

Die physiologischen Momente, welche die Anregung zur natürlichen Parthenogenese bilden, sind bisher bei den Tieren nicht erforscht. Auf das Problem der Entwicklungserregung werde ich in

einem der nächsten Kapitel näher eingehen. An dieser Stelle genügt die Bemerkung, daß nach der Ansicht der meisten Forscher das parthenogenetische Ei sich von dem befruchtungsbedürftigen dadurch unterscheidet, daß das erstere sich selbst diejenigen Momente zu schaffen vermag, welche bei der Entwicklungserregung als wesentlich betrachtet werden und welche dem befruchtungsbedürftigen erst durch das Spermatozoon beigebracht werden müssen. Wenn man also die Ansicht vertritt, daß sich das entwicklungsbedürftige Ei erst entwickeln kann, nachdem es durch das aktive Centrosom des Samenfadens ergänzt wird, so nimmt man an, daß das parthenogenetische Ei ein aktives Centrosom „von Haus aus“ besitzt. Faßt man den Befruchtungsvorgang als katalytischen Prozeß auf, so wird gleichzeitig angenommen, daß das Ei die katalytische Substanz hier selbst zu produzieren vermag. Näheres darüber werden wir weiter unten anführen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß dies eigentlich keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung der Tatsachen ist.

### Anhang. Parthenogenese bei Pflanzen.

Anhangsweise möchte ich hier noch über die Parthenogenese bei Pflanzen berichten. Eine ausgezeichnete Zusammenstellung der ganzen diesbezüglichen Literatur ist von WINKLER (48) veröffentlicht worden; indem ich mich hier nur auf die wichtigsten Punkte beschränke, verweise ich im übrigen auf diese Arbeit. Es muß hier gleich am Eingang hervorgehoben werden, daß unter den Botanikern keineswegs Einigkeit darüber herrscht, welche Fortpflanzungsart bei den Pflanzen eigentlich als Parthenogenese bezeichnet werden kann. Der ganze Streit gipfelt nämlich darin, daß die Autoren nicht darüber einig sind, was das Kriterium der Keimzelle bildet. Ein ansehnlicher Teil der Botaniker ist der Meinung, daß man als Keimzelle nur jenes Element bezeichnen soll, dessen Kern eine reduzierte Chromosomenzahl enthält, und diese Anschauung vertreten JUEL, MURBECK, GUÉRIN, STRASBURGER u. a. Finden wir dagegen in der Zelle, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet, eine unreduzierte Anzahl von Chromosomen (ist sie also diploid-chromosomig), so hat diese Fortpflanzungsweise nach den genannten Autoren mit der Parthenogenese nichts zu tun, man soll diese Erscheinung vielmehr als eine Art der vegetativen Fortpflanzung auffassen; sie wird von STRASBURGER als Apogamie bezeichnet. „Streng genommen — sagt STRASBURGER (33, p. 113) — würde somit der aus einem apogamen ‚Ei‘ sich entwickelnde ‚Keim‘ auch nur einen Adventivkeim darstellen, und der Vorgang ließe sich als oogame Apogamie bezeichnen.“ Auch in seiner neueren Arbeit über Apogamie bei *Marsilia* hält STRASBURGER an seinen früher ausgesprochenen Ansichten fest. „Indem ich diesen neuen Fall den apogamen Vorgängen anreihe, bleibe ich nur den Prinzipien treu, die mich auch in meiner Alchimille-Arbeit geleitet haben und die mich veranlassen, den Schwerpunkt der Erscheinung in die ausbleibende Reduktion der Chromosomenzahl zu verlegen“ (STRASBURGER, 34, p. 163). Eine ganz entgegengesetzte Meinung vertritt H. WINKLER. Dieser Forscher führt in seiner Arbeit Argumente an, welche beweisen sollen, daß das diploide Ei einer somatischen Sporophytenzelle nicht gleichwertig ist. So hebt er z. B. hervor, daß aus der diploiden Eizelle ein männliches

Individuum hervorgehen kann. „Wäre nun die diploide Eizelle einer beliebigen Körperzelle gleichwertig, so könnte das nicht der Fall sein, da dann das Tochterindividuum dasselbe Geschlecht wie die Mutterpflanze haben müßte.“ Ferner bringt WINKLER Argumente vor, daß der diploiden Eizelle der Keimzellecharakter zukommt.

Auf Grund dieser Argumente kommt WINKLER (48) zu dem Schluß, daß haploide und diploide Keimzellen vollkommen gleichwertig sind.

Es ist einleuchtend, daß die von OVERTON (27), STRASBURGER u. a. vertretene Anschauung eine Einengung des Parthenogenesebegriffes zur Konsequenz haben muß. WINKLER glaubt dagegen, daß bedeutend mehr Fortpflanzungsfälle als Parthenogenese qualifiziert werden sollten. Während also die ersteren behaupten, daß man von der Parthenogenese nur dort sprechen darf, wo die Entwicklung ohne Befruchtung des haploid-chromosomigen Eies beginnt, läßt letzterer auch noch solche Fälle als Parthenogenese gelten, in denen das diploid-chromosomige Ei den Ausgangspunkt für die Entwicklung bildet. Ich bin weit davon entfernt, mich auf das Gebiet der Botanik einzulassen und über dieses Problem zu entscheiden. In der Tierwelt, wo allerdings die vegetative Fortpflanzung lange nicht so weit wie bei den Pflanzen verbreitet ist, werden die Fälle der Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei, mag ihr Kern reduziert oder nur teilweise reduziert sein, oder auch überhaupt keine Reduktion erfahren haben, stets als Parthenogenese bezeichnet. Damit ist jedoch noch nicht gesagt, daß im Pflanzenreich, in welchem die Zeugungsverhältnisse doch in vielen Punkten differieren, dasselbe der Fall sein muß.

Die Anzahl jener Fälle, welche sensu stricto von allen Botanikern als Parthenogenese (von WINKLER als generative Parthenogenese) bezeichnet werden, ist in der Pflanzenwelt nicht besonders groß. Die Angaben von NATHANSOHN (25), nach welchen die Parthenogenese bei manchen *Marsilia*-Arten durch Temperaturveränderungen hervorgerufen werden kann, haben sich sodann im Lichte der Forschungen von STRASBURGER als unrichtig erwiesen. Die konstante Parthenogenese scheint aller Wahrscheinlichkeit nach bei *Spirogyra mirabilis* vorzukommen. Die bei *Spirogyra groenlandica* vorkommende Fortpflanzung trägt wieder den Charakter fakultativer resp. exzeptioneller Parthenogenese. In der Regel hat man hier mit der sexuellen Fortpflanzung zu tun, es können jedoch die Sporen auch parthenogenetisch erzeugt werden. Durch den Einfluß äußerer Momente ist es KLEBS (16) gelungen, an *Spirogyra inflata* und *varians* ebenfalls Parthenogenese zu veranlassen, und BRAUN (6) stellte schon im Jahre 1857 fest, daß bei *Chara crinita* die parthenogenetische Entwicklung stattfindet. Längere Zeit waren jedoch die Kernverhältnisse nicht genauer erforscht, man wußte demnach auch nicht, ob hier echte Parthenogenese vorliegt. Erst aus der neueren Arbeit von STRASBURGER geht hervor, daß die Chromosomenanzahl in dem Ei reduziert ist, daß wir es also mit Parthenogenese (generativer Parthenogenese WINKLERS) zu tun haben.

Außer diesen von allen Autoren als Parthenogenese anerkannten Fällen gibt es bei den Pflanzen, wie oben erwähnt, noch solche Fortpflanzungstypen, bei welchen den Ausgangspunkt der Entwicklung das Ei mit unreduzierter Chromosomenzahl bildet. Diese Fortpflanzungsform, welche von vielen Autoren als vegetativ bezeichnet

wird, nennt WINKLER somatische Parthenogenese. Sie tritt bedeutend häufiger als die echte generative Parthenogenese auf. Sie wurde bei *Athyrium Filix femina*, *Scolopendrium vulgare*, *Marsilia Drumondii* beobachtet. Bei der letzterwähnten Pflanze wurde sie neuerdings von STRASBURGER sehr genau cytologisch untersucht.

Bei Phanerogamen wurde die somatische Parthenogenese bei *Antennaria* (JUEL), bei *Alchimilla* (MURBECKE, STRASBURGER) beschrieben. Besonders interessant sind die Beobachtungen, welche an der Ranunculaceen-Gattung *Thalictrum* von OVERTON gemacht wurden. Aus den Forschungen dieses Autors folgt, daß diese Pflanze zwei Eierarten produziert, deren eine zur parthenogenetischen, die andere dagegen zur sexuellen Entwicklung befähigt ist. Auch bei den Compositen *Taraxacum* und *Hieracium* wurden Studien über Parthenogenese gemacht. WINKLER (47) hat neuerdings bei der Thymeläacee *Wikstroemia indica* durch Kastrationsversuche festgestellt, daß die Fruchtbildung hier ohne Mitwirkung des männlichen Elementes erfolgen kann.

Von den Botanikern wurde ebenfalls die Frage nach den Auslöschungsmomenten der Parthenogenese<sup>1)</sup> öfters erörtert. Es wurde von mehreren Autoren hervorgehoben, daß die Aenderungen lokaler Ernährungsbedingungen, welche das Ei betreffen, als Entwicklungsreiz aufzufassen sind. Diese Ansicht vertritt z. B. STRASBURGER und motiviert sie damit, daß in den daraus entstandenen Samen die Zellen stark gefüllt sind. Dieses Nährmaterial wird nicht ausgenützt, da die sexuelle Keimerzeugung unterbleibt und die Ansammlung des Nährmaterials die Anregung zur lokalen vegetativen Entwicklung gibt. Die meisten Fälle dieser Fortpflanzungsart sind als vegetative Fortpflanzung aufzufassen. Eine andere Anschauung, und zwar die von OVERTON, geht dahin, daß die Entwicklung in solchen Fällen auf Aenderungen in dem physikalischen Zustande der Eiumgebung zurückgeführt werden muß. Dieser Autor hat nämlich vor der Entwicklung bei *Thalictrum purpurascens* in der Hülle des Eies gewisse Veränderungen festgestellt und vermutet, daß sie wieder osmotische Bedingungen des Eies zur Folge haben.

Eine eingehende Würdigung aller dieser Erklärungen, sowie der gegen dieselben erhobenen Einwände findet man in WINKLERS Arbeit (vgl. 48, p. 126 ff.).

#### Literatur.

(Kapitel IV G. und H. Vorbereitung des Eies zum Entwicklungsprozeß, natürliche Parthenogenese.

1. **Barfurth, D.**, Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895).
2. **Barthélemy, L.**, Etudes et considérations générales sur la parthénogenèse. Ann. Sc. natur. Zool., Sér. 4 T. 12 (1859).
3. **Blochmann, F.**, Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb., Bd. 12 (1887).
4. **Boveri, Th.**, Polarität der Oocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).
- 4a. **Brandt, J., und Ratzenburg**, Medizinische Zoologie oder getreue Darstellung und Beschreibung der Tiere, Berlin 1829.

1) Es handelt sich hier nicht um echte generative, sondern die von WINKLER als somatische Parthenogenese bezeichnete Fortpflanzungsform.

5. **Brauer, A.**, Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43 (1893).
6. **Braun, A.**, Ueber Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. K. Akad. zu Berlin, phys. Kl., 1856.
7. **Delage, Y.**, Études expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogenèse expérimentale. Arch. de Zool. expér., T. 9 (1909).
8. **Dickel, F.**, Das Prinzip der Geschlechtsbildung, Darmstadt 1898.
9. — Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat. Pflügers. Arch., Bd. 95 (1903).
10. **Dzierzon, J.**, Noch etwas über die Befruchtung der Königin. Eichst. Bienen.-Ztg., Bd. 1 (1845).
11. — Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen. Ebenda, 1846.
12. **Garbowski, T.**, Parthenogenese bei *Porthesia*. Zool. Anz., Bd. 27 (1904).
13. **Giard, A.**, Sur la progénèse. Bull. sc. de la France et de la Belgique, T. 18 (1887).
14. **Grimm, O.**, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer *Chironomus*-Larve und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei. Mem. Ac. Imp. S. Pétersb., Sér. 7 T. 15 (1870).
15. **Henneguy, F.**, Les Insectes, Paris 1904.
16. **Klebs, G.**, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena 1896.
17. **v. Lenhossék, M.**, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen, Jena 1903.
18. **Leuckart, R.**, Bericht über Zergliederung einer unbefruchtet ein- und durchgewinterten Bienenkönigin. Eichstädt. Bienen-Ztg., Bd. 11 (1855).
19. — Sur l'arrhénotokie et la parthénogenèse des abeilles et des autres Hyménoptères qui vivent en société. Bull. Acad. Roy. Bruxelles, Sér. 2 T. 12 (1857).
20. **Loeb, J.**, Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (*Asterias Forbesii*) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Arch. f. ges. Phys., Bd. 93 (1902).
21. — and **Levits, W. H.**, On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of the Sea-urchins by Potassium-cyanide. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1902).
22. **Maillet, E.**, Leçons sur le ver à soie du mûrier, Montpellier 1885.
23. **Maupas, E.**, Modes et formes de reproduction des Nématodes. Arch. de Zool. expér., Sér. 3 T. 8 (1901).
24. **Morgan, J. H.**, A biological and cytological study of sex determination in *Phylloxera* and *Aphids*. Journ. of exper. Zool., Vol. 7 (1909).
25. **Nathansohn, A.**, Ueber Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. Bot. Ges., Bd. 18 (1900).
26. **Nussbaum, M.**, Parthenogenese bei den Schmetterlingen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 58 (1898).
27. **Overton, J.**, Ueber Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 22 (1904).
28. **Petrunkewitsch, A.**, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienennei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 14 (1901).
29. — Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnennei. Ebenda, Bd. 17 (1902).
30. **Schaxel, J.**, Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 76 (1911).
31. **Shull, A. F.**, Studies in the life cycle of *Hydatina senta*. III. Internal factors influencing the proportion of male producers. Journ. of exper. Zool., Vol. 12 (1912).
32. **Siebold, C.**, Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Tiere, Leipzig 1856.
33. **Strasburger, E.**, Die Apogamie der *Eualchmillen* und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41 (1904).
34. — Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97 (1907).
35. **Tichomiroff, A.**, Die künstliche Parthenogenesis bei Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1886.
36. — Nochmals über Parthenogenesis bei *Bombyx mori*. Zool. Anz., Jahrg. 11 (1888).
- 36a. **Verson, A.**, Ueber Parthenogenesis bei *Bombyx mori*. Zool. Anz., Jahrg. 10 (1888).
37. **Wagner, N.**, Spontane Fortpflanzung bei Insektenlarven. Denkschr. d. K. Kasan-schen Univ., 1862.
38. — Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insektenlarven. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 13 (1863).
39. **Weismann, A.**, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. I. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 27 (1876).
40. — Dasselbe. II—IV. Ebenda, Bd. 28 (1877).

41. **Wetsmann, A.**, Dasselbe. VI u. VII. *Ebenda*, Bd. 33 (1880).
42. — *Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern*. *Zool. Anz.*, Jahrg. 9 (1886).
43. — *Ueber die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung*, Jena, Fischer, 1887.
44. — *Ueber die Parthenogenese der Bienen*. *Anat. Anz.*, Bd. 21 (1900).
45. — *und Ishikawa, Ch.*, *Ueber die Bildung der Richtungskörper in tierischen Eiern*. *Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg*, Bd. 3 (1887).
46. **Wilson, E. B.**, *Experiments on cleavage and localisation in the Nemertine-egg*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 16 (1903).
47. **Winkler, H.**, *Ueber Parthenogenesis bei Wikstroemia indica*. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 22 (1904).
48. — *Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche*. *Progr. rei botan.* Bd. 2 (1908).

## I. Physiologie der Besamungs- und Begattungsvorgänge.

### 1. Die Ursachen für die Annäherung der Geschlechtselemente vor der Befruchtung.

Wir haben bereits oben gesehen, daß die Aktivierung der Entwicklungspotenz des Eies erst durch den Befruchtungsprozeß, d. h. durch Kopulation des Eies mit dem Spermatozoon zustande kommt. Es ist selbstverständlich, daß die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente sich dazu begegnen müssen und dieser Vorgang wird als Besamung bezeichnet. Die Besamung ist also von der Befruchtung zu unterscheiden, da bei diesem Prozeß die Verschmelzung beider Geschlechtszellen stattfindet. Bekanntlich unterscheidet man in der Biologie eine „äußere“ und eine „innere“ Befruchtung, je nachdem sich die Kopulation der sexuellen Elemente außerhalb des mütterlichen Organismus oder in den weiblichen Geschlechtswegen vollzieht.

Bei der äußeren Befruchtung werden die Eier und Spermatozoen nach außen, gewöhnlich in ein flüssiges Medium entleert, wo die Spermatozoen dank ihrer Bewegungsfähigkeit den weiblichen Geschlechtselementen begegnen und mit ihnen kopulieren. Es drängt sich bei der Erwägung dieses Vorganges die Frage auf, welche Momente die Annäherung der Geschlechtselemente fördern. Bei vielen Tierklassen ist der ganze Prozeß schon dadurch erleichtert, daß die die Geschlechtselemente produzierenden Tiere in der Periode der Sexualreife sich einander nähern, so daß Weibchen und Männchen ihre Geschlechtselemente in verhältnismäßig geringer Entfernung voneinander entleeren. Es ist in der Biologie allgemein bekannt, daß die Tiere, bei denen auch äußere Befruchtung stattfindet, in der Saison starker Sexualerregung miteinander kopulieren (Frösche), so daß die Eier direkt mit dem entleerten Sperma begossen werden. Das ist aber lange nicht bei allen Tierklassen der Fall. Bei vielen Arten erfolgt die Entleerung der Geschlechtszellen von den Geschlechtsindividuen ganz unabhängig voneinander, so daß die Geschlechtselemente sich erst einander nähern müssen, wenn die Befruchtung stattfinden soll. Aber auch bei Tieren mit äußerer Befruchtung und gleichzeitiger Kopulationserscheinung muß man doch nach Momenten fragen, welche das Zusammentreffen der Eier mit den Spermatozoen erleichtern. Wahrscheinlich müssen solche Faktoren auch in den Fällen von innerer Befruchtung wirken, denn in Anbetracht der kleinen Dimensionen der Geschlechtszellen ist die Begegnung der Sexual-

elemente in den weiblichen Geschlechtselementen noch nicht ohne weiteres verständlich.

Die Faktoren, welche jene Annäherung der Spermatozoen an die Eier bewirken, müssen unzweifelhaft mit den physiologischen Eigenschaften der Geschlechtszellen in Zusammenhang stehen. Die betreffenden Forschungsergebnisse habe ich bereits oben (vgl. p. 585—591) dargestellt. In Betracht kommen nämlich bewegungsrichtend wirkende Momente; wir denken hier an Rheotropismus, thigmotaktische und chemotaktische Eigenschaften der Spermatozoen und die sekretorischen Eigentümlichkeiten der Eier resp. bestimmter Schleimhautpartien der weiblichen Geschlechtswege. Ich muß aber auch hier noch einmal betonen, daß bisher am tierischen Material nicht positiv nachgewiesen wurde, daß diese kausalen Momente in der Tat in der Annäherung der Geschlechtszellen bei dem Zeugungsakt entscheidend sind. Das Problem ist also bisher noch nicht entschieden; es unterliegt aber keinem Zweifel, daß die Lösung dieser Frage durch das Studium der physiologischen Eigenschaften der Geschlechtszellen zu erwarten ist.

## 2. Begattung im Tierreiche.

Dieser Prozeß findet in den meisten Tiergruppen statt als ein Vorgang, welcher dem Befruchtungsprozeß vorhergeht. Die Begattung beruht auf vorübergehender Vereinigung zweier Individuen von verschiedenem Geschlechte, welche die Besamung der Eier bezweckt. Während oder am Ende des Begattungsprozesses werden also die Geschlechtselemente von den sich begattenden Organismen entleert und es wird dadurch die Besamung der Eier, d. i. die Annäherung der Spermatozoen zu den weiblichen Sexualzellen eingeleitet. In der Regel befinden sich also die Geschlechtsorgane der sich begattenden Partner bereits in reifem Zustand. Wir werden aber noch sehen, daß bei gewissen Tierarten die Begattung schon früher beginnt und sehr lange dauert, so daß sich während des Begattungsprozesses die Reifung der Geschlechtsprodukte vollzieht.

Begattungserscheinungen lassen sich bei sämtlichen Tierklassen konstatieren, bei denen innere Befruchtung stattfindet, sie kommt aber auch sehr oft bei Typen mit äußerer Befruchtung vor. Wir wollen im nachfolgenden die einzelnen Tierklassen und Gruppen in dieser Beziehung besprechen, wobei wir uns selbstverständlich nur auf die wichtigsten Punkte beschränken werden.

### a) Protozoen.

Die bei den Protozoen beobachteten Befruchtungsvorgänge können, wie aus der Zoologie bekannt ist, entweder auf Kopulation oder auf Konjugation beruhen. DOFLEIN (25) charakterisiert den Unterschied zwischen diesen beiden Erscheinungen folgendermaßen: „Tritt bei der Befruchtung eine vollständige Verschmelzung der beiden beteiligten Individuen ein, so nennen wir den Vorgang Kopulation. Als Konjugation bezeichnen wir dagegen die vorübergehende Vereinigung zweier Individuen, welche bei dieser Gelegenheit Kernsubstanzen untereinander austauschen.“ (DOFLEIN, 25, p. 172.) Nun drängt sich die Frage auf, ob bei den Protozoen ein Prozeß stattfindet, welcher sich mit der Begattungserscheinung der höheren Tiere

analysieren ließe. DOFLEIN ist der Ansicht, daß die Phase der Annäherung der Protistenindividuen vor dem Befruchtungprozeß der Begattung der Metazoen entspricht. Ich glaube, daß diese Behauptung nur in speziellen Fällen begründet ist. Man darf nämlich den Unterschied zwischen der Besamung und Begattung nicht vergessen. Nähern sich solche Elemente einander, welche als Geschlechtszellen fungieren, welche also sich gegenseitig befruchten, so darf man nicht von Begattung, sondern von Besamung sprechen. Diese Elemente sind nämlich zu dieser Zeit mit den Sexualelementen der Metazoen gleichwertig. Auch in allen jenen Fällen, wo speziell angepaßte Elemente, die von protozoalen Individuen differenziert worden sind, sich miteinander vereinigen, kann von einem der Begattung analogen Vorgange nicht die Rede sein, sondern man hat vor sich den Prozeß der Besamung. Vereinigen sich dagegen zwei Individuen miteinander, die im Begriffe sind, ihre spezialisierten Sexualzellen auszubilden, die sodann miteinander kopulieren — so steht ein solcher Vorgang der Begattung bei Metazoen am nächsten. Als ein gewissermaßen analoger Fall kann z. B. der Geschlechtsvorgang vom *Coccidium Adelea ovata* gelten, der aus den Arbeiten von SIEDLECKI (104) bekannt ist. Fig. 115—119 stellen

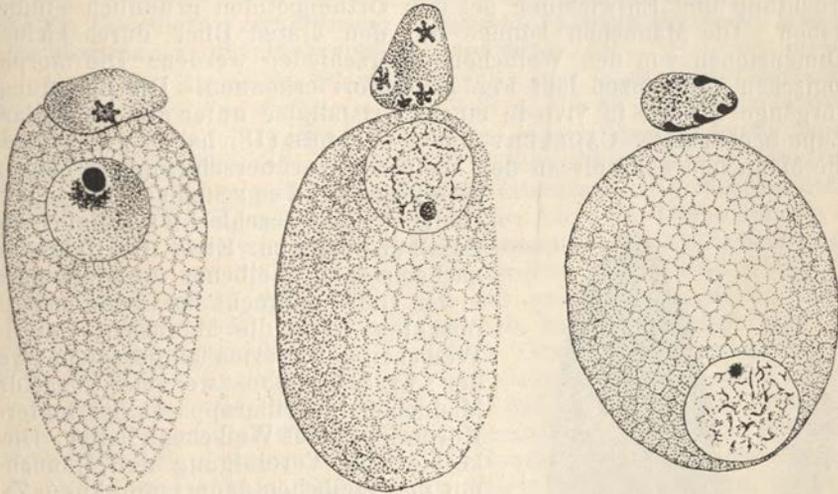


Fig. 115.

Fig. 116.

Fig. 117.

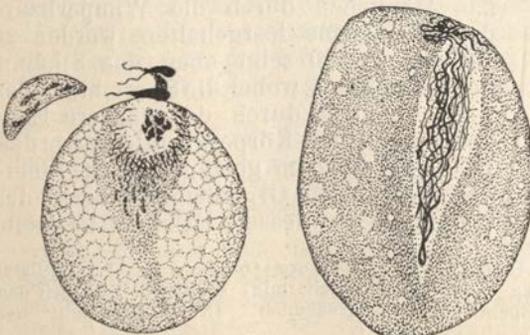


Fig. 118.

Fig. 119.

Fig. 115—119. Geschlechtsverhältnisse bei *Adelea ovata*. Fig. 115. Oben Mikrogametocyt, unten Makrogametocyt. Fig. 116 u. 117. Zwei aufeinander folgende Stadien der Ausbildung der Mikrogameten im Mikrogametocyt. Fig. 118. Vier Mikrogameten im reifen Zustande. Einer von ihnen ist in einen in Reifung begriffenen Mikrogametocytan eingedrungen. Links oben Restkörper des Mikrogametocytan. Fig. 119. Befruchtungsstadium. (Nach M. SIEDLECKI, 104.)

eben den Prozeß dar, welcher sich noch am besten mit dem Begattungsvorgang vergleichen ließe. Wir sehen hier die beiden Individuen miteinander vereinigt. Es ist aber hier zu beachten, daß auch diesen Elementen nicht der Wert des ganzen Individuums zukommt, sondern daß es bereits geschlechtlich differenzierte Wesen sind, die als Makro- und Mikrogametocyten bezeichnet werden. Immerhin sind sie noch nicht mit den Geschlechtselementen der Metazoen gleichwertig. In Fig. 116 sehen wir die weiteren Umbildungen des Mikrogametocyten. Fig. 117 läßt schon 4 Mikrogameten erkennen, die sich in späterem Stadium (Fig. 118) weiter differenziert haben. Auch der Makrogametocyt hat seine Struktur, besonders im Kern, verändert (Fig. 118), so daß hier auch gründliche Umwandlungen stattgefunden haben, bevor der Befruchtungsprozeß beginnt (Fig. 119 u. 120).

Aber auch in solchen Fällen ist die Analogie mit den Begattungserscheinungen der Metazoen recht locker.

#### b) Planuloidea.

Was die Klasse der Planuloiden betrifft, so finden wir bezüglich der Begattungserscheinungen die Literaturangaben in der vorzüglichen Arbeit von M. CAULLERY und A. LAVALLÉE (18), welche die Befruchtung und Entwicklung bei den Orthonectiden gründlich studiert haben. Die Männchen können auf den ersten Blick durch kleinere Dimensionen von den Weibchen unterschieden werden. Die morphologischen Differenzen läßt Fig. 120 sofort erkennen. Die Begattungsvorgänge wurden in vivo in einem Kristallglas unter der binokularen Lupe beobachtet. CAULLERY und LAVALLÉE (18) haben gesehen, daß die Männchen sehr oft an den Weibchen vorüberschwimmen, ohne zu

kopulieren; und es scheint ein Zusammentreffen beider Geschlechter lediglich vom Zufall abzuhängen. Etwa 10—15 Minuten nachdem man Weibchen und Männchen in ein Gefäß gebracht hat, kann man beobachten, daß die Männchen von den Weibchen gewissermaßen geschleppt werden: oft sieht man zwei oder sogar drei Männchen im Ciliarapparat der hinteren Körperhälfte des Weibchens haften. Diese körperliche Vereinigung der Männchen mit den Weibchen dauert nur kurze Zeit, ist nie sehr intim und es scheint das Männchen durch die Wimperhaare des Weibchens festgehalten worden zu sein. Fig. 120 zeigt eben das Stadium der Kopulation, wobei die Spermatozoiden wahrscheinlich durch das vordere Ende des männlichen Körpers entleert werden. Die Spermatozoen gelangen in das Innere des weiblichen Organismus durch den Genitalporus, dessen Existenz im weib-

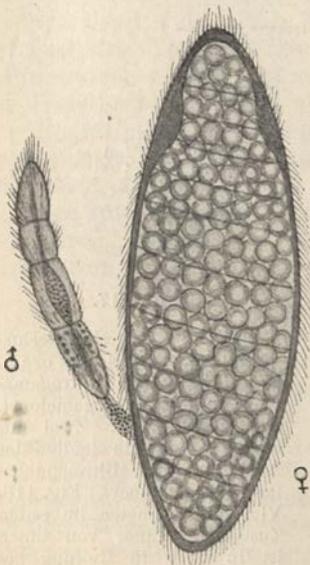


Fig. 120. Kopulation des Orthonectiden *Rhopalura Ophiocoma*. Im mittleren Teil des Männchens ist der Hoden (punktiert, spindelförmig) sichtbar. Zwischen dem Männchen und Weibchen sind Spermatozoen wahrnehmbar. (Nach CAULLERY und LAVALLÉE, 18.)

lichen Körper der Orthonectiden von CAULLERY und MESNIL (19) festgestellt worden ist.

#### c) Pflanzentiere (Coelenterata).

Bei den Cölenteraten brauchen wir uns nicht aufzuhalten, da bei diesen Tieren keine Begattung stattfindet. Die Geschlechtselemente werden in das umgebende Medium entleert und hier findet die Besamung und Befruchtung statt. Ich möchte hier nur bemerken, daß bei manchen Gruppen der Cölenteraten (Spongien) die Besamung sich innerhalb des mütterlichen Organismus vollzieht. Die hier eingedrungenen Spermatozoen regen die Eier zur Entwicklung an, welche ihre ersten Phasen im Mesenchym des mütterlichen Körpers durchlaufen. Auch bei den Anthozoen vollzieht sich die Besamung, Befruchtung und die Entwicklung bis zum Larvenstadium im mütterlichen Körper. In anderen Cölenteratengruppen findet die Besamung oft weit vom elterlichen Körper statt, so daß auch die Entwicklung gleich von allem Anfang an ganz unabhängig von der Mutter verläuft.

#### d) Würmer (Vermes).

Im Würmerstamm herrscht eine große Mannigfaltigkeit in bezug auf die Geschlechtsverhältnisse, es müssen also die einzelnen Klassen und Ordnungen einzeln besprochen werden.

α) In der Klasse der **Plathelminthen** sind zuerst die Geschlechtsverhältnisse in der Ordnung der Strudelwürmer (Turbellarien) beachtenswert. v. GRAFF (42) gibt in seinem monumentalen monographischen Werke eine gründliche Beschreibung dieses Vorganges mit der Besprechung der betreffenden Literatur. Die Strudelwürmer sind bekanntlich Hermaphroditen. In der Acölen-Unterordnung der Turbellarien haben wir es mit dem sogenannten protandrischen Hermaphroditismus zu tun, welcher darin besteht, daß die männliche Geschlechtsreife nicht gleichzeitig mit der weiblichen desselben Individuums eintritt: die Individuen werden zuerst männlich und erst später weiblich geschlechtsreif. Diese Tatsache ist von großer Bedeutung schon aus dem Grunde, weil dadurch die Selbstbefruchtung ausgeschlossen ist. v. GRAFF gibt an, daß männlich reife Individuen sich wahrscheinlich ältere Genossen aussuchen, bei welchen die weibliche Reife schon herannaht, „um ihr Sperma vermittelt des Penis in die Bursa seminalis der letzteren zu übertragen, und harren, nachdem sie aktiv dem Begattungstriebe gefrönt haben, jüngerer Artgenossen, um diesen als passive Weibchen zu dienen. Manche werden entweder das aktive oder das passive Stadium unausgenützt vorübergehen lassen und die überhaupt nicht zur Begattung kommenden werden aus dem Stande der Junggesellen allmählich in jenen der Jungfrauen übergehen“.

Den Prozeß der Begattung selbst hat GARDINER (36) beschrieben. Dieser Autor gibt an, daß bei *Polychoerus caudatus* das als männliches Individuum funktionierende dem anderen Hermaphroditen auf den Rücken kriecht und es mit dem Mundstücke der Bursa seminalis verwundet und auf diese verletzte Integumentstelle das Sperma ergießt. Die Spermatozoen sollen durch das Parenchym des Gewebes zu den Eiern wandern. Diese Angabe hält v. GRAFF für unwahrscheinlich und vermutet, auf Grund seiner genauen Studien der Struktur

der Geschlechtsorgane, daß die Begattung sich durch Uebertragung des Spermas vermittelst des Penis des einen Individuums in die Bursa seminalis des anderen vollzieht.

Bei den Rhabdocöliiden der Strudelwürmer findet sowohl die gegenseitige als auch die Selbstbegattung statt. Die erstere wurde bei mehreren Familien der Rhabdocöliiden von verschiedenen Autoren untersucht. Wie FUHRMANN (35) und BRINKMANN (13) gezeigt haben, nehmen die kopulierenden Tiere entweder eine in einem schiefen Winkel gekreuzte (Fig. 121 A) oder wenn die Begattung unter der Wasseroberfläche stattfindet, eine nicht gekreuzte Begattungsstellung (Fig. 121 B) ein. Bei der letzteren haften die Vorderhälften des Körpers mit der Bauchfläche an der Wasseroberfläche, während die Hinterkörper einander anliegend senkrecht ins Wasser hängen. v. GRAFF gibt weiter an, daß eine Einführung des Penis des einen in die Bursa copulatrix des anderen Individuums nicht stattfindet, sondern bloß eine gegenseitige Anpressung der durch Vorstülpung der Atriumwand hervortretenden Mündungen dieser Organe.

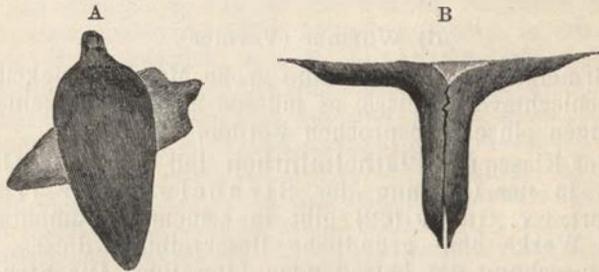


Fig. 121. Begattungsstellungen von *Bothrosostoma perionatum*. (Nach BRINKMANN aus v. GRAFF, 42.)

Weitere Literaturangaben betreffen die gegenseitige Begattung bei der Familie der Dalyelliiden.

Von BRINKMANN (13) wurden die Prozesse der gegenseitigen Begattung von *Opisthomum schultzeanum* genau beobachtet. Der Prozeß soll sich in der Dämmerung oder im Dunkel vollziehen. Die beiden Partner, welche vorher unter der Wasseroberfläche einige Zeit lang umherschweben, legen sich bei der Copula mit abgewendeten Köpfen bauchseits aneinander (Fig. 122), die Atriumwand wird vorgestülpt, so daß die Mündungen der beiden Genitalkanäle freigelegt werden und die gegenseitige Einführung des vorgestülpten Ductus ejaculatorius bis nahe an die Bursa (Fig. 122 rs) stattfinden kann. Während der Copula, die etwa eine halbe Stunde dauert, sind die Tiere entsprechend ihrer Stellung zueinander in Rotationsbewegung.

Nach den Angaben von v. GRAFF werden bei dem Begattungsakt nicht bloß die Spermatozoen, sondern mit diesen auch Sekrete der akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates in die weiblichen Genitalgänge injiziert. Diesen Substanzen soll die Bedeutung eines Nährmaterials für die Spermatozoen zukommen.

Bei den Rhabdocöliiden wurde auch Selbstbefruchtung konstatiert. Als Regel wird sie für die Subitaner betrachtet, nach SEKERA (101) findet die Selbstbegattung auch bei den keine Subitaner bildenden Arten der Rhabdocöliiden statt. SEKERA gibt an, daß der Mechanismus der Selbstbegattung in der Umbiegung des

Schwanzteiles besteht, wobei das Kopulationsorgan in die weibliche Geschlechtsöffnung hineinreicht.

Aus den paarigen Ovarien steigen dann die reifen Keimzellen in den geräumigen Geschlechtsraum teils einzeln, teils zu zweien bis vierein hinein und werden da befruchtet. Die befruchteten Eier werden mit einer farblosen Eihülle, welche durch das Epithel der inneren Wandung des Uterus und aus dem Sekrete akzessorischer Drüsen ausgeschieden ist, umgeben. Manchmal werden 2—4 Eier zusammen durch die Geschlechtsöffnung ausgepreßt. Dieser Vorgang wiederholt sich so lange bis die Ovarien verbraucht sind.

Bei der Stenostomiden-Familie wie *Stenostoma leucops*, *unicolor*, *agile*, *fasciatum*, *Catenula*, kommt Selbstbefruchtung ohne Selbstbegattung vor: die Hodenfollikel platzen, und reife Spermatozoen schwärmen in der Leibeshöhle herum, bis sie in die eine oder andere Keimzelle der einfachen Ovarien hineindringen und zur Ausbildung eines Eichens mit dicker Eischale beitragen.

Diese Selbstbegattungs- und Selbstbefruchtungsprozesse können gewissermaßen als Anpassungserscheinungen an gewisse biologische Verhältnisse betrachtet werden, und zwar besonders, wenn etwa die Gefahr einer plötzlichen Austrocknung droht.

Der gewöhnliche Begattungsprozeß wurde von SEKERA bei der Familie der Probosciden, bei denen auch Selbstbefruchtung vorkommen soll, namentlich bei *Gyrator hermaphroditus* beobachtet. Bei dieser Art bemerkt man zwei weibliche Geschlechtsöffnungen, deren eine sich an der Bauchseite des Tieres befindet, und von der man früher

annahm, daß sie zur Eiablage dient. SEKERA (101) welcher den ganzen Begattungsakt hier beobachtete, sah, „daß das ältere Individuum mit einem Eichen eben in die oben erwähnte Oeffnung eines auf der Dorsalseite liegenden jüngeren Tieres sein Stilet hineinführte, indem es eine senkrechte Stellung dabei eingenommen hat“.

Bei der Unterordnung der Dendrocölen wurde bereits von A. LANG (63) bei den Polycladen ein merkwürdiger Begattungs-vorgang beschrieben. Nach den Beobachtungen dieses Forschers gleitet ein Individuum über ein anderes und verletzt ihm das Inte-

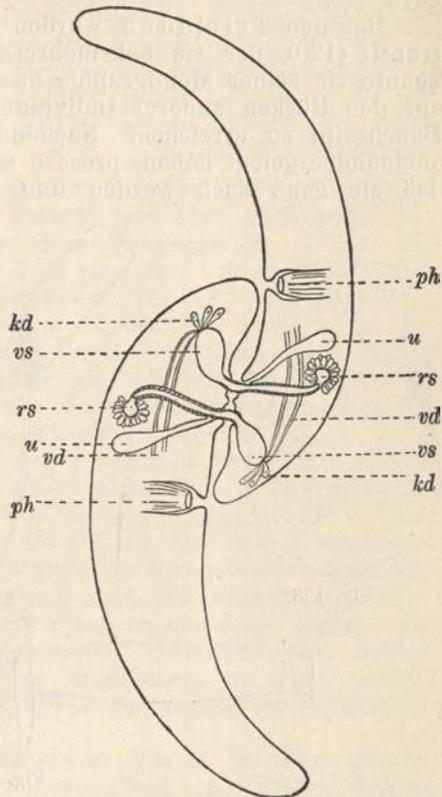


Fig. 122. Medianschnitt durch zwei in gegenseitiger Begattung begriffene Individuen von *Opisthomum schultzeanum*. kd Körnerdrüsen, ph Pharynx, rs Bursa seminalis, u Uterus, vd Vasa deferentia, vs Samenblase. (Nach BRINKMANN aus v. GRAFF, 42).

gument mit dem hervorgestoßenen Penis. In die so beigebrachte Wunde werden von dem aktiven Individuum weiße Klumpen von Sperma hineingebracht. Die Spermatozoen wandern dann durch das Parenchymgewebe bis zu den an mehreren Stellen des Körpers verzweigten Eileitergängen, dringen in dieselben ein und befruchten die Eier. Die von LANG (63) durchgeführte mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Spermatozoen sich tatsächlich in verschiedenen Organen und Geweben finden lassen, wie z. B. in Darmästen, Parenchym etc.

Bei den Tricladen wurden die Begattungsvorgänge von WILHELMI (120), der sie bei mehreren Arten dieser Klasse beobachten konnte, in seiner Monographie beschrieben. Die Tiere steigen dabei auf den Rücken anderer Individuen und suchen von hier aus deren Bauchseite zu erreichen. Nachdem sich die Tiere Bauch an Bauch aneinander gelegt haben, pressen sie ihre Körper so stark aneinander, daß sie ganz flach werden und sich stark verbreitern (Fig. 123).

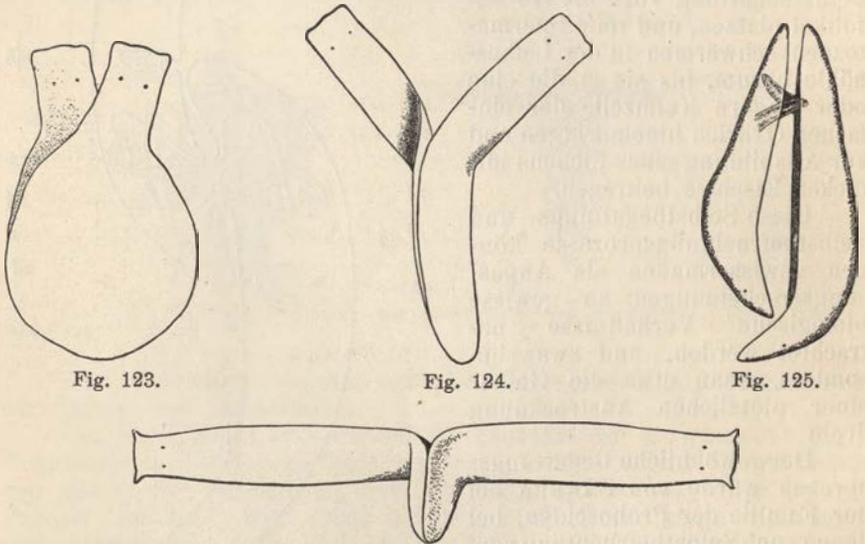


Fig. 123.

Fig. 124.

Fig. 125.

Fig. 126.

Fig. 123. Kopulation (wechselseitige Begattung) bei *Planaria lobata*. Vergr. 10-fach. Nach WILHELMI (120).

Fig. 124. Das Auseinandergehen der Tiere (*Planaria lobata*) nach der Begattung. Vergr. 10-fach. Nach WILHELMI (120).

Fig. 125. In Kopulation (wechselseitiger Begattung) begriffene Individuen von *Planaria Dohrni*. Vergr. 10-fach. Nach WILHELMI (120).

Fig. 126. In Kopulation (wechselseitiger Begattung) befindliche Individuen von *Planaria Dohrni*. Vergr. 10-fach. Nach WILHELMI (120).

Nach einer eine halbe Minute dauernden Begattung wenden die Tiere ihre Vorderenden um; da dabei gleichzeitig die Aneinanderpressung nachläßt, nehmen die Tiere wieder ihre eigentümliche längliche Gestalt und lösen sich voneinander (Fig. 124). Bei der Lösung der Hinterenden konnte WILHELMI zuweilen noch das Zurücktreten der Penes beobachten. Die gleichfalls der Arbeit von WILHELMI entnommenen Abbildungen (Fig. 125 u. 126) stellen die Begattungsstellungen einer

anderen Tricladenart, nämlich der *Planaria Dohrni* dar. Der genannte Autor führt in seiner Arbeit Argumente an, welche für die Möglichkeit desjenigen Begattungstypus mancher Tricladen (Cercyriden) sprechen, welcher bei Polycladen von LANG (vgl. oben) beschrieben wurde. Auch die Selbstbegattung soll aller Wahrscheinlichkeit nach (besonders bei Procerodiden) vorkommen. Bisher wurde jedoch weder der Begattungstypus mit Integumentverletzung noch Selbstbegattung beobachtet.

Die zu der Ordnung der Trematoden gehörenden Tiere sind mit seltenen Ausnahmen Zwitter. Die Zeit der Fortpflanzung ist bei endoparasitischen Saugwürmern (Trematodes) von den klimatischen Verhältnissen unabhängig, und zu jeder Jahreszeit findet man — wie BRAUN (12) angiebt — geschlechtsreife Tiere und im Uterus derselben die Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien, besonders in früheren, da die späteren oft in anderen Wirten ablaufen.

Die Begattung bei den Trematoden vollzieht sich als gegenseitige oder als Selbstbegattung. BRAUN gibt eine historische Zusammenstellung der Literatur über diesen Gegenstand. Indem ich auf sein Werk (insbesondere p. 744—756) verweise, bringe ich hier nur einige der wichtigsten Punkte. v. LINSTOW (71) hat die gegenseitige Begattung bei *Distomum cylindraceum* beobachtet, welches in der Lunge unserer Frösche lebt. Die sich begattenden Exemplare haften mit der Bauchfläche aneinander, indem sie sich mit den Bauchsaugnapfen verbinden. An Schnittpräparaten durchgeführte Untersuchungen ergaben, daß der Cirrus des einen Exemplars in die Vagina, d. h. das Ende des Eileiters oder Uterus des anderen tief eingedrungen war und umgekehrt, oder mit anderen Worten, daß die Exemplare in wechselseitiger Begattung waren. Vor einigen Jahren hat O. v. LINSTOW (72) eine neue Arbeit über die Copula bei den Trematoden veröffentlicht. Seine Beobachtungen wurden an *Synaptobothrium* durchgeführt. Bei der Begattung sollen sich nach der Mitteilung v. LINSTOWS die Tiere mit den Bauchflächen aneinander legen, die Köpfe nach derselben Richtung gewendet. Zwischen den beiden Bauchnapfen erstarrt das Sekret der Kopfdrüsen zu einer hantelförmigen Masse, durch welche sie während der Copula im Zusammenhang gehalten werden.

Der Begattungsprozeß bei Polystomen wurde in einer älteren Arbeit von E. ZELLER (125) genau beschrieben. Am besten läßt es sich an dem in der Harnblase des Frosches lebenden *Polystomum integerrimum* beobachten, wenn man den Frosch in warmer Stube 16—18 Stunden hält und sodann die Tiere aus der Harnblase in ein Uhrgläschen überführt. Nach ZELLER kann man, wenn es sich günstig trifft, beobachten, wie innerhalb einer Stunde vielleicht 20mal die Begattung zwischen zwei Tieren stattfindet. „Die beiden Polystomen, welche dabei mit den Saugnapfen und den Haken und Häkchen ihrer Haftscheibe fest angeheftet sitzen bleiben, bewegen sich mit ihren freien Körpern lebhaft hin und her und betasten sich vielfach mit den Kopfenden. Plötzlich saugt sich dann eines der Tiere an die Rückenfläche des anderen mittels seines Mundnapfes an, und zwar indem es diesen zwischen den beiden „Seitenwülsten“ aufsetzt, drückt seine äußere Geschlechtsöffnung gegen den einen der Seitenwülste und häkelt sich hier mittels des Krönchens seines Cirrus fest, wobei es dasselbe in eine der zahlreichen Mündungen des

Seitenwulstes einführt. Das auf solche Weise gefaßte Tier wendet sich nun auch gegen seinen Genossen, saugt sich ganz in der gleichen Art an dessen Rückenfläche an, setzt seine äußere Geschlechtsöffnung resp. seinen Cirrus auf den entsprechenden Seitenwulst desselben auf und häkelt sich fest. In solcher gegenseitigen Vereinigung (Fig. 128) verharren die Tiere gewöhnlich  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Minute und führen dabei beständig kurz rüttelnde Bewegungen aus. Dann lassen sie sich los, erst mit dem Mundnapf, danach mit dem Cirrus, um nach kurzer Zeit das Spiel von neuem zu beginnen.“ Sehr interessant gestalten sich auch die Verhältnisse bei *Bilharzia haematobia*, einem menschlichen Parasiten aus der Distomeengruppe: *Bilharzia* ist gonochoristisch. Der Körper des Männchens ist mit seinen Seitenrändern eingerollt, und dadurch ist an seiner ventralen

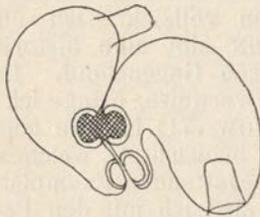


Fig. 127.

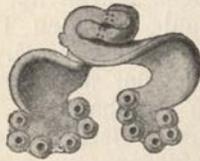


Fig. 128.

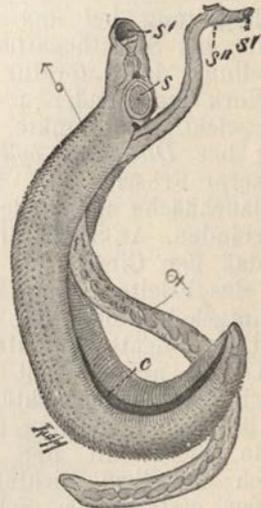


Fig. 129.

Fig. 127. Zwei Exemplare von *Synaptobothrium copulans* in Begattung. Bei dem einen Tier ist der Schwanzanhang ausgestreckt, bei dem anderen zurückgezogen. Nach v. LINSTOW (72).

Fig. 128. Wechselseitige Begattung von *Polystomum integerrimum*. Nach ZELLER aus R. HERTWIG (46).

Fig. 129. Die Vereinigung von Weibchen und Männchen von *Bilharzia haematobia*. c Männchen, s, s', s'' Saugnäpfe. Aus R. HERTWIG (46).

Seite ein unvollkommen geschlossener Kanal, Canalis gynaecophorus, ausgebildet, in welchem meist das schlankere Weibchen verschieden gelagert untergebracht wird (Fig. 129). LEUCKART (69) hat auch die gegenseitigen Lageverhältnisse bei *Bilharzia crassa* bei der Kopulation untersucht; er hat dabei gesehen daß das Weibchen im Canalis gynaecophorus oft derart untergebracht ist, daß der größere Teil der hinteren Körperhälfte in Form einer ansehnlichen Schlinge freiliegt (Fig. 130) und nur etwa das letzte Fünftel des Wurmes wieder versteckt ist. In dieser letzten Strecke vollzieht sich aller Wahrscheinlichkeit nach auch die Besamung: die Samenelemente ge-

langen wahrscheinlich durch einen unterhalb des Uterus einmündenden Leitungskanal, eine „Begattungsscheide“, in den Eileiter.

Nach LEUCKART (69) ist die Vereinigung der Tiere nicht bloß zeitweilig etwa bloß zum Zwecke der Begattung, sondern sie währt eine lange Zeit, vielleicht den größten Teil des ganzen Lebens hindurch.

Die Selbstbegattung bei *Distomum cirrigerum* und *Distomum isostomum* wurde von ZADDACH (124) beobachtet. Sie verläuft derart, daß der Penis sich direkt in die Uterusmündung hineinschiebt, wobei der Samenerguß erfolgt. ZADDACH konnte den Strom des Spermas tief in den Eileiter verfolgen.

Die Bandwürmer (Cestodes) sind alle mit einer einzigen Ausnahme hermaphroditisch (getrennt ist nur das Geschlecht bei *Diococestus*). Bekanntlich ist in jeder Proglottis der zwitterige Genital-

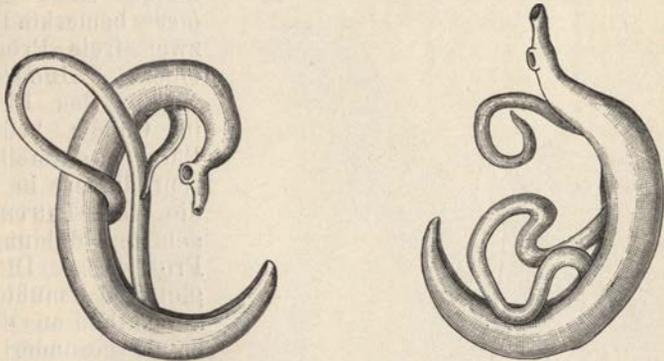


Fig. 130. Zwei Pärchen von *Bilharzia crassa* mit verschieden gelagertem Weibchen. Nach LEUCKART (69).

apparat enthalten. Nach BRAUN (11) sind folgende Geschlechtsverhältnisse theoretisch möglich: 1) Selbstbefruchtung (Autofecondatio), indem keine Immissio penis eintritt, und trotzdem die Eier von demselben Individuum befruchtet werden; 2) Selbstbegattung (Autocopulatio), indem der Cirrus in die weiblichen Geschlechtswege eingeschoben wird; 3) wechsel- und einseitige Begattung zwischen Proglottiden derselben Kette oder verschiedener Ketten; 4) bei denjenigen Arten, die sich durch doppelte Genitalpori in jeder Proglottis auszeichnen, wäre auch eine ein- und wechselseitige Begattung in derselben Proglottis zu erwarten.

Der erste Fortpflanzungstypus, die sogenannte Selbstbefruchtung wurde eigentlich bisher nie beobachtet. Es steht jedoch fest, daß bei manchen Bandwürmern (*Taenia sphacnocephala*, *Taenia ursina*) überhaupt kein Cirrus vorhanden ist. Daraus ist zu schließen, daß die Entwicklungsanregung sich durch Selbstbefruchtung vollziehen muß.

Einen genau durchstudierten Fall der Selbstbegattung beschreibt TH. PINTNER (88). Seine Beobachtungen wurden an *Anthobothrium mustelli* gemacht. Er fand bei einer Proglottis die Ausmündung der Geschlechtskloake nach außen fest verschlossen, und zwar durch Aufeinanderpressen ihrer Ränder. Es zeigte sich ferner, daß der Penis durch einfaches Umbiegen der Penistasche nach oben sehr tief in die Vagina eingesenkt war. Nach dieser Beobachtung unterliegt der Prozeß der Selbstbegattung gar keinem Zweifel.

Die Selbstbegattung (Autocopulatio) wurde später von mehreren Autoren bei verschiedenen Arten gesehen und v. LINSTOW beobachtete sie bei *Taenia depressa*. Die Copula verläuft hier in der Weise, daß der Genitalporus durch das ihn umgebende Gewebe verschlossen, gleichzeitig der Cirrus durch die Wirkung entsprechender Muskelgruppen vorgestreckt und dabei in den Sinus genitalis hineingeschoben wird. Infolge des Abschließens des Genitalsinus wird die Penisspitze in die Vagina hineingedrängt.

Von PINTNER (88) ist auch die Wechselbegattung der Bandwürmer in einwandfreier Weise zum ersten Male nachgewiesen worden. Diese Beobachtung bezieht sich ebenfalls auf *Anthobothrium*

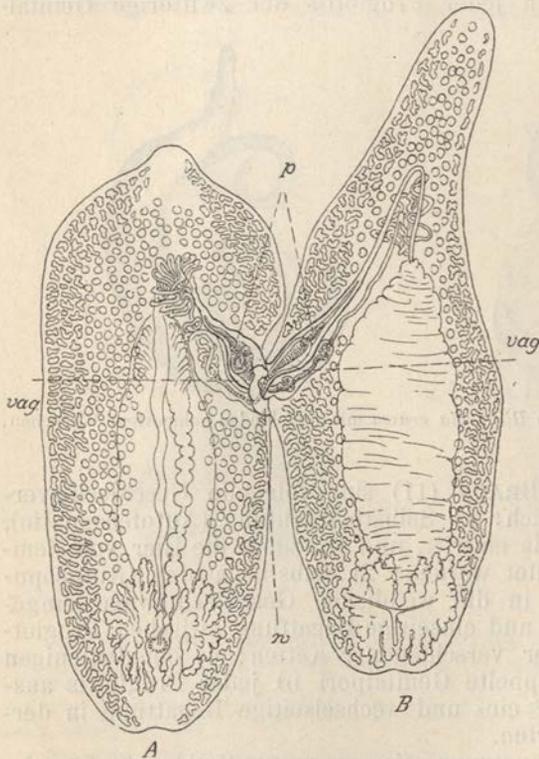


Fig. 131. Wechselseitige Begattung bei *Anthobothrium*. a Proglottis des einen, b des anderen Partners, p Penis, vag Vagina, w Wulst in der Umgebung der Genitalöffnung. Nach PINTNER (88).

organe: der Penis eines jeden Gliedes steckt in der Vagina des anderen. Aus Fig. 131 ist ersichtlich, daß der Cirrusbeutel des Gliedes A um die Mündungen der Leitungswege einen auffälligen Wulst (w) zeigt, und sein Penis (p) in die Vagina (vag) des Gliedes B eingeführt ist, und umgekehrt. Somit unterliegt es keinem Zweifel, daß bei den Bandwürmern typische Wechselkreuzung vorkommt, wie wir sie noch bei Schnecken kennen lernen werden. Ich habe oben erwähnt, daß man außer der Wechselbegattung auch den Typus der einseitigen Be-

*Anthobothrium mustelli*. Beim Aufschneiden der Spiralklappe eines *Mustellus laevis* bemerkte PINTNER zwei freie Proglottiden eines *Anthobothrium*, welche das Bild eines in Copula befindlichen Pärchens darstellten. Ich reproduziere in Fig. 131 die von PINTNER gegebene Abbildung dieses Prozesses. Die Proglottiden mußten sich autochthon aus dem Verbands gesondert haben, da sie wohlgerundet sind und keine Spur einer Trennungswunde zeigen. Die beiden Glieder waren derart gelagert, daß sie, die Vorderenden nach derselben Richtung gewendet, sich die Seitenränder mit den Genitalpapillen zuwandten, und zwar in der Weise, daß die Bauchfläche des einen (B) nach derselben Richtung sah, wie die Rückenfläche des anderen (A). Besondere Beachtung verdient aber das Verhalten der Kopulations-

gattung theoretisch vorausgesehen hat. Die neueren Literaturangaben erweisen, daß solche Begattungstypen wirklich in der Natur vorkommen. Von W. CLERC (21) wurden neuerdings die Geschlechtsverhältnisse bei dem Bandwurm *Schistotaenia macrorhyncha* beschrieben, welche als Beispiel der einseitigen Begattung dienen können. Der Wurm lebt in dem Schwimmvogel *Podiceps nigricollis* und ist dadurch charakterisiert, daß die männlichen und die weiblichen Genitalorgane nicht gleichzeitig den Reifezustand erreichen. Die Kopulation vollzieht sich zwischen den älteren hinteren Proglottiden und den jüngeren vorderen. Die ersteren spielen die Rolle weiblicher, die letzteren männlicher Individuen. In den Proglottiden dieses Bandwurmes existiert, nach den Angaben von CLERC (21), kein Kanal, welcher als Vagina funktionieren könnte. Der Penis dringt also in das Körperparenchym ein und erreicht das Receptaculum. CLERC (21) hat die Kopulation bei zahlreichen Proglottiden festgestellt. Im Innern des Receptaculum hat er in der Mehrzahl der Fälle nicht nur den Cirrus, sondern auch den Cirrusbeutel mit einem Stück des Vas deferens gefunden. Das Eindringen des Cirrus kann entweder von der dorsalen oder von der ventralen Körperseite erfolgen, häufiger ist der letzt-erwähnte Fall. An den von CLERC angefertigten Präparaten konnte man den Cirrus in den Proglottiden sehen, als ob er wie aus dem aktiv kopulierenden Glied ausgerissen wäre. Zwar schließt CLERC die Möglichkeit nicht aus, daß man es mit einer künstlichen, beim Präparieren entstandenen Verletzung zu tun habe, doch hält er es für sehr möglich, daß es sich hier um einen natürlichen Vorgang handelt. Dafür spricht auch die Tatsache, daß der Cirrusbeutel mit der Vesicula seminalis nur in sehr losem Zusammenhang steht, so daß ein Ausreißen derselben recht wahrscheinlich erscheint.

Ich habe oben erwähnt, daß aus der ganzen Unterordnung der Bandwürmer nur der *Diococestus*, welcher von FUHRMANN beschrieben wurde, geschlechtlich getrennt ist. Es leuchtet ein, daß bei dieser Art nur eine einseitige Begattung stattfinden muß.

Die Schnurwürmer (Nemertini) pflanzen sich entweder durch äußere oder durch innere Befruchtung fort. Bei vielen Schnurwürmern werden also die unbefruchteten Geschlechtselemente nach außen entleert, und die Befruchtung findet demnach außerhalb des Organismus statt. Bei einer Anzahl von Arten konnte auch die künstliche Befruchtung mit Erfolg vorgenommen werden. Nach O. BÜRGER (15) Angaben erfolgt die Befruchtung innerhalb des mütterlichen Körpers z. B. bei *Cephalothrix galathea*, *Geonemertes australiensis*, *Tetrastemma lacustre* und sie muß für alle lebendig gebärenden Schnurwürmer angenommen werden.

Die Besamung scheint sich bei vielen Nemertinen ohne eigentliche Begattung zu vollziehen. Nach G. DU PLESSIS<sup>1)</sup> werden z. B. bei *Tetrastemma lacustre* die männlichen Sexualprodukte nach außen ausgespritzt und dringen durch die weibliche Geschlechtsmündung in den Genitaltraktus ein, um innerhalb des weiblichen Organismus die Eier zu besamen. Daraus ersieht man, daß auf diese Weise mehrere Weibchen von einem männlichen Individuum befruchtet werden können.

Ob diese Befruchtungsart für alle Schnurwürmer gilt, ist wenigstens

1) Zitiert nach O. BÜRGER (15).

zweifelhaft. Obschon der Begattungsakt direkt nicht nachgewiesen ist, scheint eine Begattung doch bei manchen Nemertinenarten vorzukommen. Es wurde z. B. bei *Geonemertes australiensis* das geschlechtsreife Männchen auf dem Rücken des geschlechtsreifen Weibchens sitzend angetroffen.

β) **Rädertierchen (Rotatoria)**. Bekanntlich waren bei den Rädertierchen längere Zeit nur Weibchen bekannt, heute sind jedoch bei der Mehrzahl der Arten auch Männchen gefunden worden, obschon sie bedeutend seltener als Weibchen vorkommen. Die Rotatorien zeichnet ein ausgesprochener Sexualdimorphismus aus. In der Regel sind die männlichen Individuen bedeutend kleiner als die Weibchen.

Die Fortpflanzung geschieht durch zwei Eierkategorien: Winter-eier, deren Entwicklung erst nach der Befruchtung beginnt, und Sommereier, welche zur Parthenogenese befähigt sind. Die sich sehr schnell entwickelnden und sehr zahlreichen Sommereier dienen zur intensiven Verbreitung der Art.

Uns wird hier vor allem der Kopulationsprozeß interessieren.

Die meines Wissens älteste Beobachtung in dieser Hinsicht stammt von BRIGHTWELL, welcher bei *Notommata anglica* den Begattungsakt mehrmals beobachtet hat. Nach seiner Beschreibung heftet sich das Männchen mit dem Penis an die Seite des Weibchens, während der übrige Teil seines Körpers frei ist; so bleiben die Tiere 20—30 Sekunden aneinander gedrückt; ein Männchen befruchtet innerhalb 15 Minuten 5 Weibchen hintereinander.

F. COHN (22) verfolgte den Begattungsakt bei *Hydatina senta*. Werden Männchen mit Weibchen zusammengebracht, so drängen sich die ersteren an weibliche Würmer heran, umschwärmen sie, werden jedoch oft von den Weibchen verscheucht. Trotzdem konnte F. COHN mehrmals beobachten, wie ein Männchen sich mit dem Fuße an ein Weibchen anheftete und so mit ihm verbunden unter beständigem Rotieren und Umherdrehen eine Zeitlang im Wasser schwamm. F. COHN konnte jedoch dabei nicht den Mechanismus der Spermajektion feststellen. Er hält es aber für „unumgänglich“, daß der Penis des Männchens unmittelbar in eine Oeffnung des Weibchens eingeführt wird. Er glaubt, daß die Immissio penis bei *Hydatina* entweder in die Kloake oder in eine andere Körperöffnung erfolgt. Er hat die Anwesenheit „umhertummelnder“ Spermatozoiden in der Bauchhöhle positiv nachgewiesen. Es ist nach F. COHN auffallend, daß die Spermatozoen der Rädertierchen im Wasser sofort absterben, während sie sich in der die weibliche Bauchhöhle erfüllenden Flüssigkeit ausgezeichnet bewegen. Wie die Samenfäden in die Leibeshöhle der Rädertierchen gelangen, wurde, wie erwähnt, von F. COHN nicht positiv nachgewiesen, es schien ihm jedoch, „als ob das Männchen bei der Begattung den Penis nicht in der Nähe des Fußes, sondern höher am Halse einsenkte...“

Fig. 131a zeigt den Begattungsakt bei *Diglena catelina*, bei welchem der Penis in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt wird. Das ist aber nicht der einzige Begattungstypus bei Rotatorien. PLATE (89) hat festgestellt, daß bei *Hydatina senta* der Penis des Männchens bei der Begattung die Körperwandung des Weibchens an irgendeiner beliebigen Stelle durchbohrt, und daß die Samenfäden in die Leibeshöhle gelangen. Ueber die weiteren Schick-

sale der Spermatozoen ist nichts Näheres bekannt. Die weiteren Angaben über den Begattungsvorgang bei Rotatorien verdanken wir CL. HAMBURGER (43), welche das Männchen von *Lacinularia socialis* genau untersuchte. Die Forscherin kommt auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß bei *Lacinularia* eigentlich von einem Begattungsorgan nicht gesprochen werden kann. Irrtümlich hielt man das Vas deferens dafür. Die Geschlechtsöffnung liegt beim Männchen dorsal am Körper. Dieser Körperteil, an welchem die Geschlechtsöffnung liegt, fungiert als Penis. Bei der Begattung saugt sich das Männchen mit seinem Saugnapf am Körper des Weibchens fest, und hierbei wird die männliche Geschlechtsöffnung an irgendeiner beliebigen Stelle des Weibchens angedrückt; gleichzeitig sollen durch Kontraktion entsprechender Muskeln die Spermatozoen aus dem Hoden in das Vas deferens ausgetrieben werden. Durch Kontraktion weiterer Muskeln und der Wand des Vas deferens, welche noch durch die austreibende Tätigkeit der Cilien im Samenleiter unterstützt wird, gelangen die Spermatozoen in den äußeren Geschlechtsgang, aus welchem die Spermatozoen mit großer Gewalt in den weiblichen Körper hineingespritzt werden. HAMBURGER vermutet, daß zum Durchbohren des weiblichen Körpers die lanzettförmigen, an beiden Enden zugespitzten Gebilde dienen, welche im hinteren Ende des Hodens liegen und zuerst aus demselben heraustreten. Von HAMBURGER wurde noch die interessante Beobachtung gemacht, daß die Männchen auch mit jugendlichen, geschlechtlich unentwickelten Weibchen kopulieren müssen, da sich in der Leibeshöhle solcher Individuen bereits Spermatozoen finden. Aus diesen Literaturangaben ist jedoch ersichtlich, daß wir hinsichtlich der Geschlechtsverhältnisse bei den Rotatorien noch lange nicht im klaren sind. Sowohl der Begattungsvorgang selbst als auch die Schicksale der in die Leibeshöhle eingespritzten Spermatozoen müssen noch untersucht werden.

γ) **Rundwürmer (Nemathelminthes).** Die Fortpflanzungsverhältnisse der zu den Rundwürmern gehörenden Ordnung der Nematoden bieten vom biologischen Standpunkte sehr interessante Erscheinungen dar. Da viele Fadenwürmer zu den Parasiten gehören, wurden die Fortpflanzungsverhältnisse bei diesen Tieren viel auch von Parasitologen untersucht. Eine Zusammenstellung eines Teiles der bisherigen Untersuchungen über die Reproduktionsformen bei Nematoden verdanken wir E. MAUPAS (75). Es ist jedoch zu beachten, daß diese sonst wertvolle, sehr viele ausgezeichnete, neue Beobachtungen enthaltende Arbeit doch nicht das ganze diesbezügliche Gebiet berücksichtigt.

Die Nematoden pflanzen sich ausschließlich geschlechtlich fort. Eine vegetative Vermehrung findet hier nicht statt.

1) Ein großer Teil der Nematoden hat getrennte Geschlechter.

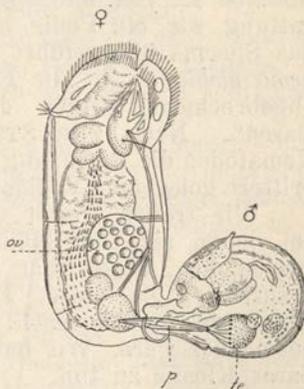


Fig. 131a. *Diglena catelina* in Kopulation begriffen. ov Ovarium, p Penis, te Testis. Nach WEBER aus SHIPLEY (102).

Die Anzahl der Männchen ist verhältnismäßig geringer als die der Weibchen, so daß ein Männchen mehrere Weibchen befruchtet. Die Nematoden zeichnen sich durch den Besitz der als Spicula bezeichneten männlichen Genitalarmatur aus, welche zur Ausführung des Kopulationsaktes bestimmt ist (Näheres über die Kopulationsorgane der Fadenwürmer berichtet die zusammenfassende Arbeit von M. RAUTER, 95). Die Spicula treten bei diesen Tieren bald paarig, bald unpaarig auf. Nach M. RAUTER (95) muß die Unpaarigkeit der Spicula als neotenischer Charakter betrachtet werden. Bei manchen Fadenwürmern werden die Spicula beim Begattungsakt in die Vagina eingeführt; so gibt z. B. neuerlich ZUR STRASSEN (127) an, daß bei *Ichthyonema* das Männchen rinnenförmige Spicula besitzt, welche zusammen ein röhrenförmiges Gebilde darstellen, das während der Begattung wie ein Penis in die Vagina eingesenkt und durch welches das Sperma übergeführt wird. Es ist ihm ein Weibchen von *Ichthyonema globiceps* „in die Hand gefallen, in dessen enger Scheide die abgebrochenen Enden der Spicula verräterisch stecken geblieben waren“. Nach ZUR STRASSEN erfolgt bei manchen Formen der Nematoden die Begattung mit Hilfe einer am Ende des zweiten Körperdrittels gelegenen Vagina, die später obliteriert.

Wir treffen weiter in der Nematodengruppe Arten (*Trichinae*), bei denen sich die Männchen zwar durch den Besitz von Spicula auszeichnen, diese aber bei der Ueberführung des Samens nicht gebrauchen. Zu dieser Funktion dient hier die sogenannte „Bursa copulatrix“, welche nach RAUTER (95) am passendsten als Cirrus zu bezeichnen wäre. Wir haben es hier eigentlich mit einer Art vorstülperbareren Kloake zu tun.

Von LINSTOW (71) und LEUCKART (69) ist weiter die Idee ausgesprochen worden, daß bei denjenigen Nematodenformen, deren Männchen stark entwickelte Spicula haben, die Begattung auch derart verlaufen kann, daß das Männchen seine Spicula in den Körper des Weibchens an irgendeiner Stelle einbohrt, dabei den stark ausgehöhlten Uterus trifft und in diesen den Samen einführen kann. Direkte Beweise für diese Hypothese sind bisher nicht erbracht worden.

2) Die übrigen Nematoden sind heterogonisch. Unter diesem Namen versteht man diejenige Entwicklungsweise, bei welcher innerhalb derselben Art in den aufeinander folgenden Generationen zwei in sexueller Hinsicht verschiedene Typen auftreten. Ein Beispiel von Heterogonie stellte *Rhabdonema nigrovenosum* dar. Aus den Eiern dieses Wurmes schlüpfen Larven einer Generation aus, deren Individuen geschlechtlich getrennt sind. Die verschiedenen Geschlechter kopulieren miteinander, und bald nach dem Begattungsakte sterben die Männchen ab. Aus den sich nach dieser Befruchtung entwickelnden Eiern bilden sich zwitterige Rhabdonemen aus. Wir sehen daraus, daß hier zwei geschlechtlich verschieden gestaltete Generationen aufeinander folgen.

3) Einen weiteren Fortpflanzungstypus repräsentieren diejenigen Nematodenarten, bei denen die Zeugung ohne Anteil besonderer Männchenindividuen stattfindet. Dies kann auf verschiedene Weise geschehen. MAUPAS (75) hat z. B. bei *Rhabditis dolichura* festgestellt, daß diese Art hauptsächlich aus hermaphroditischen Individuen besteht. Es kommen jedoch daneben auch rein männliche Individuen vor; nach der Angabe von MAUPAS sind sie jedoch recht selten,

Ja keine Lösung für  
 Ichthyonema  
 keine abg. Ichthyonema  
 Ichthyonema

etwa 7 ♂: 10 000 ♀. Sie nehmen auch an der Reproduktion eigentlich keinen Anteil. Der Geschlechtstrieb scheint bei ihnen vollkommen verkümmert zu sein. MAUPAS brachte sie mit hermaphroditischen Individuen zusammen, ohne jedoch irgendwelche Tendenz zur Kopulation zu sehen. Die Fortpflanzung verläuft autogamisch. Die sich an der Reproduktion beteiligenden Tiere sind Hermaphroditen, und zwar protandrische Zwitter: die Spermatozoen reifen demnach bedeutend früher als die Eier. Die Samenfäden gelangen in den Uterus, welcher hier auch als Receptaculum seminis funktioniert, und werden hier bis zum Reifwerden der Eier aufbewahrt. Die Eier gelangen aus dem Ovidukt ebenfalls in den Uterus, wo die Befruchtung stattfindet. Es ist interessant, daß die Anzahl der Spermatozoen kleiner ist als die der produzierten Eier; infolgedessen werden nach Erschöpfen des Spermatozoenvorrates sterile Eier abgelegt.

my  
Autogam  
mischand

Aus dieser Beschreibung des Fortpflanzungstypus geht ohne weiteres hervor, daß hier die Zeugung unter strengster Inzucht verläuft, da stets die Nachkommenschaft durch ein einziges Individuum erzeugt wird.

In dem Kapitel über Hermaphroditismus habe ich bereits darauf hingewiesen, daß man eben bei den Nematoden inkompletten Hermaphroditismus findet. Diese Erscheinung äußert sich darin, daß bei einer und derselben Art neben hermaphroditischen Individuen auch rein männliche vorkommen. Die Anzahl derselben ist jedoch im Verhältnis zu den weiblich-hermaphroditischen sehr gering, die geschlechtliche Funktion solcher Männchen ist auch stark reduziert, oft gleich Null. Wir haben diese Tatsache bei dem oben angeführten Beispiel der Nematodenfortpflanzung bei *Rhabditis dolichura* kennen gelernt. Diese Species ist jedoch nicht die einzige, bei welcher die Erscheinung des inkompletten Hermaphroditismus auftritt. MAUPAS (75) hat sie bei einer ganzen Reihe von Nematoden beobachtet. Es ist auffallend, daß das Verhältnis zwischen der Anzahl der hermaphroditischen Weibchen und der Männchen sich stets derart gestaltet, daß die männlichen Individuen sich in der Minderzahl befinden, obschon das Verhältnis bei verschiedenen Arten recht variabel ist. Nach MAUPAS (75, p. 588) findet man auf 1000 weibliche Hermaphroditen bei

my

<i>Diplogaster robustus</i>	0,13 ♂
<i>Rhabditis Guignardi</i>	0,15 "
" <i>dolichura</i>	0,7 "
" <i>Caussaneli</i>	1,4 "
" <i>elegans</i>	1,5 "
" <i>coronata</i>	5 "
" <i>Perrieri</i>	7 "
" <i>Marionis</i>	7,6 "
" <i>Duthiersi</i>	20 "
" <i>Viguierei</i>	45 "

Aus dieser Zusammenstellung ersehen wir, daß es zahlreiche Uebergänge gibt zwischen den beiden Extremen, welche *Diplogaster robustus* und *Rh. Viguierei* bilden.

MAUPAS prüfte die sexuelle Funktionsfähigkeit der Männchen, indem er sie mit solchen weiblichen Hermaphroditen zusammenbrachte, welche nach Erschöpfen ihres Spermavorrates sterile Eier ablegten.

Zu diesen Versuchen wurden verschiedene Arten von Nematoden herangezogen. Die Kulturen wurden stets mehrere Tage geführt und die Anzahl der Befruchtungen bestimmt. Im ganzen wurden 313 hermaphroditische Weibchen mit 272 Männchen zusammengehalten. Nur in 20 Fällen gelang wirklich die Befruchtung.

Es ist weiter noch ein Charakteristikum dieser Hermaphroditismusform beachtenswert. Die weiblichen Hermaphroditen erzeugen bedeutend weniger Spermatozoen als Eier. Infolgedessen werden nach einiger Zeit nur sterile Eier erzeugt.

Alle diese Merkmale des Hermaphroditismus: a) das Vorkommen von Männchen neben Hermaphroditen, b) die Rückbildung der sexuellen Potenz der Männchen, c) die schwächere Fähigkeit der Hermaphroditen, männliche Geschlechtselemente zu erzeugen — sprechen nach MAUPAS dafür, daß sich hier der Hermaphroditismus sekundär entwickelt hat.

4) Den nächsten Typus der Fortpflanzung bei den Nematoden bildet die Parthenogenese. Den Uebergang zu dieser Erscheinung sehen wir in der Reproduktionsweise von *Diplogaster minor*. Bei diesem Wurm konnte MAUPAS (75, p. 522 ff.) feststellen, daß ein Teil der Eier in unbefruchtetem Zustande abgelegt wurde. Diese Eier begannen sich zwar zu entwickeln, die Entwicklung überschritt jedoch das Morulastadium nicht, und die Keime starben ab. Die übrigen Eier wurden autogam befruchtet und entwickelten sich normal weiter. MAUPAS betrachtet die bei *Diplogaster minor* festgestellte Fortpflanzungsform als einen Uebergang zwischen dem Hermaphroditismus und der Parthenogenese.

Den reinen parthenogenetischen Typus hat MAUPAS bei folgenden Nematodenarten festgestellt: *Rhabditis Schneideri*, *Cephalobus dubius*, *Cephalobus lentus*, *Plectus cirratus*, *Aphelenchus agricola*, *Alaimus Thaumugadi*, *Macrolaimus crucis*.

Bei allen diesen Arten verläuft nach MAUPAS stets nur die parthenogenetische Fortpflanzung. Trotz gründlicher Untersuchung konnte er bei diesen Formen nie Männchen nachweisen. Dabei weist jedoch MAUPAS selbst darauf hin, daß sich die Nematoden in Gefangenschaft nicht wohlfühlen, es ist also nicht ausgeschlossen, daß doch von Zeit zu Zeit Männchen auftreten, jedenfalls aber äußerst selten.

Interessant sind die Begattungsverhältnisse bei dem zu der Strongylidenfamilie gehörenden *Syngamus trachealis*, einem bei den Vögeln parasitierenden Wurm, welcher sich durch die Eigentümlichkeit auszeichnet, daß das Männchen beständig an dem Weibchen angeheftet ist. Fig. 132 stellt ein Männchen mit dem Weibchen zusammen dar. Links ist dieses Paar in natürlicher Größe, rechts in 4-facher Vergrößerung abgebildet. Das Männchen ist bedeutend kleiner als das Weibchen. Die

Bursa genitalis ist so fest an die Oviduktöffnung angeheftet, daß beide Partner ohne Verletzung der Gewebe nicht getrennt werden können. Die Eier werden nicht durch den Geschlechtskanal abgelegt, sondern



Fig. 132. Kopulation von *Syngamus trachealis*. Nach WARBURTON aus SHIPLEY (102).

gelangen durch Dehiszenz des mütterlichen Körpers nach außen, und zwar nach der im Inneren der Mutter vollzogenen Entwicklung.

δ) **Anneliden.** In der Annelidenklasse gestalten sich die Sexualverhältnisse nicht einheitlich, und deshalb müssen die einzelnen Unterklassen besonders besprochen werden. In der Unterklasse der Chätopoden ist bei der Polychätenordnung als gewöhnlichster Fortpflanzungsmodus derjenige zu nennen, bei welchem die Geschlechtselemente nach außen entleert werden und außerhalb des mütterlichen Körpers miteinander kopulieren. Sehr interessant ist bei manchen von diesen Tiergruppen der Mechanismus, wie die Geschlechtselemente nach außen gelangen. So hat z. B. neuerdings H. EISIG (27) in seiner Monographie von *Ichthyotomus sanguinarius* festgestellt, daß sowohl die Eier als die Spermatozoen dieser Tiere durch Reißen der Haut sowie durch Autotomie gewisser Körpersegmente nach außen gelangen.

J. FRAIPONT (34) beschreibt bei *Polygordius neapolitanus* die Entleerung der Eier durch Dehiszenz der Körperwand. Nachdem eine größere Anzahl von Eiern produziert worden ist, zerreißt die Körperwand an mehreren Stellen, und durch die entstandenen Oeffnungen gelangen die Eier nach außen. Es ist beachtenswert, daß die Eientleerung gleichzeitig die Lebensgrenze für das Weibchen bildet; die Tiere werden stets durch diesen Prozeß getötet. Eine Entleerung von Spermatozoen wurde bisher nie wahrgenommen. FRAIPONT (34) hält es für wahrscheinlich, daß sie ebenso wie bei den Weibchen zustande kommt, also durch Dehiszenz der Körperwand.

Nach U. PIERANTONI (87) vollzieht sich die Emission der Geschlechtsprodukte bei *Protodrilus* durch Dehiszenz der Körpersegmente, in denen sie angesammelt sind. Keine Kopulationsorgane, keine Ausführungswege der Geschlechtsorgane sind bei diesen Tieren vorhanden.

Bei den Capitelliden<sup>1)</sup> wurden die Geschlechtsverhältnisse genau von EISIG in seiner grundlegenden Monographie studiert. Die morphologische von dem genannten Forscher durchgeführte Untersuchung ergab, daß sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen dieser Tiergruppe sogenannte Genitalschläuche vorhanden sind, welche als samen- resp. eileitende Apparate fungieren. Der letzte Abschnitt dieser Schläuche hat die Bedeutung von Kopulationsorganen. Die Capitelliden sind getrenntgeschlechtlich, und es findet bei ihnen die innere Befruchtung statt. Bei dem Männchen fungiert das Endstück des Genitalschlauches als Penis, bei dem Weibchen als Vulva. Diese Partien der Genitalschläuche können mittelst besonderer Muskulatur ausgestülpt werden.

Die Begattung wird in der Weise eingeleitet, daß sich die kopulierenden Tiere Rücken an Rücken legen, sich dabei durch das Sekret der drüsenreichen Hauthöcker (Parophore) aneinander heften. Jetzt wird durch die Genitalschläuche der Männchen das Sperma entleert, sammelt sich in dem Genitalschlauch des Weibchens, welcher

1) Ob die Capitelliden den Oligochäten oder Polychäten anzugliedern sind, darauf gehe ich nicht ein. Ich hebe nur hervor, daß nach EISIGS monographischer Darstellung die Capitelliden als eine Unterabteilung der Chätopoden aufgefaßt werden.

als Receptaculum seminis dient. Diese Funktion ist noch aus dem Grunde bei diesen Tieren von großer Wichtigkeit, da, wie H. EISIG (26) festgestellt hat, die Weibchen oft noch in ganz unreifem Zustande begattet werden. EISIG glaubt also, „daß (wenn diese vorzeitige Begattung überhaupt einen Sinn haben soll) die in die Genitalschläuche aufgenommenen Spermatophoren bis zur Reife, resp. bis zur Ablage der Eier darin aufbewahrt werden, daß mit anderen Worten die Genitalschläuche bis dahin lediglich als Receptacula seminis fungieren“.

Die Capitelliden haben nach EISIGS Angabe noch eine beachtenswerte Eigentümlichkeit, nämlich daß die reifen Männchen nicht nur mit reifen und mit unreifen Weibchen, sondern auch mit unreifen Männchen Kopulationen ausführen. EISIG konnte weiter feststellen (26, p. 793), daß „die reiferen Männchen mit den Juvenes, deren Geschlecht sich noch gar nicht manifestiert hat, ebenso kopulieren, wie mit jugendlichen Männchen und Weibchen“. Die Bedeutung dieser Vorgänge läßt sich nicht ermitteln.

Eine Ausnahme in den Sexualverhältnissen der Capitelliden bildet nach EISIG *Clistomastus*, welcher sich dadurch von anderen Capitelliden unterscheidet, daß die Genitalschläuche und Genitalöffnungen bei ihm nicht zur Entwicklung gelangen. Das Tier führt die Begattung nicht aus, und die Befruchtung der Eier findet außerhalb des Organismus statt. Die Geschlechtselemente werden in der Weise entleert, daß verschiedene lange Abdominalpartien sukzessiv abgeschnürt werden, und die Keimelemente durch die Rißstellen der Segmente nach außen gelangen.

In der Ordnung der Oligochäten gibt es ebenfalls keine Einheitlichkeit in den sexuellen Verhältnissen. Hier findet ebenfalls bei gewissen Arten die Entleerung der Geschlechtselemente nach außen und die äußere Befruchtung statt. Nach den Angaben U. PIERANTONIS gelangen die weiblichen Geschlechtszellen bei der Tubificide *Phallogdrilus* unter Zerreißung des Hautmuskelschlauches des Tieres nach außen. Es scheint aber, daß die Tiere diesen Vorgang nicht überleben.

Bei anderen Obligochäten findet eine Begattung statt. Dieser Prozeß wurde sehr genau von E. HERING (45) beim Regenwurm beschrieben. „Bei der Begattung legen sich die Würmer zunächst mit den Bauchseiten aneinander, doch in entgegengesetzten Richtungen. Jeder vertieft durch Einziehen des Bauches den Gürtel und die benachbarten Ringe zu einer kahnförmigen Grube, in die sich der andere Wurm hineinlegt. Es beginnt eine reichliche Absonderung von Schleim, der, indem er allmählich an der Oberfläche erhärtet, beide Würmer als eine gemeinschaftliche Hülle umschließt. Die Vereinigung wird immer inniger, besonders in der Gegend des Gürtels und der männlichen Oeffnungen.“ Der Same, welcher von beiden Tieren (die Regenwürmer sind Zwitter) ausgeschieden wird, tritt aus den Oeffnungen der beiden Samenleiter aus, fließt jederseits in einer durch wellenartige Muskelkontraktionen gebildeten Längsrinne bis zum Gürtel hin und wird hier in die Samentaschen des anderen Wurmes aufgenommen.

Die Eier werden nach HERING beim Austritt aus dem Eileiter, beim Eilegen, befruchtet.

Fig. 133, welche der Arbeit von K. FOOT (33) entnommen ist, stellt den Begattungsprozeß bei dem Regenwurm (*Allobophora foetida*) dar. Auf dieser Abbildung ist nur zirka ein Fünftel des Körpers und zwar der vordere Körperabschnitt von jedem der kopulierenden Tiere zu sehen. Der von den Tieren ausgeschiedene Schleim umhüllt hier den vom 8. bis zum 33. Segment sich erstreckenden Körperteil. Ein Teil der Eier ist bereits abgelegt und schimmert durch die Schleimhülle durch.

Die Egelwürmer (*Hirudinea*) sind Zwitter. Bekanntlich münden die männlichen und die weiblichen Geschlechtsapparate in der Medianlinie des Vorderleibes. Die männliche Geschlechtsöffnung liegt vor der weiblichen. Für die Physiologie der Begattungsvorgänge ist die anatomische Tatsache von großer Wichtigkeit, daß bei der Ordnung der Gnathobdelliden das männliche Kopulationsorgan sich als ein fadenförmiger Penis darstellt, welcher aus einem knieförmig gebogenen Muskelsacke vorgestülpt wird; bei den Rhynchobdellidenordnungen der Egelwürmer dagegen besteht der Begattungsapparat aus einem zweihörnigen Sack, welcher mit der Prostata drüse im Zusammenhang steht.

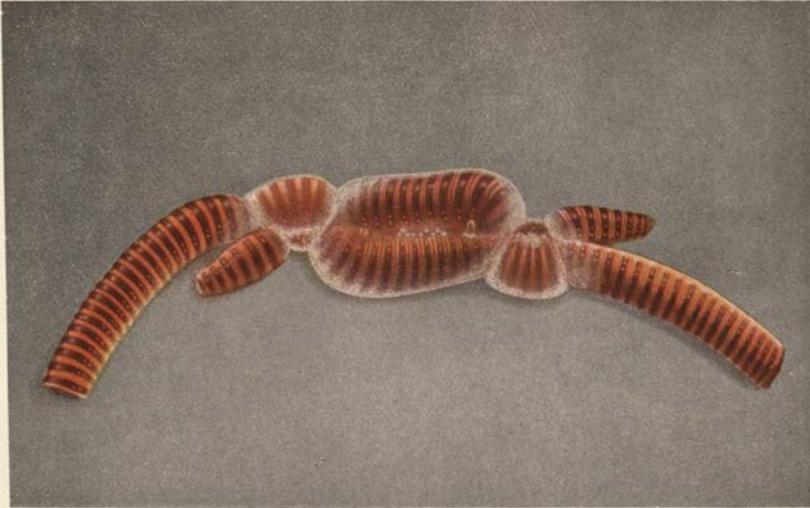


Fig. 133. Der Kopulationsprozeß von *Allobophora foetida*. Nach K. FOOT (33).

Der Begattungsprozeß der Egelwürmer besitzt bereits eine umfangreiche Literatur. Es wird allgemein angegeben, daß zwei Begattungstypen bei den Hirudineen vorhanden sind: der eine, welcher noch mehr verbreitet ist, beruht auf jedesmaliger Ausscheidung eines chitinen kanalartigen Kopulationsapparates der sogenannten Spermaphore, welche Spermatozoen enthält und vom begattenden Individuum an der Haut des Partners eingepflanzt wird. Dem anderen Begattungsmodus liegt die Immissio penis in die weibliche Geschlechtsmündung zugrunde.

Die erste Begattungsart wurde besonders in neuerer Zeit viel untersucht. In seiner sehr interessanten, der Reproduktion der Hirudineen speziell gewidmeten Arbeit hat E. BRUMPT (14) nicht nur viele neue Tatsachen aus diesem Gebiete veröffentlicht, sondern auch

die betreffende Literatur zusammengestellt. Die Spermatophore ist ein Gebilde von gallertartiger Konsistenz und (je nach der untersuchten Art) von recht variabler Gestalt. Die Figg. 134, 135, 136 illustrieren die Gestalt der Spermatophoren von verschiedenen Egelwürmerarten. Jede Spermatophore ist hauptsächlich aus Spermatozoen zusammengesetzt die sich in einem oft zweizipfligen Sack befinden. An dem unteren Ende der Spermatophore befindet sich eine zum Austritt der Spermatozoen bestimmte Oeffnung. Die Spermatophoren sind in den männlichen Geschlechtsorganen ausgebildet. Die Anheftung der Spermatophoren findet während der Kopulation statt. Dieser Vorgang wurde von JIJIMA (51a), BRANDES (9), KOWALEWSKY (62), BRUMPT (14) u. a. beobachtet. Der Kopulation selbst geht das Vorbereitungsstadium („préludes“ BRUMPT) voran. Diese Stadien dauern besonders lange bei solchen Exemplaren, welche bereits mehrmals im Leben kopuliert hatten. Unmittelbar vor der Kopulation beschreibt BRUMPT bei den *Herpobdelliden*, daß die männliche Geschlechtsmündung breit geöffnet ist und jedes Tier gewaltige Versuche ausführt, um die in

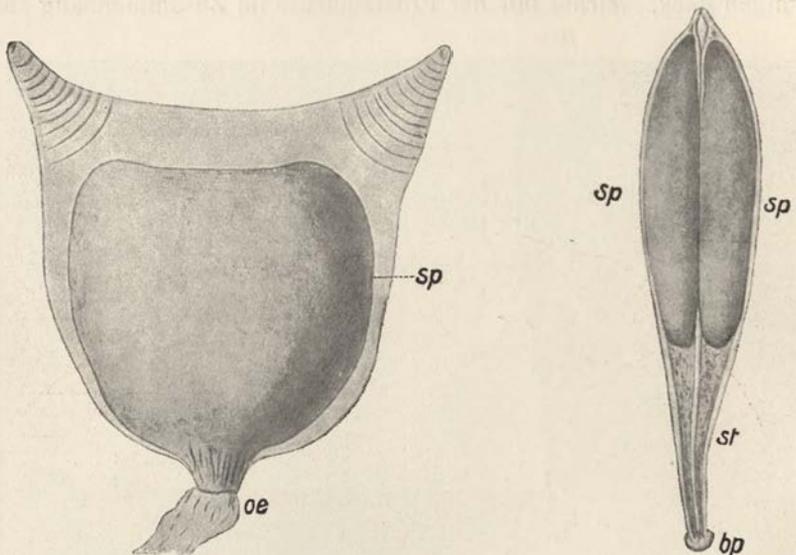


Fig. 134.

Fig. 135.

Fig. 134. Spermatophore von *Trachelobdella punctata*. *oe* Oeffnung für den Austritt des Spermas, *sp* Spermamasse. Nach BRUMPT aus KORSCHOLT u. HEIDER (61).

Fig. 135. Spermatophore von *Glossosiphonia complanata*. *bp* Basalplatte, *sp* Spermamasse, *st* Stiel. Nach BRUMPT aus KORSCHOLT u. HEIDER (61).

Bildung begriffene Spermatophore an der Haut des Partners anzuheften (Fig. 137). In Fig. 138 ist ebenfalls die Begattung von *Herpobdella atomaria* dargestellt. Das eine Tier (links) ist an der Glaswand angeheftet, das andere (rechts) an seinem Partner. Durch die Haut ist die Stelle sichtbar, in welcher sich das zwischen den longitudinalen Muskeln angesammelte Sperma vorschiebt. Nachdem die männliche Geschlechtsmündung die Haut des anderen Individuums berührt hat, beruhigen sich die Tiere, die Rigidität ihrer Körper läßt nach, sie erweichen und reagieren auf äußere Reize nur sehr schwach. Dieser Zustand dauert bis zum Ende der Kopulation,

welche bei den Herpobdelliden 10 Minuten bis zu einer Stunde, in manchen Fällen sogar länger dauert.

Während dieser Zeit wird das Sperma des einen Individuums in die Haut des anderen langsam eingespritzt. Die Spermatophore spielt hier hauptsächlich die Rolle einer vermittelnden Kanüle; sie ist jedoch bei dieser Tierart auch bei dem Injektionsvorgang tätig, da ihre Wände elastisch sind und der Spermatophorensack sehr prall mit Samenfäden gefüllt ist. Nach vollzogener Begattung trennen sich die Tiere, indem sie wieder heftige Bewegungen ausführen und jeder den entleerten Spermatophorensack in der Haut seines Partners zurückläßt.

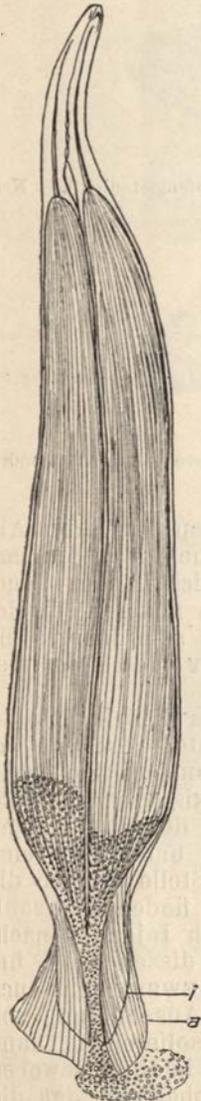


Fig. 136.

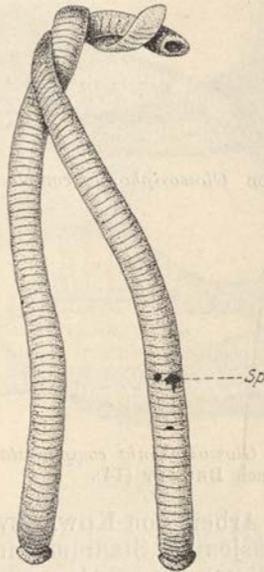


Fig. 137.

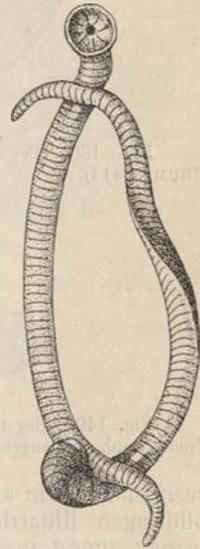


Fig. 138.

Fig. 136. Spermatophore aus *Clepsine planata* mit ausfließendem Inhalt. *a* äußere, *i* innere Hülle. Nach WHITMAN aus KORSCHOLT und HEIDER (61).

Fig. 137. Begattung von *Herpobdella atomaria*. *Sp* Spermatophore, welche vor 48 Stunden angeheftet wurde. Nach BRUMPT (14).

Fig. 138. Begattung von *Herpobdella atomaria*. Späteres Stadium. Nach BRUMPT (14).

Bei manchen Glossosiphoniden hat man auch die einseitige Besamung beobachtet; sie kann sich jedoch bei denselben Arten auch wechselseitig vollziehen. Fig. 139, 140 stellen die Kopulation bei *Glossosiphonia complanata* dar, und zwar die Stellung der Tiere während und nach der Begattung.

Bei *Piscicola geometrica* haben KOWALEWSKY und BRUMPT ebenfalls sehr genau den Begattungsvorgang studiert. Die Spermatophoren werden während der Begattung unterhalb des weiblichen Genitalorificium angeheftet.

Eine weitere Frage, mit der sich die Forscher beschäftigten, geht dahin, das Schicksal der Spermatozoen, welche mit der Spermatophore an die Haut geheftet wurden, zu ermitteln. Sehr gründlich wurde dieser Punkt von A. KOWALEWSKY bei *Helobdella algira* untersucht. Die Spermatozoen sollen bei diesem Tiere durch die in der Haut präexistierenden Kanäle durchwandern und gelangen in die ventralen Lakunen im Innern des tierischen Organismus, wo sie sich massenhaft ansammeln. Erst aus den ventralen Lakunen der Clitellumgegend zerstreuen sie sich in zwei Richtungen: ein Teil geht in die generelle Zirkulation über und wird durch die Zellen der phagocytären Organe, d. i. durch die Elemente der nephridialen Kapsel

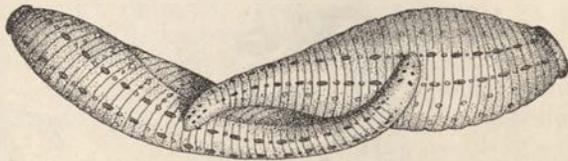


Fig. 139. Begattung von *Glossosiphonia complanata* (Anfangsstadium). Nach BRUMPT (14).

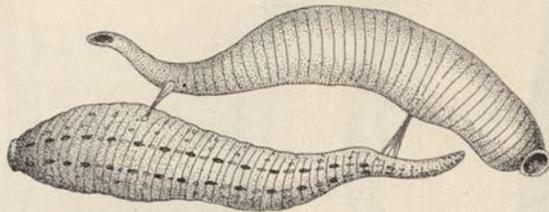


Fig. 140. Begattung von *Glossosiphonia complanata*. Die Tiere gehen auseinander. Spermatoophoren angeheftet. Nach BRUMPT (14).

resorbiert. Die aus der Arbeit von KOWALEWSKY reproduzierten Abbildungen illustrieren dasjenige Stadium, in welchem die Spermatozoen zuerst ins Blut geraten (Fig. 141) und dann sich in den phagocytären ein- oder zweikernigen Zellen befinden. Ein anderer Teil der Samenfäden dringt durch die Wand des Eileiters in sein Inneres ein und kann die Eier befruchten; nach KOWALEWSKY geschieht dies während der Eiablage.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse des Eindringens der Spermatozoen bei der von BRUMPT (14) untersuchten *Piscicola geometrica*. Der genannte Autor konnte mit vollkommener Sicherheit feststellen, daß in der Haut der Tiere keine präexistierenden Mündungen der Hautkanäle vorhanden sind. Die an der Haut angehefteten Spermatophoren reizen das Epithel stark und rufen eine lokale Mortifikation desselben hervor. Durch diese Stelle dringen die Samenfäden in das subepitheliale Bindegewebe, hier finden sich zahlreiche feine Kanälchen, welche BRUMPT sogar durch Injektion nachzuweisen vermochte. Die Spermatozoen benutzen diesen Weg, um in das Innere des Tieres vorzudringen. Wie KOWALEWSKY und auch BRUMPT nachgewiesen haben, findet zeitweilig eine Ansammlung von Spermatozoen in den Blutlakunen statt (Fig. 143), sie isolieren sich dann jedoch, werden vollkommen frei und zerstreuen sich in allen Geweben (Fig. 141). Dieser Autor konnte auch mehrmals beobachten, daß die Spermatozoen die Fähigkeit zum Durchdringen durch verschiedene

Gewebe und Zellen besitzen (Fig. 142 u. 143), was bekanntlich bei anderen Arten nie vorkommt. Man kann hier in der Tat von einer In-fektion durch die Spermatozoen reden. Aber eben dieser Eigentümlichkeit der Samenfäden verdanken sie die Möglichkeit der Befruchtung der Eier, welche sich in den Ovarien resp. Eileitern befinden.

Es drängt sich noch die Frage auf, ob bei den Hirudineen nicht auch die Parthenogenese oder Autofecondatio stattfindet. Die von BRUMPT (14) ausgeführten Versuche mit der Isolierung einzelner Exemplare haben diese Vermutung definitiv ausgeschlossen.

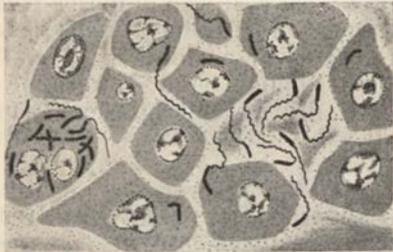


Fig. 141.

Fig. 141. Das Gewebe des Körpers von *Holobdella algira*, durch welches die Spermatozoen wandern. Nach KOWALEWSKY (62).

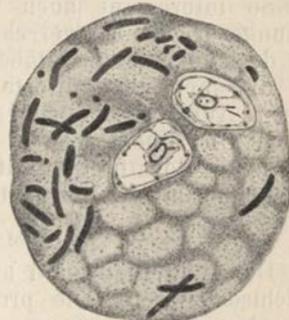


Fig. 142.

Fig. 142. Eine Zelle aus der nephridialen Kapsel von *Holobdella*. Im Innern der Zelle zahlreiche Spermatozoen. Nach KOWALEWSKY (62).

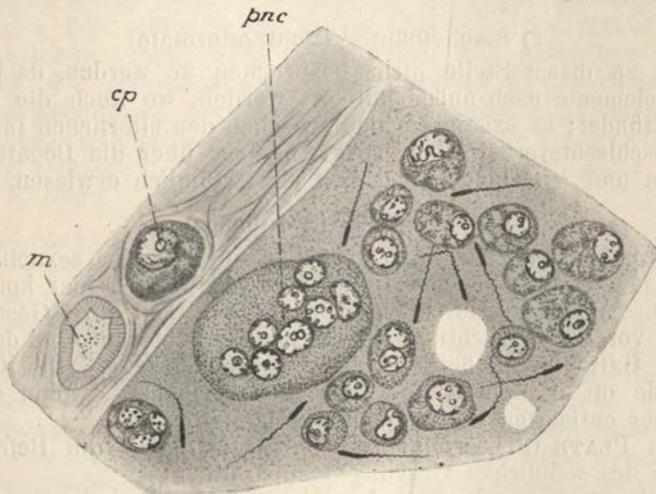


Fig. 143. Ein Körperteil von *Holobdella algira*. *cp* Körperparenchymzelle, *m* Muskelfaser, rechts das Blut mit Leukocyten und zahlreichen Spermatozoen, *pnc* polynukleäre Blutzelle. Nach KOWALEWSKY (62).

Endlich möchte ich noch erwähnen, daß von WHITMAN (119) Experimente mit künstlicher hypodermaler Befruchtung mit Erfolg ausgeführt wurden.

Der zweite Begattungstypus, welcher auf Immissio penis beruht, findet z. B. bei *Hirudo medicinalis* statt. Zuerst wird dabei das Sperma

ejakuliert und der Ductus ejaculatorius (die Fortsetzung des Vas deferens) wirkt jetzt als Saugpumpe (BRANDES), die den Inhalt der Vesicula in die Samenreservoir in den Peniskopf hinübertreibt. In der zweiten Begattungsphase beginnen die Kontraktionen des sogenannten Peniskopfes, durch die der Samen in den Sinus genitales getrieben und mit dem Sekret der Prostata und der COWPERSchen Drüse gemischt wird; die sich daran schließenden Kontraktionen des Cirrusbeutel führen endlich das Sperma in den sackförmig erweiterten Teil der Vagina des Partners (BRANDES, 9).

So interessant auch verschiedene Modifikationen in dem Begattungsvorgang bei verschiedenen Egelwürmern sind, so können wir uns doch nicht länger dabei aufhalten; ich verweise in dieser Hinsicht auf die mehrmals zitierte Arbeit von BRUMPT (14) und das von diesem Autor zusammengestellte Literaturverzeichnis.

ε) Die **Moostierchen (Bryozoen)** bilden eine Tiergruppe, bei der keine Begattung stattfindet. Bei der geschlechtlichen Zeugung findet eine äußere Befruchtung statt.

#### e) Manteltiere (Tunicata).

Die Manteltiere sind hermaphroditische Tiere mit zwei getrennten Geschlechtstieren. Die produzierten Sexualelemente gelangen durch besondere Ausführgänge nach außen. Die Befruchtung findet also außerhalb des Organismus statt, so daß wir uns deshalb hier im Kapitel über Begattungserscheinungen mit dieser Gruppe nicht befassen. Ich möchte nur auf die Bemerkungen hinweisen, die wir oben (p. 650 und 651) den Geschlechtsverhältnissen bei diesen Hermaphroditen gewidmet haben.

#### f) Stachelhäuter (Echinodermata)

brauchen an dieser Stelle nicht besprochen zu werden, da ihre Geschlechtselemente nach außen entleert werden, wo auch die Befruchtung stattfindet; es existieren also zwischen den elterlichen Individuen keine Geschlechtsverhältnisse. Die Angaben über die Begattung der Crinoiden und Asteriden haben sich als irrtümlich erwiesen.

#### g) Weichtiere (Mollusca).

Die Fortpflanzung bei diesen Tieren ist ausschließlich sexuell. Weder Parthenogenese noch vegetative Vermehrung wurden hier konstatiert.

α) Die **Amphineuren** legen zum größten Teil ihre Geschlechtselemente vor der Befruchtung ab, diese erfolgt hier also bei der Mehrzahl der Gattungen außerhalb der Geschlechtswege. Bei Chitonon erfolgt sie oft in dem Kiemenraum des Weibchens, wohin auch die ins Wasser entleerten Spermatozoen gelangen.

Nach PLATE (91) erfolgt bei *Chiton viviparus* die Befruchtung innerhalb des weiblichen Geschlechtsapparates.

Bei den aplacophoren Amphineuren sind die Geschlechtsverhältnisse bisher noch nicht vollständig aufgeklärt. Aus den Angaben von HUBRECHT<sup>1)</sup>, welcher schon in der Zwitterdrüse der Neomeniiden furchende Eier gefunden hat, konnte der Schluß gezogen werden, daß bei diesen Tieren Selbstbefruchtung stattfinden kann. Die Organisation der äußeren Geschlechtsorgane spricht jedoch entschieden dafür, daß Begattung zwischen zwei Individuen vorkommt. PRUVOT (92) hat Individuen von *Neomenia aglaopheniae* zu

1) Zit. nach SIMROTH (107, p. 192).

zweien zusammengerollt gefunden, allerdings nicht nachgewiesen, daß sie miteinander kopulieren. Nach SIMROTH, der sich auf WIRENS (121) morphologische Untersuchungen stützt, ist die wechselseitige Begattung nicht wahrscheinlich. Dagegen liegt die Vermutung nahe, daß bei der bisher nicht beobachteten Kopulation das eine Individuum als Männchen das andere als Weibchen funktioniert. Auch in der soeben erschienenen Referatarbeit über Amphineuren gibt H. F. NIERSTRASZ (82) an, daß das Vorkommen der Kopulation bei Solenogastren feststeht, obschon direkte Beweise für diese Erscheinung noch fehlen. Wenn man jedoch den morphologischen Bau des Geschlechtsapparates untersucht, so fällt es sofort auf, daß sich bei Solenogastren stark entwickelte Begattungsorgane nachweisen lassen. Als solche kommen besonders in Betracht die sogenannten Penisstacheln (strangförmige Körper), welche eine komplizierte Struktur besitzen und mit sackförmigen Drüsen in Verbindung stehen sollen. Solche Penisstacheln findet man bei Neomenien: *Archaemenia* und *Hemimenia*. Bei anderen Formen der Amphineuren erreichen die Kopulationsorgane keine so starke Entfaltung wie bei den Neomenien. Sie werden in jenen Fällen nicht als Penisstacheln, sondern als Kopulationsstacheln bezeichnet. Sie sind nach NIERSTRASZ (82) einfacher gebaut und entbehren der Drüsen.

β) Die **Muscheltiere (Lamellibranchiata)** sind meist getrennten Geschlechtes, es kommen jedoch in dieser Gruppe auch hermaphroditische Individuen vor (*Anatinidae*, *Pecten*, *Ostrea*, *Sphaerium*, einige *Cardium*-Arten). Die Geschlechtselemente, welche in paarigen Gonaden produziert werden, werden aus dem Geschlechtsapparat entleert und die Befruchtung erfolgt bei ihnen in der Regel im Mantel oder Kiemenraume des mütterlichen Tieres. Die von den Männchen ins Wasser entleerten Spermatozoen gelangen mit demselben in den Kiemenraum der Weibchen und können hier die Eier befruchten.

γ) Die **Schnecken (Gastropoda)** sind teilweise getrennten Geschlechtes, teilweise wieder hermaphroditisch. Die Opisthobranchier sind zwitterig, ihre Geschlechtsorgane münden an der rechten Seite des Körpers.

Der Geschlechtsapparat dieser Tiere wurde sehr genau von J. GUIART (42b) beschrieben. Als Beispiel kann uns der zur Familie der Pleurobranchiden gehörende *Oscanius membranaceus* dienen, dessen Geschlechtsapparat Fig. 143a darstellt. Von der Zwitterdrüse (*GH*), welche zwischen den Leberlappen liegt, geht der hermaphroditische Kanal (*CW*) ab, der sich in zwei Gänge teilt: der längere von ihnen bildet den Samenleiter (*CD*), der kürzere den Ovidukt (*O*). Der Samenleiter durchbohrt die akzessorische Drüse, Prostata (*PR*), und endet in dem männlichen Geschlechtsglied, Penis (*P*), dessen Mündung an der rechten Körperseite liegt. Mit dem Eileiter (*O*) kommuniziert stets eine akzessorische Drüse (zuweilen zwei) und die Bursa copulatrix (*CC*). Die weibliche Geschlechtsmündung liegt ebenfalls an der rechten Körperseite, hinter der männlichen Geschlechtsöffnung. Noch weiter nach hinten liegt die dritte Mündung des Geschlechtsapparates, die oft mit der weiblichen kommuniziert, das ist die Mündung von zwei akzessorischen Drüsen (*GG*) dieses hermaphroditischen Geschlechtsapparates, und zwar der Eiweiß- und Schleimdrüse. Die Kopulationsorgane können evaginiert werden.

Der Begattungsprozeß wurde kurz von MOQUIN-TANDON (80) beschrieben. Nach diesem Autor ist die Begattung bei diesen Herm-

aphroditen gegenseitig. Bei der Begattung wird das Kopulationsorgan in die Kopulationstasche eingeführt und es müssen dabei die Tiere „en face l'un de l'autre“ orientiert sein. Das Sperma wird dabei in einen von zwei Kanälen gelangen und zwar in denjenigen, welcher direkt mit der Kopulationstasche kommuniziert. In der Kopulationstasche verbleibt jedoch das Sperma nicht, sondern wird im Receptaculum seminis aufbewahrt.

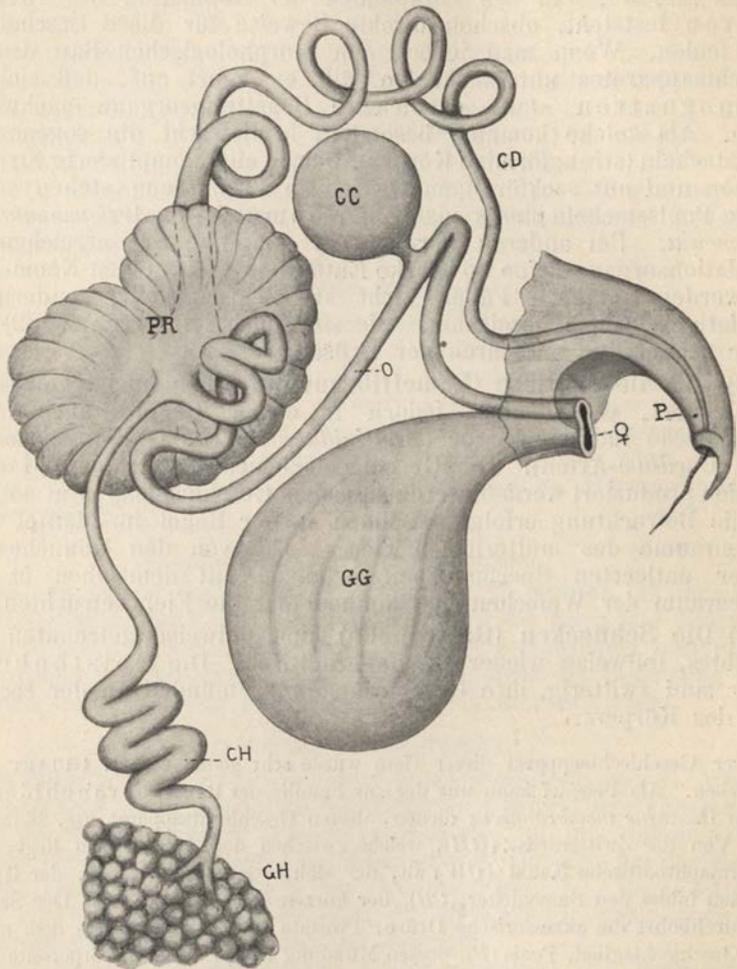


Fig. 143a. Der hermaphroditische Geschlechtsapparat von *Oscanius membranaceus*. CC Bursa copulatrix, CD Vas deferens, CH hermaphroditischer Kanal, GG Eiweiß- und Schleimdrüse, GH hermaphroditische Geschlechtsdrüse, PR Prostata, P Penis, ♀ weibliche Geschlechtsmündung zugleich die Mündung der Eiweiß- und Schleimdrüse. Nach GUIART (42b).

Am genauesten wurden die Begattungsvorgänge bei der Nudibranchiengruppe von E. HECHT (43b) geschildert. Dieser Forscher machte die interessante Beobachtung, daß die befruchtungsfähigen Tiere einander wahrscheinlich mit Hilfe des Geruchssinnes finden. Daß die Geruchsempfindungen bei diesen Tieren

eine Rolle spielen, hat HECHT auch durch besondere Experimente wahrscheinlich gemacht: er hat Stücke von Actinien in Bassins, in denen *Eolis* gehalten wurden, hineingebracht und bemerkt, daß sich nach kurzer Zeit alle Tiere aus dem Aquarium dabei versammelten. Nachdem sich die befruchtungsbedürftigen Tiere getroffen haben, geht jedes von ihnen an die rechte Seite seines Partners, wo sich die Mündung des Geschlechtskanals befindet. Sie lagern sich dabei derart, daß die kaudale Extremität des einen Partners sich gegen die cephalische Extremität des anderen wendet (Fig. 143b). Die äußeren Genitalorgane werden dabei evaginiert; bei der Kopulation, welche in Fig. 143a dargestellt ist, erfolgt nach E. HECHTS Angabe eine Torsion des Penis, so daß der Kopulationsapparat nach hinten gerichtet ist, es findet auch eine „demitorsion de la lame copulatrice“ statt, so daß sie jetzt aus der vertikalen in eine horizontale Stellung übergeht. In dieser Lage kommen die Kopulationsorgane miteinander in Kontakt. Bei dem größten Teile der Nudibranchen fungiert jedes Individuum gleichzeitig als männliches und weibliches Wesen und die Ejakulation des Spermas findet gleichzeitig bei beiden Individuen statt. Nach der Kopulation erfolgt bald die Invagination der beim Coitus evaginierten Kopulationsorgane.



Fig. 143b.



Fig. 143c.

Fig. 143b. Begattung von zwei *Eolis coronata*. Nach HECHT (43b).

Fig. 143c. Zwei *Elysia viridis* an einem Ast von *Codium*. Nach HECHT (43b).

Die Begattungsvorgänge findet man bei Nudibranchen am häufigsten in der bei *Eolis coronata* beschriebenen Art. HECHT konnte aber bei *Elysia viridis* eine andere Stellung der Tiere beobachten. In Fig. 143c ist die Begattungsposition dieser Tiere wiedergegeben. Wir sehen, daß ein Individuum um das andere spiralig geschlängelt ist. Die Tiere sind mit ihren kaudalen Extremitäten an einer festen Unterlage angeheftet und bleiben mit ihren Bauchflächen miteinander

in Kontakt. Jedes Tier umschreibt dabei eine und eine halbe Tour. Sie berühren sich zuerst mit den Ruten, sodann erfolgt der eigentliche Coitus, und nach etwa 10 Minuten gehen sie auseinander, um bald wieder den Kopulationsakt zu wiederholen.

Bei Pteropoden wurde die Begattung von WAGNER (115) und BOAS (7) beobachtet. Nach WAGNER genügen zur normalen Begattung nicht, wie sonst im Tierreiche, zwei Individuen, sondern es müssen sich daran drei Individuen beteiligen. Das eine Individuum soll nach N. WAGNER sein Kopulationsorgan in die Geschlechtsöffnung des zweiten hineinstrecken, den Samen desselben aufnehmen, seinen eigenen Samenbehälter damit füllen, dann ein drittes Exemplar als Weibchen aufsuchen und letzteres mit dem Samen des ersten Individuums befruchten.

Die Angaben von N. WAGNER finden in den Beobachtungen von BOAS (7), die allerdings am fixierten Material gemacht wurden, keine Bestätigung. Der letztgenannte Autor hatte Gelegenheit, die Begattung an Individuen zu studieren, die sich nach der Fixierung nicht geschieden haben. Aus diesen Beobachtungen an Gymnosomen läßt sich folgendes Bild des Kopulationsvorganges rekonstruieren. Die Begattung ist gegenseitig (die Pteropoden sind hermaphroditisch). Die kopulierenden Individuen wenden sich mit der Bauchseite einander zu, ihre Köpfe sind auch gegen dieselbe Seite gerichtet (Fig. 143 d). Das Kopulationsorgan des einen Individuums wird in die Geschlechtsöffnung des anderen eingeführt und vice-versa. Es ist hier zu beachten, daß der Penis bei *Clione* sich in zwei Aeste teilt. Der eine ist kurz und dick, der zweite schlank und lang<sup>1)</sup>. Bei der Kopulation sind die Kopulationsorgane gekreuzt; dabei ist jedoch nur der kurze und dicke Ast in die Geschlechtsöffnung des anderen Partners eingeführt, der schlanke und lange Ast ist nach hinten gestreckt.



Fig. 143d. *Clione limacina*, zwei hermaphroditische Individuen in wechselseitiger Begattung begriffen. Nach BOAS (7).

Die Prosobranchier, die sich durch getrenntes Geschlecht auszeichnen, entleeren entweder die Sexualelemente frei ins Wasser, was besonders bei sessilen Formen vorkommt, oder es vollzieht sich bei ihnen eine Begattung. Von BOUTAN (8) wurde festgestellt, daß die Spermaentleerung bei *Fissurella* auf verschiedene äußere Reize hin erfolgt.

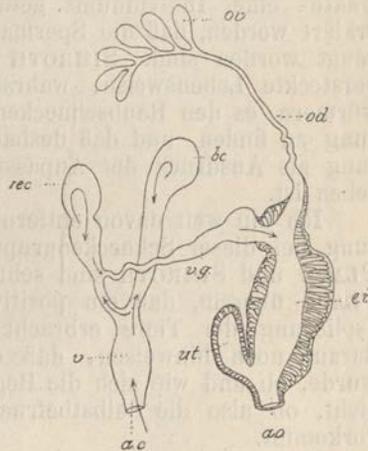
Bei denjenigen Formen, bei welchen die äußeren Begattungsorgane vorhanden sind, vollzieht sich der Kopulationsvorgang. Dieser Prozeß wurde von SIMROTH (107, p. 630) bei *Cyclostoma* beobachtet. „Die Tiere bleiben ganz und gar in ihren Gehäusen und legen sich in entgegengesetzter Richtung, also unter einem Winkel von 180°, aneinander, so daß Peristom auf Peristom paßt. Man sieht nur die Schalen, und erst wenn man sie auseinanderzieht, bemerkt man den

1) Vergl. aber auch die Angaben von KWIETNIEWSKI (62a) über den Bau des Penis bei *Clione*.

von dem einen Tier in die Atemhöhle des anderen herüberziehenden Penis.“

Die Begattung wurde von H. SIMROTH (107) auch bei *Pomatia* beschrieben. Das Männchen besteigt nach den Angaben dieses Forschers die Schale des Weibchens, so daß beide Schalen einander parallel nach unten gerichtet sind. Das Männchen führt, rechts an der Schale des Weibchens sitzend, den großen Penis in dessen Atemhöhle ein. Von hier aus gelangen die Spermatozoen in den weiblichen Geschlechtskanal. Fig. 144 stellt das Schema des weiblichen Genitalapparates der *Neritina fluviatilis* dar. Die Spermatozoen dringen durch die Kopulationsöffnung in die Vagina, von da gelangt das Sperma in die Bursa copulatrix, sodann in das Receptaculum seminis, welches durch einen besonderen Gang mit der unteren Partie des Oviduktes in Verbindung steht. Die Eier dagegen, welche in der weiblichen Gonade produziert worden sind, gelangen durch den Eileiter in seine oben erwähnte untere Partie, welche als Befruchtungsraum bezeichnet wird. In diesem Raum soll sich der Befruchtungsvorgang vollziehen, und die befruchteten Eier werden nach außen entleert. Die Lungenschnecken (*Pulmonata*) sind Hermaphroditen. Die erste Frage, welche sich vom physiologischen Standpunkte hier aufdrängen muß, ist die, ob hier Selbstbefruchtung resp. Selbstbegattung stattfinden kann.

Fig. 144. Weibliche Geschlechtswerkzeuge von *Neritina fluviatilis*. *ac* Kopulationsöffnung, *ao* Oeffnung für die Eiablage, *bc* Bursa copulatrix, *ei* Eibeißdrüse, *od* Ovidukt, *ov* Ovar, *rec* Receptaculum seminis, *ut* Uterus (Cocondrüse), *v* Vagina, *vg* Kanal zwischen den männlichen und weiblichen Ausführungswegen. Die Pfeile deuten den Weg an, den vermutlich das Sperma nimmt. Nach GILSON aus H. SIMROTH (107).



Hinsichtlich der Selbstbefruchtung hat bereits im Jahre 1889 M. BRAUN angegeben, daß dieselbe bei Pulmonaten vorkommen muß. L. PLATE (90) hat bei seinen morphologischen Studien über opisthopleumone Lungenschnecken festgestellt, daß bei den Testacellen an der Wurzel des Penis und der Vagina je ein dünner nach hinten verlaufender Kanal entspringt und diese beiden Kanäle ineinander übergehen. Es besteht also ein besonderer Kanal, der den Penis und die Vagina miteinander verbindet. An das Vas deferens schließt sich weiter eine kleine Blase, das Receptaculum seminis an, in welchem das eigene Sperma aufbewahrt werden kann. Mit Recht schließt L. PLATE aus diesen Befunden, daß in morphologischer Beziehung in der Organisation des Geschlechtsapparates dieser Hermaphroditen Einrichtungen zur Selbstbefruchtung vorliegen. Die eventuelle Möglichkeit der Selbstbefruchtung, welche sich sonst an isolierten Tieren leicht mit Sicherheit entscheiden ließe, wäre nach der Ansicht von PLATE (90) eigentlich nur fakultativ. Die Selbstbefruchtung würde sich nur dann vollziehen, wenn der Schnecke keine Gelegenheit geboten wäre, sich von einer anderen begatten zu lassen.

H. SIMROTH (106) untersuchte gründlich die Geschlechtsorgane der Testacelliden (*Salenochlamys*, *Trigonochlamys*, *Pseudomylox*, *Phryxolestes* und *Hercanolestes*) und stellte fest, daß das Sperma in dem proximalen Abschnitt des Penis mit einer Spermatophorenhülle versehen wird. SIMROTH hat im Penis dieser Raublungenschnecken fertige Spermatophoren gefunden, in einem Falle sogar zwei Spermatophoren in einem Exemplar. Der Genitalporus öffnet sich hier nur zur Eiablage und bleibt sonst durch einen entsprechenden Sphincter verschlossen. Die Spermatophore wird durch die Peristaltik des Penis in seinen unteren Abschnitt getrieben, wird dort zwischen zwei Wülsten des Peniskanals eingeklemmt und durch beiderseitiges Zusammendrücken entleert. Da der Genitalporus verschlossen ist, gelangt der aus der Spermatophore entleerte Samen vermutlich aufwärts nach dem proximalen Ende des Spermoviduktes resp. in das Receptaculum und kann die Eier befruchten.

Wenn man beachtet, daß die Spermatophoren in der Regel unmittelbar vor der Begattung organisiert werden, wenn man weiter beachtet, daß SIMROTH zwei Spermatophoren in dem Geschlechts-traktus eines Individuums gefunden hat, so kann das nur dadurch erklärt werden, daß die Spermatophoren behufs Selbstbefruchtung erzeugt worden sind. SIMROTH spricht die Vermutung aus, daß die versteckte Lebensweise, wahrscheinlich in Verfolgung von Regenwürmern, es den Raubschnecken erschwert, einen Partner zur Begattung zu finden, und daß deshalb die Erscheinung der Selbstbefruchtung als Ausdruck der Anpassung an die Lebensbedingungen anzusehen ist.

Ich bin weit davon entfernt, das Vorkommen der Selbstbefruchtung bei dieser Schneckengruppe zu bezweifeln — die Angaben von PLATE und SIMROTH sind sehr überzeugend, ich stimme jedoch mit PLATE überein, daß ein positiver Beweis dafür erst durch völlige Isolierung der Tiere erbracht werden könnte. Ich möchte ferner darauf noch hinweisen, daß es bisher nicht definitiv entschieden wurde, ob und wie sich die Begattung zwischen zwei Individuen vollzieht, ob also die Selbstbefruchtung fakultativ ist oder regelmäßig vorkommt.

Es muß noch beachtet werden, daß die biologischen Forschungen neuerer Zeit positiv nachgewiesen haben, daß in gewissen Pulmonatenfamilien die Selbstbefruchtung nie vorkommt. So befaßte sich A. LANG (64) in den Vorversuchen zu seinen klassischen Kreuzungsstudien bei Heliciden mit diesem Problem. Er hielt von den Arten *Helix pomatia*, *Helix aspersa*, *Helix arbustorum* einzelne, von den Arten *Helix hortensis*, *Helix nemoralis*, *Helix sylvatica* ziemlich zahlreiche Exemplare von Jugend auf, unter günstigsten Bedingungen in Einzelhaft, zum Teil bis zum Tode. Von diesen Einsiedlern lebten viele Exemplare mehrere Jahre im erwachsenen Zustande. „Kein einziges dieser unbefruchteten Tiere hat je entwicklungs-fähige Eier abgelegt“, LANG konnte dabei aber konstatieren, daß unbefruchtete Exemplare von *H. pomatia* und *aspersa* Eier ablegten, die sich jedoch nie entwickelten. — Auf Grund dieser Versuche ist also erwiesen, daß die genannten *Helix*-Arten sich ohne Begattung nicht fortpflanzen können. Die Selbstbefruchtung oder Selbstbegattung ist demnach bei dieser Pulmonatenfamilie ausgeschlossen.

Wie der Begattungsvorgang bei den Schnecken verläuft, ob er

ein- oder wechselseitig ist, wie sich dabei die beiden hermaphroditischen Tiere verhalten, das sind alles Fragen, welche bereits genau untersucht wurden und eine ziemlich umfangreiche Literatur besitzen. Hinsichtlich dieser Literaturangaben verweise ich auf die schöne unlängst erschienene Arbeit von F. MEISENHEIMER (76), welcher mit größter Genauigkeit den Begattungsvorgang von *Helix pomatia* untersucht hat. Ich lasse hier hauptsächlich die Angaben dieses Forschers folgen. Er hat etwa 50 Kopulationen und Eiablagen beobachtet und bildet die wichtigsten Phasen dieses Prozesses in seiner Arbeit ab.

Zum Verständnis des Begattungsvorganges bei der Weinbergschnecke will ich hier wenigstens mit einigen Worten die Prinzipien des Baues des Genitalapparates dieses Tieres streifen; ich verweise jedoch im übrigen auf die Lehrbücher der Zoologie, resp. die spezielle Arbeit von v. JHERING (51).

Die Zwitterdrüse (Fig. 145) von *Helix* ist in einem der ersten Schalengänge mitten in die Leber eingelassen. Der teilweise geschlängelte Zwittergang führt in den dickwandigen Oviductus (Fig. 145 *ovid*), welcher auch als Uterus bezeichnet wird. Dieser Kanal erweitert sich in seinem letzten Abschnitt zur Vagina, die sich nach geradem Verlauf im Porus genitalis öffnet. Mit der Scheide steht noch ver-

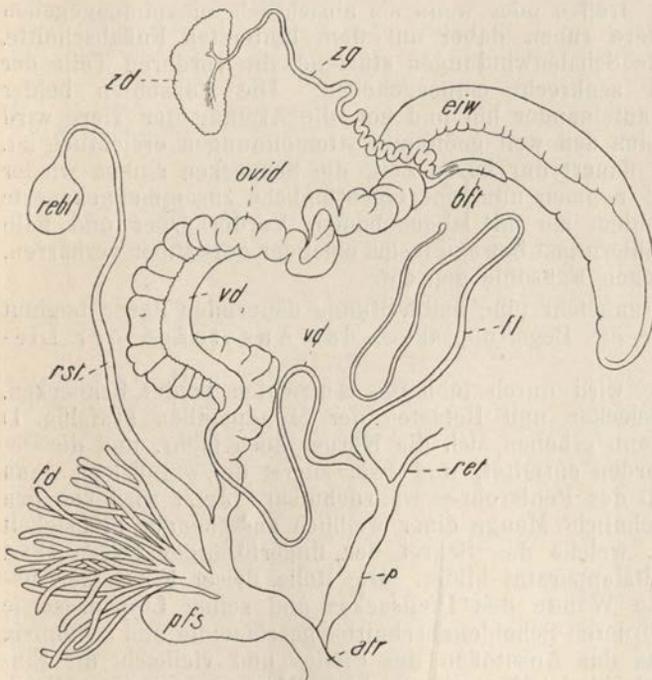


Fig. 145.

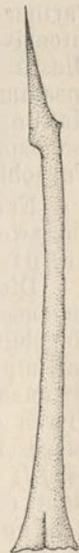


Fig. 146.

Fig. 145. Genitalapparat von *Helix pomatia*. *atr* Atrium, *bft* Befruchtungstasche, *eiw* Eiweißdrüse, *fd* fingerförmige Drüsen, *fl* Flagellum, *ovid* Ovidukt, *p* Penis, *pfs* Liebespfilsack, *rebl* Endblase des Receptaculum, *ret* Retractoriumstiel des Penis, *rst* Stiel des Receptaculum, *vd*, *vd* einzelne Abschnitte des Vas deferens, *zd* Zwitterdrüse, *zg* Zwitterdrüsengang. Nach MEISENHEIMER (76).

Fig. 146. Liebespfeil von *Zonitoides arboreus*. Nach v. JHERING (51).

mittelst eines langen Kanales (*rst*) ein kleines Bläschen, das sogenannte *Receptaculum seminis* (Fig. 145 *rebl*) in Verbindung wie auch zwei Drüsensysteme, und zwar die fingerförmige und die Eiweißdrüse. Mit der Scheide ist noch ein dickwandiger Blindsack (*pf's*) verbunden, welcher einen aus kohlensaurem Kalk bestehenden Liebesdolch (Fig. 146) ausscheidet, der bei dem Begattungsakt die Rolle eines Reizmittels spielt, wie wir weiter unten sehen werden.

Die Spermatozoen, welche ebenfalls in der zwittrigen Drüse produziert werden, werden zuerst durch denselben Zwittergang (Fig. 145 *xg*) wie die Eier durchgeleitet. Sodann gelangen die Spermatozoen in den dickwandigen Kanal, der als Oviduct weiter als Uterus bezeichnet wurde. Von dieser Stelle jedoch, an welcher der Uterus in die Scheide übergeht, trennt sich von ihm auch ein besonderer für Spermatozoen bestimmter Kanal: das Vas deferens (*vd*), welches in Windungen zum Genitalporus gelangt. In der unteren Partie schwillt es zum Penis (*p*) an, mit welchem der Musculus retractor (*ret*) und ein blinder schlanker Schlauch, das Flagellum, verbunden sind. Der Penis ist ausstülpbar. Die Geschlechtsmündung liegt rechteitig meist neben dem After oder dicht vor ihm am Kopfe.

Nach J. MEISENHEIMER lassen sich in dem ganzen Kopulationsvorgang mehrere Phasen unterscheiden. Während der ersten Phase, welche als einleitendes Liebesspiel bezeichnet wird, kriechen die Tiere gleichsam suchend umher, und dieses beginnt sofort, wenn sie sich zufällig treffen oder wenn sie absichtlich zusammengebegeben werden. Die Tiere ruhen dabei auf dem hintersten Fußabschnitte, sich auch auf die Schalenwindungen stützend, die vorderen Teile der Fußsohlen sind senkrecht emporgehoben. Die Fußsohlen beider Partner gleiten aufeinander hin und her, die Atmung der Tiere wird intensiver, was aus den weit geöffneten Atemöffnungen ersichtlich ist. Dieses Vorspiel dauert nur kurze Zeit, die Schnecken sinken wieder zusammen „und nehmen nun eine eigentümliche zusammengekauerte Haltung ein, indem sie mit abgehobenem Vorderkörper und halb eingezogenen Fühlern fast bewegungslos einander gegenüber verharren, Fußsohle fest gegen Fußsohle gepreßt.

Nach einer ungefähr eine halbe Stunde dauernden Pause beginnt die zweite Phase des Begattungsaktes, das Ausstoßen der Liebespfeile.

Diese Phase wird durch lebhaftes Aufrichten beider Schnecken, gegenseitiges Belecken und Betasten der Mundpapillen (Tafelfig. 1) eingeleitet. Sodann erheben sich die Körper noch mehr, und die Begattungsteile werden entfaltet, und zwar zuerst die weiblichen, dann ist auch ein Teil des Penisrohres wahrnehmbar. Jetzt wird von den Tieren eine ansehnliche Menge einer weißlich aussehenden Flüssigkeit ausgeschleudert, welche das Sekret der fingerförmigen Drüse (Fig. 145 *fd*) des Genitalapparates bildet. Die Rolle dieser Flüssigkeit besteht darin, „die Wände des Pfeilsackes und seiner Lippen, sowie wohl noch des vorderen Scheidenabschnittes geschmeidig und schlüpfrig zu erhalten, was das Ausstoßen des Pfeiles und vielleicht die Einführung des Penis in die Vagina erleichtert (MEISENHEIMER). Gleich darauf wird der Liebespfeil von einem der Partner und zwar demjenigen, welcher bei dem ganzen Begattungsakte die „aktive“ Rolle spielt, in den Körper der anderen Schnecke eingestoßen, doch geschieht es nicht immer an einer und derselben Stelle. Manchmal wird das Tier durch den Liebespfeil empfindlich verletzt. Es kommt aber auch vor, daß beide Tiere gleichzeitig ihre Liebespfeile aus-



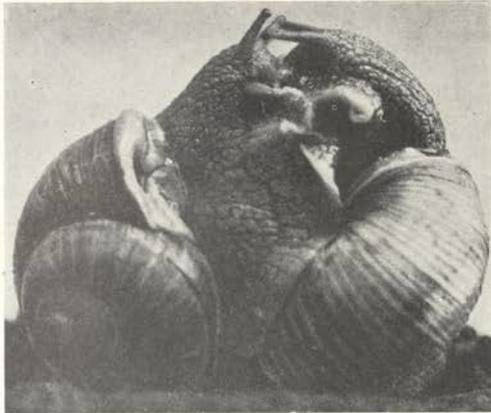


Fig. 1.

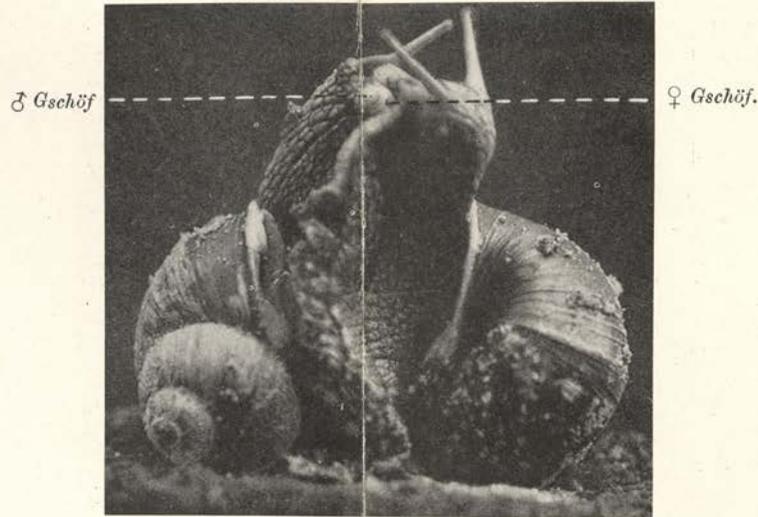


Fig. 3.



Fig. 5.

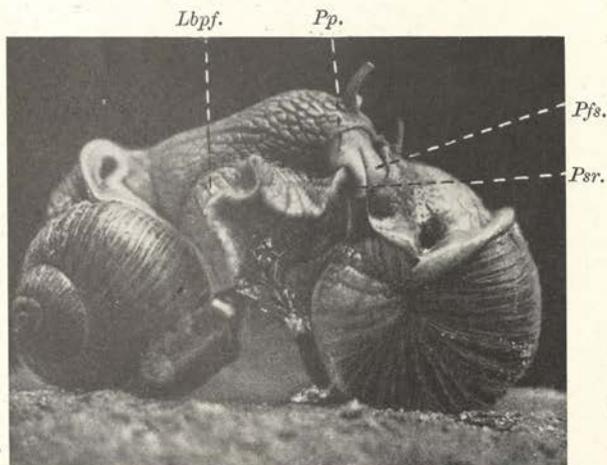


Fig. 2.

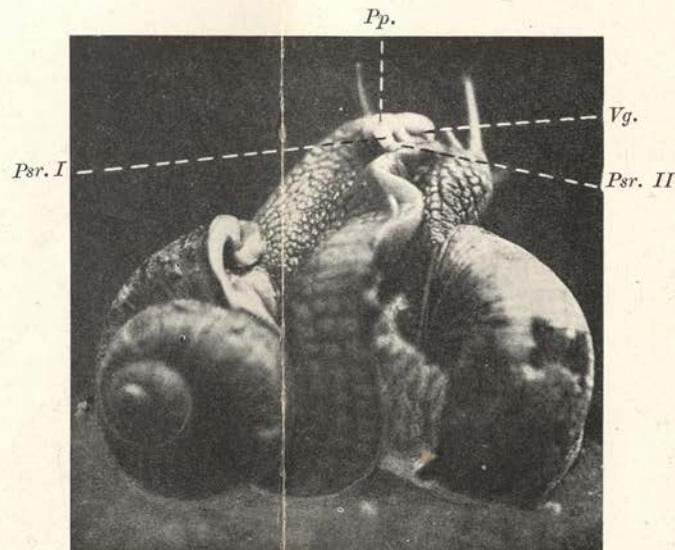


Fig. 4.

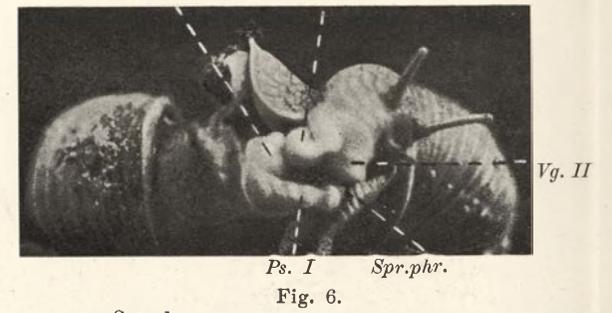


Fig. 6.



Fig. 7.

Kopulation von *Helix pomatia*. Nach MEISENHEIMER.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Tafel I (nach MEISENHEIMER, 76) stellt den Begattungsprozeß bei der Weinbergschnecke, *Helix pomatia*, dar.

Fig. 1. Vorbereitungsphase zum Ausstoßen der Liebespfeile. Gegenseitiges Belegen und Betasten.

Fig. 2. Das eine Tier hat den Liebespfeil von seinem Partner empfangen und beginnt mit den Körperbewegungen, welche die Phase des Ausstoßens des Liebespfeiles einleiten.

Fig. 3. Das Stadium der Begattungsversuche. Die Geschlechtsöffnungen der beiden Partner sind wahrnehmbar.

Fig. 4. Dieselbe Phase. Das Vorwölben und Abschwellen des Genitalfeldes, die Entfaltung des Penisrohres.

Fig. 5. Die Phase der eigentlichen Begattung.

Fig. 6, 7. Das Verhalten der Tiere nach dem Begattungsakt.

Erklärung der Abkürzungen: *Gschöf* Geschlechtsöffnung, *Lbpf* Liebespfeil, *Pfs* Pfeilsack, *Pp* Papille, *Ps* Penis, *Psr* Penisrohr, *Spr.phr* Spermatophore, *Spr.phr.F* Spermatophorenfaden, *Vg* Vagina.

stoßen. Tafel fig. 2 stellt die Phase dar, wo das eine Tier nach dem Empfangen des Pfeiles vom Partner seinerseits mit den einleitenden Körperbewegungen zum Ausstoßen des Pfeiles beginnt. Diese Phase kann sich stundenlang ausdehnen. Das Ausstoßen des Liebespfeiles wird durch die am Boden des Pfeilsackes sich befindende Papille bewirkt, an welcher der Liebesdolch ruht. Dieses Vorstoßen der Papille wird durch die Tätigkeit des äußeren Muskelmantels hervorgerufen. Die innere Einrichtung des Pfeilsackes illustriert Fig. 147, aus welcher man auch den Mechanismus des Vorstoßens der Papille resp. Ausstoßens des Liebespfeiles ansehen kann.

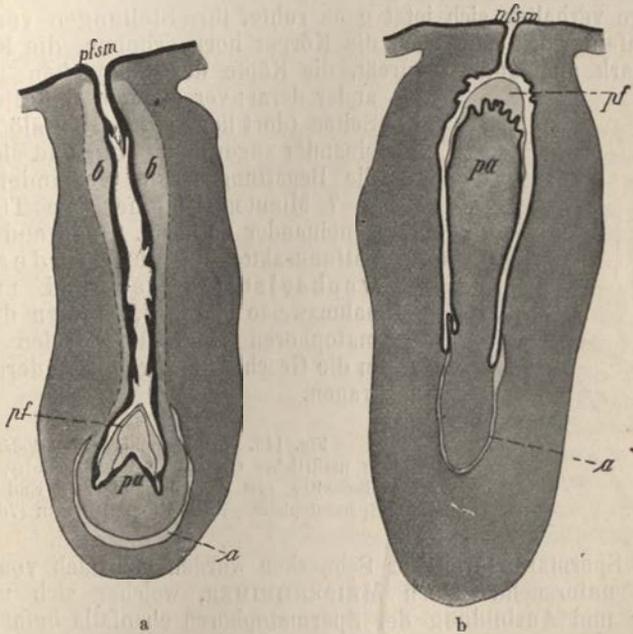


Fig. 147. Längsschnitte durch den Liebespfeilsack von *Helix pomatia*, a im Ruhezustande, b nach Ausstoßung des Liebespfeiles. a Trennungsschicht zwischen innerer Muskelpapille und äußerem Muskelmantel, b lockeres Gewebe in der Umgebung der inneren Pfeilsackwandung, pa innere Papille, pf Liebespfeil, pfsm Mündung des Liebespfeilsackes. Nach MEISENHEIMER (76).

3  
8  
Nachdem das durch den Liebesdolch getroffene Tier den augenblicklichen Schmerz überwunden hat, schickt es sich selbst dazu an, den Liebespfeil auszustoßen, zeigt sich stets stark sexuell erregt, ja es beginnt sofort mit seinen Coitusversuchen. Nun folgt die nächste Phase, welche man als Begattungsversuche bezeichnen kann. Während dieser Phase werden die Begattungsorgane, sowohl die Scheiden als auch die Penisrohre vollauf entfaltet und die Tiere machen Versuche, „ihre Vorderkörper derart aneinander vorbeizuschieben, daß sich dieselben kreuzen und die rechte Kopfseite des einen Tieres die entsprechende des anderen Tieres berührt, wodurch erst die Genitalöffnungen unmittelbar aneinander gegenüber zu liegen kommen“. Die Versuche, die ausgerollten Penisrohre in die Vaginaöffnungen einzuführen, dauern oft längere Zeit; wenn sich die Begattungsorgane verfehlen, so werden sie wieder in den Körper zurückgezogen und nach entsprechender Körperstellung wieder ausgerollt. Die Coitusversuche illustriert Tafelfig. 3, 4. Der Mechanismus der Penisausstülpung bei den Schnecken erklärt sich durch die Tätigkeit der in der Peniswand enthaltenen Muskeln und außerdem durch Veränderungen in der lokalen Blutzirkulation. In der letzten Phase der Penisausstülpung (schon während der Begattung selbst) werden bedeutende Mengen von Blutflüssigkeit in die Zwischenräume der Muskelsepten eingeführt, und die Anstauung des Blutes bewerkstelligt die Anschwellung des vorderen Penisendes.

9  
Während des eigentlichen Begattungsaktes dringt der Penis in die bisher noch nicht vollkommen entfaltete Scheide ein, die Tiere verhalten sich jetzt ganz ruhig, ihre Stellungen veranschaulicht Tafelfig. 5. Wir sehen die Körper hoch erhoben, die Fußsohlen sind stark aneinander gepreßt, die Köpfe der Schnecken gegeneinander derart verschoben, daß die rechten Seiten (dort liegen die Genitalöffnungen) einander zugewendet sind und sich durch die Begattungsorgane verbinden. Nach 4—7 Minuten beginnen die Tiere sich voneinander zu lösen. Während des Begattungsaktes, welcher in der Regel wechselseitig ist und nur ausnahmsweise einseitig, werden die Spermatophoren jedes der beiden Partner in die Geschlechtswege des anderen übertragen.

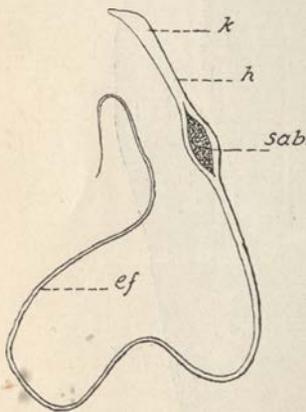


Fig. 148. Spermatophore von *Helix pomatia* in natürlicher Größe. *k* Kopfabschnitt, *h* Halsabschnitt, *sam* Samenbehälter, *ef* Endfaden der Spermatophore. Nach MEISENHEIMER (76).

Die Spermatophoren der Schnecken wurden mehrfach von vielen Autoren untersucht. Nach MEISENHEIMER, welcher sich mit der Struktur und Ausbildung der Spermatophoren ebenfalls befaßte, besteht die Spermatophore (Fig. 148) aus einem knopfartig verdickten vorderen Abschnitt, an diesen schließt sich ein dünnerer Hals an, und darauf folgt ein länglich-ovaler Spermatozoenbehälter, der in einen langen, peitschenförmigen Faden endet. Das Sperma gelangt aus der Zwitterdrüse durch das Vas deferens; die gallertige Substanz, von welcher

das Spermatozoenpaket umhüllt ist, wird durch das Flagellum geliefert und die endgültige Formierung der Spermatophore vollzieht sich im Lumen des Penisrohres. Die definitive Ausbildung der Spermatophore verläuft in den männlichen Geschlechtswegen unmittelbar vor dem Coitus oder während des Begattungsaktes selbst (MEISENHEIMER).

Die Spermatophore wird durch den Penis in den Geschlechtsapparat des anderen Partners eingeführt, und zwar ist dabei zu beachten, daß der Penis bei der Begattung bei den Schnecken nicht nur die ganze Scheide ausfüllt, sondern weit in den Stiel des Receptaculum seminis eindringt. Die Spermatophore wandert sodann stielaufwärts bis zur Endblase des Receptaculum.

In der letzten Phase des Begattungsaktes ziehen sich die Tiere zurück. Die beiden Schnecken, welche ihre Geschlechtsteile während des eigentlichen Begattungsaktes stark aneinander gepreßt hielten, ziehen jetzt ihre Ruten aus den Scheiden der Partner heraus. Der Penis zeigt jetzt ein verändertes Aussehen, auffällig erscheinen nämlich an seiner Oberfläche die wulstartigen Auftreibungen (Tafelfig. 6, 7). Er rollt sich sodann langsam ein, und die Geschlechtsöffnungen der beiden Partner sind bloß noch durch die Spermato-phorenfäden verbunden (Tafelfig. 7). Auch die Vagina stülpt sich jetzt ein. Während des oft mehrere Stunden dauernden Gegenübersitzens, wobei die Schnecken ihre Fußsohlen oft lange noch aufeinander gepreßt halten, werden die Spermato-phorenfäden gänzlich in das Receptaculum eingezogen, und damit ist der ganze Begattungsprozeß zu Ende: die Tiere, die sich nach vollzogenem Coitus in völliger Erschlaffung befinden, kriechen davon.

Es ist beachtenswert, daß nach den Erfahrungen MEISENHEIMERS und anderer Autoren, welche auch schon vor ihm den Begattungsprozeß beobachtet haben, die Schnecken während des Coitus eine überaus große Teilnahmslosigkeit gegen ihre Umgebung zur Schau tragen. Die Begattung wird von den Schnecken mehrmals wiederholt (PFEIFER, 85; KEFERSTEIN und EHLERS 57; MEISENHEIMER, 76), und es wurden sogar noch an demselben Tage zwei Kopulationsakte beobachtet.

Wie lange kann das Sperma im aktiven Zustande im Receptaculum seminis aufbewahrt werden? Die Antwort auf diese Frage finden wir in den Versuchen von LANG. Dieser Forscher hat bei seinen Kreuzungsexperimenten, zu welchen mehrere Arten von Heliciden (*Helix nemoralis*, *hortensis*, *sylvatica*, *austriaca*, *stauropolitana*) verwendet wurden, festgestellt, daß, wenn zwei verschiedene Arten nach dem Winterschlaf zusammengebracht und zusammen in je einem Zuchtbehälter abgesondert wurden, die aus den Eiern ausgeschlüpften Jungen keinen Bastardcharakter, sondern den reinen Typus eines der Eltern aufwiesen. Die Vermutung, daß die Zuchtexemplare in ihren Receptaculen einen Vorrat von Sperma, welches von der im vorigen Jahre vollzogenen Kopulation herrührte, behalten hatten, hat sich in späteren Versuchen bestätigt. A. LANG (64) hat zu diesem Zwecke eine Anzahl von Individuen von Jugend auf als Einsiedler gehalten, dann zur Kopulation zugelassen und nachher wieder als Einsiedler isoliert. LANG konnte nun beobachten, daß die Tiere nicht nur im Jahre der Kopulation, sondern auch in mehreren darauf folgenden Jahren eine gesunde Nachkommenschaft erzeugten.

Durch diese Versuche ist also in einwandfreier Weise die Eigenschaft des Spermas bewiesen, im Receptaculum seminis lange Zeit lebens- und befruchtungsfähig zu bleiben.

δ) **Tintenfische (Cephalopoden).** In dieser Klasse der Weichtiere sind die Geschlechter getrennt. Die Befruchtung der Geschlechtselemente vollzieht sich innerlich, und es findet also dabei stets Begattung statt. Auch hier muß ich einige anatomische Bemerkungen vorausschicken.

Bei vielen Tintenfischen tritt ein sexueller Dimorphismus auf. So ist z. B. bei *Argonauta* die Differenz zwischen dem Männchen und Weibchen sehr auffällig. Die Weibchen unterscheiden sich hier durch bedeutende Größe sowie den Besitz einer äußeren Schale sofort von dem kleinen schalenlosen Männchen. Bei anderen Autoren ist die Differenz nicht so stark. In dem Eingeweidessack, und zwar in der Spitze desselben liegt die Genitaldrüse, deren Höhle mit dem Cölom in offener Kommunikation steht. Die Produkte der Gonade fallen direkt in die Cölohmöhle und werden aus derselben durch besondere Ausführgänge abgeleitet. Der Ovidukt, resp. die Ovidukte münden in der Mantelhöhle, wo sich auch Anhangsdrüsen (Nidamentaldrüsen) befinden, welche die zur Umhüllung und Verbindung der Eier dienende Kittsubstanz ausscheiden.

Im Samenleiter kann man mehrere Abschnitte unterscheiden: der erste ist vielfach gewunden, sodann folgt eine erweiterte Samenblase mit der Prostata-drüse an ihrem Ende und weiter ein geräumiger Spermatophorensack, die sogenannte NEEDHAMSche Tasche, welche durch eine Papille in die Mantelhöhle mündet.

Sehr interessant stellt sich das männliche Begattungsorgan dar. Als Prinzip gilt hier die Umwandlung eines Mundarmes des Männchens zum Begattungsorgan und Spermatophorenträger, dem sogenannten Hectocotylus, welcher von dem Organismus abgelöst werden kann. Diese Erscheinung wurde von STEENSTRUP (109) entdeckt und seither von vielen Autoren beobachtet und weiter erforscht. Die neueren Arbeiten von E. RACOVITZA (93, 94), CHUN (20), MARCHAND (73) bringen viele interessante, morphologische Details über den Bau des männlichen Genitalapparates der Tintenfische. Die Erscheinung der Hektokotylie wurde besonders bei den Octopodengattungen beobachtet, und zwar nur an einem oder zwei Armen. Die Hektokotylisierung von zwei Dorsalar-men wurde neuerdings von C. CHUN (20) bei *Calliteuthis* und *Histioteuthis* beschrieben. Die Umwandlung des Armes zum Hectocotylus hat folgenden Verlauf: Der betreffende Arm ist anfänglich in einem pigmentierten Säckchen eingeschlossen (Fig. 149). Durch Platzen des Säckchens wird der Arm frei, und die Falten des Säckchens bilden eine die Spermatophoren aufnehmende Tasche. Die Tasche steht mit dem im Innern des Hectocotylus verlaufenden Kanal, welcher durch die ganze Länge des Armes verläuft und an seinem Ende ausmündet, in Verbindung. „Das Endstück des Armes ist zu einem langen, fadenförmigen Penis umgewandelt, welcher anfangs ebenso in einem besonderen Säckchen eingeschlossen liegt, wie der ganze Arm in der Hectocotylustasche. Bei ausgestülptem Penis bleibt das Säckchen als ein Anhang an einer Basis zurück.“ (HESCHELER, 97.)

Der Kopulationsvorgang der Tintenfische wurde von J. KOLLMANN (60) schon im Jahre 1875 beschrieben. In dieser Schilderung

hebt der genannte Autor hervor, daß die kopulierenden Tiere „einen grimmigen Kampf auf Leben und Tod“ führen, „ein Ringen, das die wilde Stärke und Gewandtheit dieser Tiere vielleicht am besten hervortreten läßt“. KOLLMANN (60) weist darauf hin, daß bei dem Begattungsakte der zu einem Samenträger umgewandelte Arm durch die Atemöffnung in den Mantel des Weibchens eindringt, um dort wie bei den Octopoden, Eledonen oder Sepien den Samen zurückzulassen. Die gewaltigen Bewegungen, welche das Tintenfischweibchen ausführt, hält KOLLMANN für Reflexbewegungen, welche durch Einführung des fremden Körpers in den Atemweg entstehen müssen.

Sehr genaue Beobachtungen des Begattungsprozesses bei den Cephalopoden verdanken wir E. RACOVITZA (93, 94). Er hat den Coitus bei *Sepioloa Rondeletii* zuerst beschrieben. Das Männchen, ob- schon bedeutend kleiner als das Weibchen, erfaßte dieses heftig und wendete es mit der ventralen Körperfläche nach oben; sodann führte

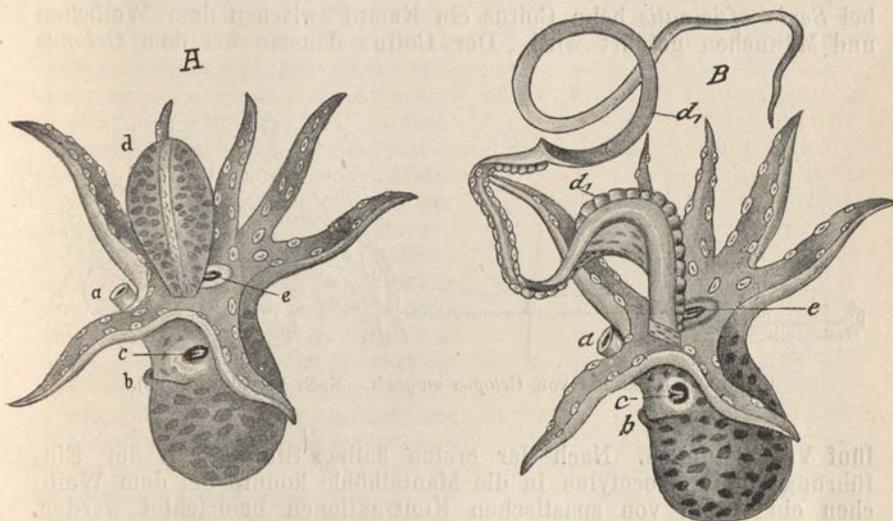


Fig. 149. Männchen von *Argonauta argo*. A mit in das Säckchen (*d*) eingeschlossenem Hectocotylus. B mit freiem Hectocotylus, *a* Trichter, *b* Rand der Mantelfalte, *c* linkes Auge, *d* Säckchen, *d*, Hectocotylus, *e* Mund. Nach H. MÜLLER aus HESCHELER (47).

er das erste Armpaar (und zwar den linken und den hektokotylisierten Arm) in die Mantelhöhle des Weibchens, das zweite Paar war in- zwischen ausgestreckt, das dritte umschlang den Hals, das vierte lag zwischen den Armen des Weibchens. Der Coitus dauerte 8 Minuten. Während dieser Zeit bemühte sich das Männchen, das Weibchen mög- lichst weit von sich entfernt zu halten. Das Weibchen dagegen, welches während des Begattungsaktes nicht atmen konnte, machte gewaltige Versuche, sich von seinem Partner zu befreien.

Bei *Octopus vulgaris* wurde der Begattungs Vorgang ebenfalls von E. RACOVITZA (94) beschrieben. Er beobachtete diesen Prozeß im Aquarium. Das Männchen war bedeutend größer als das Weibchen. Die Stellung, welche die Tiere während des Begattungsaktes ein- nehmen, stellt die aus der Arbeit von E. RACOVITZA entnommene

Abbildung (Fig. 150) dar. Während des Coitus hält das Männchen das Weibchen möglichst fern von sich. Mit dem vollkommen ausgestreckten Arm des dritten Armpaares streichelte es längere Zeit das Weibchen. Die übrigen Arme des Männchens sind nach oben gebogen, bleiben jedoch während der Begattung unbewegt. Der hektokotylierte Arm biegt sich bei den Bewegungen S-förmig. Nach diesem einige Zeit lang dauernden Vorspiel führt das Männchen seinen hektokotylierten Arm in die Mantelhöhle des Weibchens ein, was eine spastische, heftige Kontraktion des Körpers beim Weibchen bewirkt, welches dabei jedoch keinen Versuch macht zu entfliehen. Während des ganzen Begattungsaktes verhielt sich das Weibchen vollkommen passiv. RACOVITZA hat dabei auch festgestellt, daß das Männchen seine übrigen Arme zum Festhalten des Weibchens von *Octopus* nicht gebraucht, sondern mit dem Weibchen nur vermittelt des hektokotylierten Armes in Kontakt bleibt. Demgegenüber behauptet BERGMANN (4), daß sowohl bei *Octopus vulgaris*, wie auch bei *Sepia officinalis* beim Coitus ein Kampf zwischen dem Weibchen und Männchen geführt wird. Der Coitus dauerte bei dem *Octopus*



Fig. 150. Begattung von *Octopus vulgaris*. Nach RACOVITZA (93).

fünf Viertelstunden. Nach der ersten halben Stunde seit der Einführung des Hectocotylus in die Mantelhöhle konnte bei dem Weibchen ein Anfall von spastischen Kontraktionen beobachtet werden. RACOVITZA vermutet, daß durch die Bewegung des Hectocotylus in der Atemhöhle das Weibchen gereizt wird. Nach Beendigung des Begattungsaktes entfernt das Männchen den hektokotylierten Arm aus der Mantelhöhle des Weibchens; beide Tiere bleiben jedoch noch über eine Stunde an ihren früheren Stellen ruhig sitzen.

RACOVITZA hatte Gelegenheit, den Begattungsvorgang mehrmals zu beobachten. Stets verlief er auf dieselbe, oben beschriebene Weise. Es ist noch zu erwähnen, daß dasselbe Tintenfischpaar zwei- oder sogar dreimal täglich kopulierte. RACOVITZA hält es jedoch für unwahrscheinlich, daß die Tiere auch in der Natur im Meere den Begattungsprozeß so oft wiederholen, wie es im Aquarium beobachtet wird; der Autor hat nämlich bemerkt, daß nach der ersten vollzogenen Kopulation das Weibchen das Zusammentreffen mit dem Männchen meidet. Es ist einleuchtend, daß ihr dies im Aquarium bedeutend schwerer gelingt als eventuell im Freien. Einen echten Kampf bei der Begattung konnte RACOVITZA bei dieser Tintenfischart nicht feststellen.

Die Begattung bei *Rossia* konnte RACOVITZA nicht beobachten, alles spricht jedoch dafür, daß sie in derselben Weise verläuft, wie wir sie bei *Sepiolo* kennen gelernt haben.

Während des Begattungsaktes vollzieht sich die Ueberführung des Spermas aus dem männlichen Organismus in die weiblichen Geschlechtswege. Die in der Gonade produzierten Spermatozoen werden bei den Cephalopoden im unteren Teile des männlichen Geschlechtsweges in Spermatophoren organisiert. Die Struktur der Spermatophoren der Tintenfische wurde mehrmals untersucht. Die Arbeiten von MILNE-EDWARDS (76 a), DUVERNOY (25 a) und besonders das gründliche Studium der Spermatophoren bei *Rossia* von RACOVITZA haben wichtige morphologische und physiologische Momente auf diesem Gebiete zutage gefördert<sup>1)</sup>. Den wesentlichsten Teil jeder Spermatophore bildet der Samenbehälter. Die Samenmasse ist hier von der zweischichtigen Wand des Samenbehälters umgeben. Der Samenbehälter liegt im hinteren Teile der Spermatophore, und an seinem hinteren Ende liegt ein spiralförmiger Faden, welcher den Samenbehälter mit der Spermatophorenkapsel verbindet. Vor dem Samenbehälter liegt ein sogenannter Ejakulationsapparat, welcher aus mehreren Bestandteilen zusammengesetzt ist und teilweise eine filamentöse Struktur aufweist. Der Samenbehälter (Fig. 151 Sb) mitsamt dem Ejakulationsapparat ist in einer dreischichtigen Hülle eingeschlossen, aus welcher nur der Endfaden am Vorderende der Spermatophore nach außen hervorgeht.

Die Spermatophore wird bei dem oben beschriebenen Kopulationsakt durch den Hectocotylus in den weiblichen Organismus, und zwar zwischen die die Oviduktöffnung umgebenden Falten eingeführt (RACOVITZA, 93, p. 530), hierauf beginnt die Ejakulation des

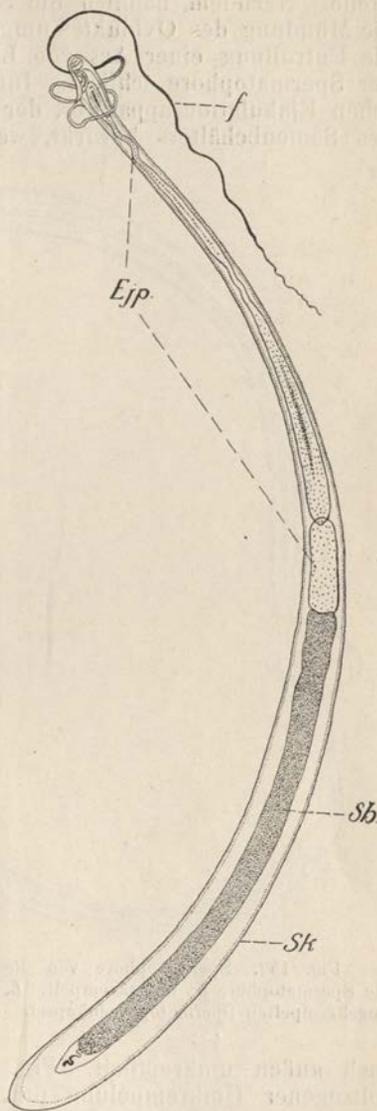


Fig. 151. Spermatophore von *Rossia macrosoma*. Ejp Ejakulationsapparat, f Endfaden des Ejakulationsapparates, Sb Samenbehälter, Sk Spermatophorenkapsel. Nach RACOVITZA (93).

1) Vgl. die Beschreibung der Spermatophoren von Cephalopoden im Lehrbuch der Embryologie von KORSCHULT und HEIDER (61), p. 439 ff.

Samens, in der man mehrere aufeinander folgende Phasen unterscheidet. Das Prinzip des ganzen Vorganges besteht in der Evagination der Spermatophore und in dem darauf folgenden Platzen des mit dem Samenbehälter kommunizierenden Spermatophorenkanals an einer bestimmten Stelle. Nachdem nämlich die Spermatophore vom Männchen in die die Mündung des Oviduktes umgebenden Falten eingeführt ist, erfolgt die Entrollung einer Art von Ligatur, welche die vordere Oeffnung der Spermatophore schließt. Infolgedessen wird mit Hilfe des elastischen Ejakulationsapparates, der sich sofort entrollt, die Evagination des Samenbehälters bewirkt, welcher sich wie ein Handschuhfinger

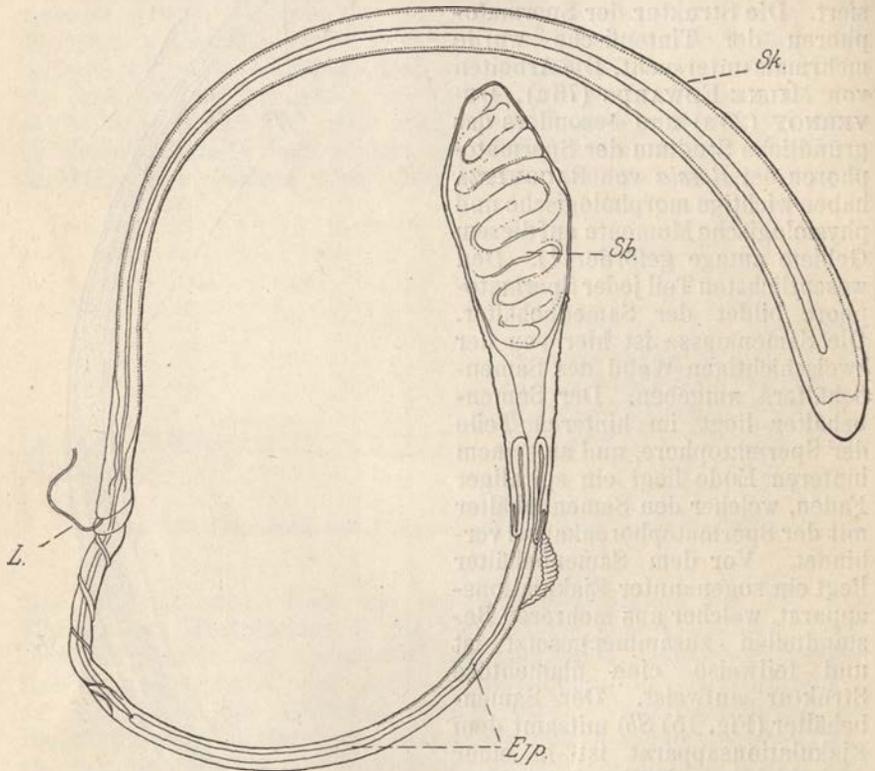


Fig. 152. Spermatophore von *Rossia macrosoma* nach vollzogener Ejakulation. Die Spermatophore ist umgekrempt. L. Ligatur, Sb. Samenbehälter, Sk. die Wand der umgekrempten Spermatophorenkapsel. Nach RACOVITZA (93).

nach außen umkrempt. Fig. 152 stellt die Spermatophore nach vollzogener Umkrempelung dar. Der Samenbehälter verändert sein Aussehen, er hat jetzt eine eiförmige Gestalt und wird als sekundärer Samenbehälter bezeichnet. Dieser Vorgang verläuft unter der Haut der Falten, welche die weibliche Geschlechtsmündung umgeben. Hier erfolgt auch der zweite Akt der Ejakulation, d. i. das Abbrechen der langen Hülse, welche bekanntlich blind geschlossen war. Die Spermatophore wird dadurch in zwei Abschnitte geteilt. Der erste Abschnitt (Fig. 153) besteht aus dem Samenbehälter, dessen Wand

(Tunica interna) sich in einen langen Schlauch verlängert, der zweite aus der blind geschlossenen Spermatophorenhülse und dem Ejakulationsapparat (aus welchem nur ein Teil der sogenannten Tunica interna bei dem ersten Abschnitt zurückgeblieben ist).

Durch diesen Bruch der Spermatophore ist die Oeffnung für den Samenbehälter geschaffen, so daß die Spermatozoiden jetzt nach außen gelangen können.

Es folgt jetzt also der Prozeß der Entleerung des Samenreservoirs, welcher sehr langsam vor sich geht. Die Spermatozoiden gelangen in die Mantelhöhle des Weibchens. Nach RACOVITZA (93, p. 534) unterliegt es keinem Zweifel, „daß die Befruchtung im Momente erfolgt, wenn die Eier aus dem Ovidukte heraustreten und in die Mantelhöhle gelangen“.

Von RACOVITZA wurde darauf hingewiesen, daß man manchmal in dem Körpergewebe der Männchen, also z. B. unter der Haut der Arme die Spermatophore findet. Der genannte Autor erklärt die Tatsache dadurch, daß bei dem Kampfe, welcher bei der Kopulation zwischen dem Männchen und dem stärkeren Weibchen stattfindet, die Spermatophore nicht an die Bestimmungsstelle gelangt, sondern, daß sich das Männchen dabei selbst verwundet und unter seine eigene Haut die Spermatophore injiziert. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die Spermatophoren im Kampfe zwischen zwei Männchen unter die Haut des einen von ihnen gelangen können.

**h) Gliederfüßler (Arthropoda).**

Die Arthropoden pflanzen sich auf geschlechtlichem Wege fort, und zwar entwickeln sich hier die Eier entweder nach vorhergehender Befruchtung oder parthenogenetisch, resp. auch durch Pädogenese. Die Besprechung der Geschlechtsver-

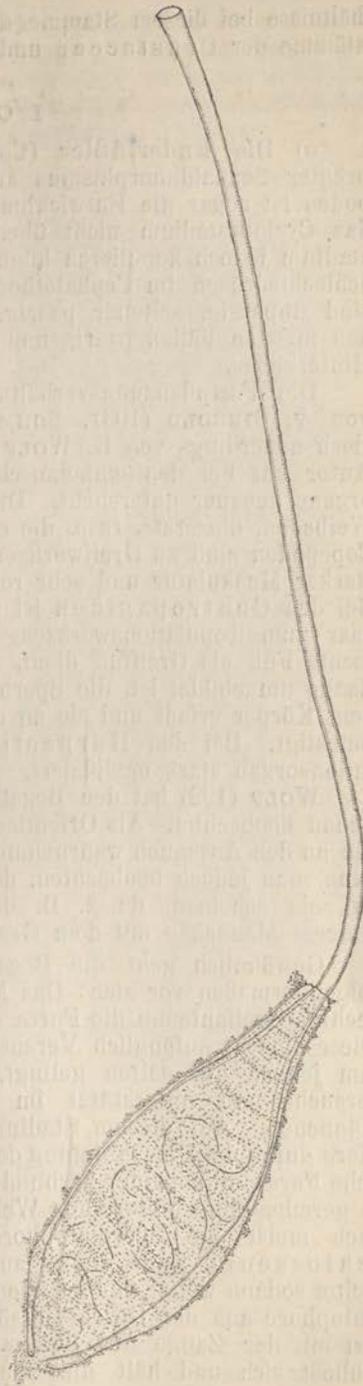


Fig. 153. Der Samenbehälter nach dem Abbrechen von der Spermatophorenhülse. Nach RACOVITZA (93).

hältnisse bei diesem Stamme der Tiere muß einzeln für die Unterstämme der Crustaceen und Tracheaten erfolgen.

### I. Crustaceen.

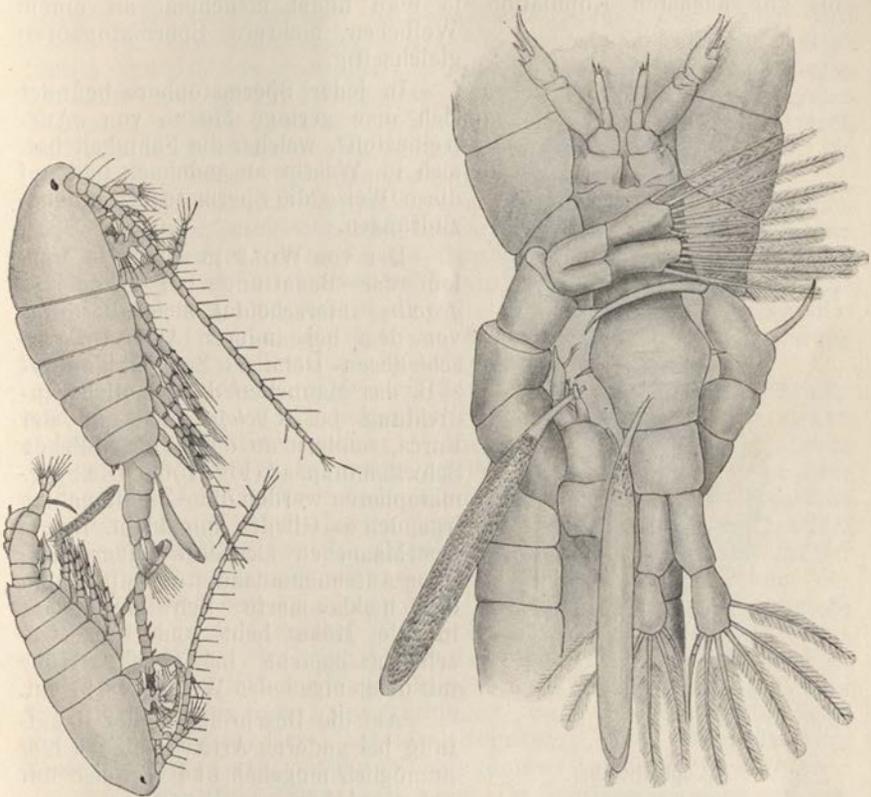
α) Die **Ruderfüßler (Copepoda)** zeichnet ein stark ausgeprägter Sexualdimorphismus aus. Bei manchen parasitischen Copepoden ist sogar die Entwicklung der Männchen so gehemmt, daß sie das Cyclopsstadium nicht überschreiten, auf diesem Entwicklungsstadium jedoch kopulieren können. Bei den Copepoden liegen die Geschlechtsdrüsen im Cephalothorax und in den Brustsegmenten. Sie sind unpaarig, seltener paarig. Die Ausführungsgänge dagegen sind in den meisten Fällen paarig und münden an dem ersten Segmente des Hinterleibes.

Die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Ruderfüßlern wurden von v. SIEBOLD (103), SCHMEIL (98) u. a. am gründlichsten jedoch neuerdings von E. WOLF (122) geschildert. Der letztgenannte Autor hat bei den einheimischen Copepoden auch die Kopulationsorgane genauer untersucht. Die Männchen sind hier kleiner als die Weibchen, die erste, resp. die ersten Antennen der Männchen bei den Copepoden sind zu Greifwerkzeugen modifiziert, welche mit auffallend starker Muskulatur und sehr reichen Sinnesdornen ausgestattet sind. Bei den Centropagiden ist nach WOLF das 5. (rudimentäre) Fußpaar zum Kopulationswerkzeug differenziert, und zwar so, daß der rechte Fuß als Greiffuß dient, der linke dagegen, welcher zu einer Zange umgebildet ist, die Spermatophore bei ihrem Heraustreten aus dem Körper erfaßt und sie an der Geschlechtsöffnung des Weibchens befestigt. Bei den Harpacticiden ist das 3. Fußpaar als Kopulationsorgan stark modifiziert.

WOLF (122) hat den Begattungsprozeß bei mehreren Copepoden genau beobachtet. Als Orientierungsorgan scheinen bei den Männchen die an den Antennen wahrnehmbaren Sinnesdornen zu fungieren, dabei kann man jedoch beobachten, daß die Männchen oft falsch orientiert zu sein scheinen, da z. B. das Männchen von *Diaptomus* oft ein anderes Männchen mit dem Greiforgan erfaßt.

Gewöhnlich geht die Begattung, z. B. bei *Diaptomus gracilis*, folgendermaßen vor sich: Das Männchen umfaßt plötzlich mit seiner rechten Greifantenne die Furca eines vorbeischwimmenden Weibchens. Dieses macht anfänglich Versuche, das Männchen abzuschütteln, was ihm jedoch nur selten gelingt, unterläßt jedoch weitere Befreiungsversuche und unterstützt im Gegenteil in gewissem Grade das Männchen. Auf diesem Stadium der Begattung sind (Fig. 154) die Tiere durch die Umschlingung der Antenne des Männchens um die weibliche Furca miteinander verbunden; das Männchen befindet sich somit in gerader Linie hinter dem Weibchen. In diesem ersten Stadium tritt auch meist die Spermatophore mit dem stumpfen, blind geschlossenen Ende zuerst aus der männlichen Geschlechtsöffnung, gleitet sodann weiter und nachdem das spitze, offene Ende der Spermatophore aus der Geschlechtsöffnung hinausgelangt ist, wird es sofort mit der Zange des linken rudimentären Fußes ergriffen, diese schließt sich und hält die Spermatophore geschlossen, so daß die Spermatozoen nicht nach außen geraten können. Jetzt folgt die zweite Begattungsphase. Durch kräftiges Vorwärtsschnellen sucht

das Männchen sich mit seinem Abdomen an den Hinterleib des Weibchens zu schwingen, um seinen Greifhaken des rechten rudimentären Fußes (5. Paar, der linke Fuß dieses Paares hält inzwischen die Spermatophore) von hinten her um die Ansatzstelle des weiblichen Abdomens zu legen. Immer aber hält das Männchen das Weibchen weiter mit der um die Furca herumgeschlungenen Antenne.



1 Das Ergreifen des Weibchens.

*Diaptomus gracilis*.

Fig. 154.

Fig. 154. Begattung von *Diaptomus gracilis*. Das Ergreifen des Weibchens. Nach E. WOLF (122).

2 Das Anheften der Spermatophore.

*Diaptomus gracilis*.

Fig. 155.

Fig. 155. Begattung von *Diaptomus gracilis*. Das Anheften der Spermatophore. Nach E. WOLF (122).

Die dritte Begattungsphase stellt die aus der Arbeit von WOLF entnommene Fig. 155 dar, auf welcher diejenigen Teile der beiden Partner abgebildet sind, welche bei diesem Akte im Spiele sind. Wir sehen also an der Abbildung oben das weibliche, vom Männchen umfaßte Abdomen. Mit der Zange des linken Fußes hält das Männchen

noch immer die Spermatophore, und zwar so, daß ihre Oeffnung dem weiblichen Genitalsegment zugekehrt ist. Das Männchen fährt prüfend auf diesem Segment auf und ab, bis es die richtige Stelle findet, an welcher die Spermatophore sofort angeklebt wird. Die beiden Partner verbleiben noch eine Zeitlang in der Umschlingung weiter und schwimmen zusammen herum. Die am weiblichen Organismus angeklebte Spermatophore bleibt am Genitalporus längere Zeit haften, oft bis zur nächsten Kopulation, ja man findet manchmal an einem Weibchen mehrere Spermatophoren gleichzeitig.

In jeder Spermatophore befindet sich eine geringe Menge von „Aus-treibestoff“, welcher die Fähigkeit hat, sich im Wasser auszudehnen und auf diese Weise die Spermatozoen hinauszudrängen.

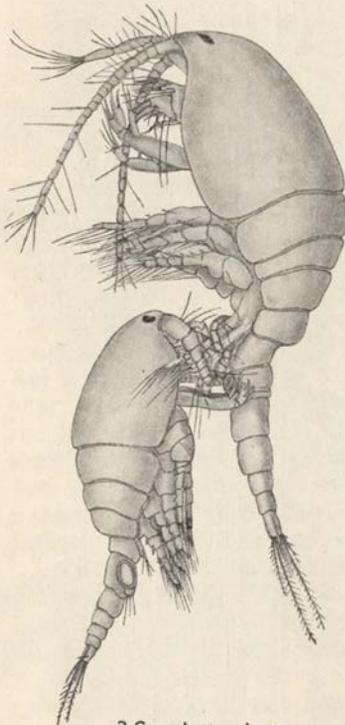
Der von WOLF geschilderte Verlauf der Begattung bei *Diaptomus gracilis* unterscheidet sich allerdings von dem bei anderen Arten in verschiedenen Details. So umklammert z. B. das Männchen das weibliche Individuum bei *Cyclops* nicht an der Furca, sondern an dem 4. weiblichen Schwimmfußpaar (Fig. 156). Die Spermatophoren werden ohne Zuhilfenahme irgendeines Gliedes angeklebt, indem das Männchen sich mit seiner kräftigen Antennenmuskulatur emporzieht, das umklammerte Schwimmfußpaar in die Höhe hebt und sein Geschlechtssegment in gleiche Höhe mit demjenigen des Weibchens bringt.

Auf die Beschreibung der Begattung bei anderen Arten kann ich hier unmöglich eingehen und verweise nur auf die Arbeit von WOLF.

β) Die **Kiemenfüßler (Branchiopoda)** pflanzen sich sowohl durch befruchtete als auch durch parthenogenetische Eier fort. Die ersteren

werden als Wintereier, die letzteren als Sommer- oder Subitaneier bezeichnet. Hier interessiert uns diejenige Fortpflanzungsform, welcher die Befruchtung zugrunde liegt. Die Kiemenfüßler zeichnen sich durch innere Befruchtung aus, es muß also derselben der Begattungsprozeß vorangehen.

Sehr genaue Angaben über den Begattungsvorgang der Branchiopoden, besonders der Cladoceren, finden wir in der Arbeit von WEISMANN (118). Der genannte Autor hat bei einer Anzahl von Arten den Verlauf des Begattungsaktes nur aus der aufs gründlichste durchstudierten Organisation der Begattungsorgane erschlossen, bei anderen Species aber durch direkte Beobachtung festgestellt. Der



3. Copulation bei  
*Cyclops fuscus*.

Fig. 156. Kopulation bei *Cyclops fuscus*. Nach E. WOLF (122).

Verlauf der Begattung ist hier recht verschieden. Bei den Sidinen sind die Begattungsorgane paarig. So sehen bei *Daphnella* die männlichen Kopulationsorgane wie helle, dünnwandige Schläuche von bedeutender Dicke und Länge aus. Das männliche Begattungsorgan liegt etwas an der Seite des Tieres und die weibliche Geschlechtsöffnung ist ebenfalls etwas seitwärts verschoben. Die Begattung vollzieht sich bei diesen Tieren nach WEISMANN durch Aufeinanderpressen der beiderseitigen Geschlechtsöffnungen. Der Penis wird dabei von der ringförmigen Vulva wie von einem Saugnapf festgehalten. Hinsichtlich der Stellung, welche die Tiere bei dem Begattungsakt einnehmen, gibt WEISMANN an, daß das Männchen sich mit seinem Fußhaken an dem unteren Schalenrande des Weibchens festklammert, und nun während dieses den ganzen Rumpf nach abwärts beugt, die geschwellten Begattungsorgane an den Vulven anheftet.

Im Gegensatz zu *Daphnella* und *Moina*, bei denen der Samen in die weibliche Geschlechtswege entleert wird, ejakuliert das Männchen von *Daphnia* sein Sperma in die Bruthöhle, das ist in den zwischen dem Rücken des Tieres und der Schale eingeschlossenen Raum. Die Ejakulation in die Eileiter ist hier aus morphologischen Gründen unmöglich. Wir haben es hier also mit einer Art äußerer Befruchtung zu tun, doch geht derselben eine Kopulation voraus.

Der Begattungsvorgang wird durch Anklammern des Männchens und gemeinsames Umherschwimmen eingeleitet. Nach WEISMANN greifen die begattungslustigen Männchen ungefähr jedes Weibchen an, kopulieren jedoch mit trächtigen Weibchen nicht und lassen diese bald wieder los; vielmehr findet die Kopulation nur mit einem solchen Weibchen statt, welches ein befruchtungsbedürftiges Ei im Ovarium trägt. Wenn Männchen mit einem Weibchen mit Embryonen in der Bruthöhle zusammengebracht werden, so warten sie die Geburt der Jungen ab und erst dann beginnt die Begattung. Manchmal klammern sich dabei zwei Männchen an die Bauchseite des Weibchens, das Sperma wird in die Bruthöhle entleert und der Austritt der Eier folgt hier unmittelbar auf den Begattungsakt. Die Begattung kann bei diesen Tieren nur dann stattfinden, wenn die Bauchseiten und die Köpfe beider Tiere einander zugekehrt sind. Während der Ejakulation muß das männliche Postabdomen lang ausgestreckt sein.

Auch bei den Lynceinen findet die Spermaejakulation in den Brutraum statt, wobei das männliche Postabdomen tief in denselben eingeführt ist.

γ) **Muschelkrebse (Ostracoda)** entwickeln sich auf geschlechtlichem Wege hauptsächlich aus befruchtungsbedürftigen Eiern. Zwar vermutete G. W. MÜLLER (81) bei ihnen auch das Vorkommen der Parthenogenese, doch ist es ihm nicht gelungen, einen positiven Beweis dafür zu erbringen. R. WOLTERECK (123) hat bei den Cypriden verschiedene Formen der Parthenogenese nachgewiesen.

Die Muschelkrebse sind getrennten Geschlechtes. In dem männlichen Geschlechtsapparat ist die Länge des Vas deferens sehr auffallend. Dieses zeichnet sich auch dadurch aus, daß sein Epithel ein Sekret liefert, welches das Lumen dieses Kanals besonders in seiner oberen Partie ausfüllt, in der unteren Hälfte in einzelne stark lichtbrechende Tropfen zerfällt (G. W. MÜLLER). Wir werden bald sehen, daß dieses Sekret zum Aufbau der Spermatophoren verwendet wird. Der weibliche Geschlechtsapparat besteht bei den Ostracoden

aus dem Ovarium, Eileiter und Receptaculum seminis, welches durch den sogenannten Begattungskanal nach außen mündet.

Bei dem Begattungsvorgang der Ostracoden werden die Spermatozoen in Spermatophoren organisiert; dieser Prozeß weicht hier jedoch von dem bei allen anderen Tiergruppen beobachteten wesentlich ab. G. W. MÜLLER ist bei seinen Untersuchungen über die Ostracoden die bedeutende Größe der Spermatophoren aufgefallen, welche unmöglich die Begattungskanäle passieren können. Fig. 157 stellt das Bild einer solchen Spermatophore in dem Halsteil des Receptaculum seminis dar. Sie besteht aus einer Kugel mit halsartigem Ansatz, der sich in einen mehr oder weniger langen Schwanz auszieht. In

der Kugel befindet sich eine gefüllte Blase mit Sperma und von dieser führt ein Kanal bis zur Spitze des Schwanzes.

In Anbetracht der viel zu großen Dimensionen der Spermatophoren, als daß sie den Begattungskanal passieren könnten, erhebt sich die Frage, wie und wo diese Spermatophoren entstehen. Bekanntlich werden sie gewöhnlich im männlichen Geschlechtsapparat ausgebildet. Hier kann es kaum der Fall sein. G. W. MÜLLER (81) gibt eine sehr überzeugende Beschreibung dieses interessanten Vorganges. Nach seiner Darstellung dringt das lange dünne Begattungsrohr beim Coitus durch den weiblichen Begattungskanal bis in das Receptaculum seminis und von da weiter in den Ausführungsgang desselben vor, welcher das Receptaculum mit dem Eileiter verbindet. In der Samenblase wird die Hauptmasse des Sekretes, welches das Epithel des Begattungsrohres, resp. des Vas deferens liefert, entleert und dieses Sekret gelangt auch in den Anfangsteil des Ausführungsganges. Sodann zieht sich das Begattungsrohr teilweise zurück und jetzt erfolgt die Injektion des Spermas in das Innere des Sekrettropfens, wodurch der Sekretropfen

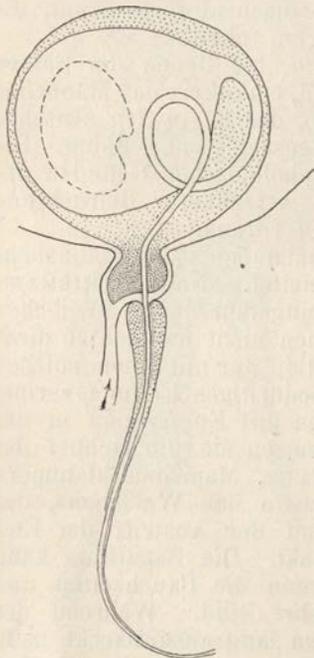


Fig. 157. Halsteil des Receptaculum seminis mit Spermatophore von der Ostracode *Bairdia obscura*. Nach G. W. MÜLLER (81).

stark aufgetrieben wird, so daß er manchmal eine dünnwandige Blase bildet. Nun zieht sich das Begattungsrohr aus der Spermatophore vollkommen zurück und das Sekret des Vas deferens erhärtet zu der Hülle der Spermatophore. Dort wo das Sekret in den Anfangsteil des Eileiters vorgedrungen ist, bildet sich ein Ausführgang der Spermatophore.

Wir sehen aus der obigen Beschreibung, worin hier der Hauptunterschied zwischen der Spermatophorenbildung und dem analogen Prozeß bei anderen Tieren besteht: der ganze Vorgang vollzieht sich nicht wie gewöhnlich im männlichen Geschlechtskanal, sondern erst im weiblichen Receptaculum seminis. Es drängt sich also die Frage auf, welche physiologische Bedeutung diesem Prozeß für die Zeugung

zukommt. Diese Frage ist besonders deshalb berechtigt, weil die Spermatophoren bekanntlich meistens dazu dienen, einen Verlust an Sperma bei der Uebertragung desselben beim Begattungsakte zu verhindern. Wozu dient also die Spermatophore nach der Uebertragung desselben in den weiblichen Genitalapparat? MÜLLER erklärt die Bedeutung der Spermatophore folgendermaßen: „Unzweifelhaft soll sie hier die Spermatozoen zum Eintritt in den richtigen Ausführungsgang zwingen und sie am Austritt durch den Zuleitungskanal verhindern.“

δ) Die **Rankenfüßler (Cirripedia)** bilden im Stamme der Crustaceen eine Ordnung, in welcher eine große Mannigfaltigkeit in der Organisation der Geschlechtsapparate und in dem Zeugungsmodus herrscht.

1) In seltenen Fällen kommt bei den Cirripedien der Gonochorismus vor, und zwar kann als Vertreter dieser Gruppe *Alcippe* angeführt werden. Bei diesem Tiere waren längere Zeit eigentlich nur Weibchen näher bekannt. Erst DARWIN hat in dem dorsalen hinteren Teil des Mantels, welcher als Diskus bezeichnet wird, einige kleine „Epizoa“ entdeckt, die er als Männchen erkannte. Die gründliche Erforschung der Struktur der Männchen verdanken wir der Arbeit von W. BERNDT (5). Wir haben hier mit einem der Extreme des sexuellen Dimorphismus zu tun. Auf die Morphologie der Tiere gehe ich selbstverständlich nicht ein, verweise in dieser Hinsicht auf die Arbeit von BERNDT (5). Nur einige Bemerkungen über die Struktur der Genitalorgane müssen angegeben werden. Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus dem im Diskus (Mantelteil) gelegenen Ovarium und den zu einer Begattungstasche (M. NUSSBAUM) erweiterten Ovidukten. Diese mündet nach außen mit einer länglichen, etwas schräg gestellten Spalte, welche die äußere Genitalöffnung bildend, etwas ventralwärts und unterhalb der ventralen Einknickungsstelle des Thorax liegt.

Die Männchen, welche bedeutend kleiner und ganz primitiv organisiert sind, zeichnen sich durch den Mangel jeglicher Organe zur Stoffaufnahme aus. Sie sind in den Mantel des Weibchens eingebohrt. Ihre Lebensdauer ist sehr kurz, BERNDT hat festgestellt, daß neben gewöhnlich drei bis vier an jeder Seite des Weibchens angehefteten lebenden Zwergmännchen die Haftantennen derjenigen Individuen, welche innerhalb derselben Häutungsperiode dem Weibchen angesessen haben müssen, sich nachweisen lassen. In der ganzen Organisation solcher Männchen dominiert der Geschlechtsapparat. Fig. 158 stellt ein solches Männchen dar. Am Grunde des sogenannten Pedunculus liegt der kugelförmige Hoden (*h*). Das Vas deferens, welches mit einer keulenartigen Samenblase (Fig. 158 *vs*) beginnt, mündet in den proximalen Teil des Penis. Dieses Organ ist meist stark aufgerollt, und seine Länge beträgt nach der Angabe von BERNDT das  $3\frac{1}{2}$ -fache der ganzen Körperlänge. Der aufgerollte Penis liegt in einem besonderen Hohlraum, welcher einen beträchtlichen Teil des männlichen Organismus einnimmt und in einen offenen Kanal, die sogenannte Penisscheide, ausläuft. Durch diese tubenartige Penisscheide kann der Penis beim Begattungsakt ausgeführt werden.

Der Vorgang der Begattung selbst ist bisher meines Wissens nicht direkt beobachtet worden. Nach den Beschreibungen der Organisation des Genitalapparates scheint mir jedoch keinem Zweifel

zu unterliegen, daß beim Begattungsakte der lange ausstülpbare Penis durch die weibliche Geschlechtsöffnung in die Begattungstasche des Weibchens eingeführt wird und hier das Sperma injiziert. Da die Eier aus dem Ovarium in die Begattungstasche durch den Ovidukt gelangen, so kann auch hier Befruchtung zustande kommen.

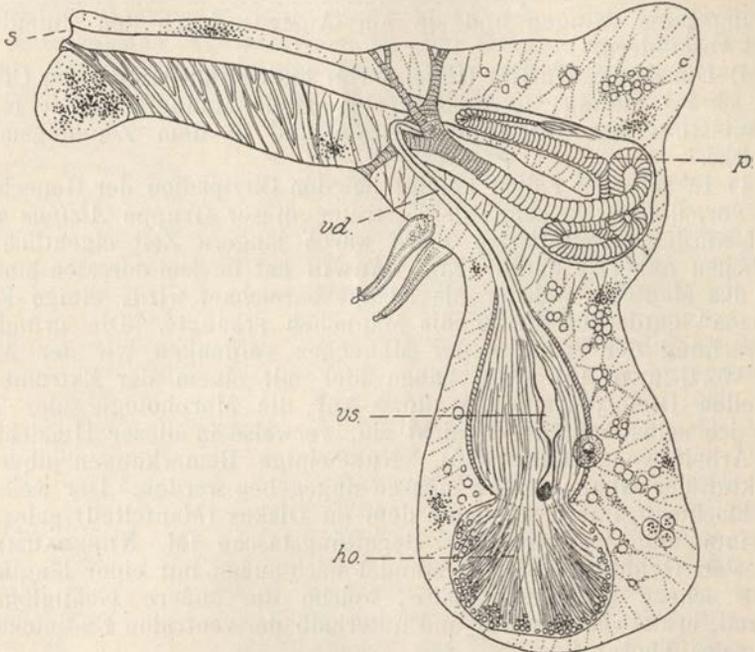


Fig. 158. Das geschlechtsreife Zwergmännchen von *Alcippe lampas*. *ho* Hoden, *p* Penis, *s* Spalte, die in die Penisscheide führt, *vd* Vas deferens, *vs* Vesicula seminalis. Nach BERNDT (5).

2) Getrenntes Geschlecht kommt bei den Rankenfüßlern sonst selten vor, die häufigste Form der Organisation des Genitalapparates bildet vielmehr der Hermaphroditismus. Die Zwitterigkeit bei den Arten dieser Ordnung nimmt recht interessante Formen an. Bei einem Teil der Cirripeden sind die Geschlechtsorgane derart gestaltet, daß Selbstbefruchtung stattfinden kann, jedoch so, daß unter Umständen das Zusammenwirken zweier Individuen nicht ausgeschlossen ist. Die hermaphroditischen Individuen besitzen also sowohl männliche als auch weibliche Organe. Die Hoden der Zwitter liegen als verästelte Drüsenschläuche in der Nachbarschaft des Darmes. Die Samenleiter münden in den cirrusförmigen Penis. Die Ovarien liegen entweder in der Leibeshöhle oder bei anderen Formen in der Verlängerung des Kopfes, welche als Stiel bezeichnet wird. Die weiblichen Geschlechtselemente sammeln sich im Raume zwischen dem Mantel des Körpers und dem Leibe selbst.

Der Akt der Selbstbegattung wurde zwar durch direkte Beobachtung nicht nachgewiesen, nach der Organisation des Geschlechtsapparates aber zu urteilen, könnte er darauf beruhen, daß der lange

Penis in den Raum zwischen dem Mantel und Leib eindringt und hier den Samen ergießt. Daß jedoch die Hermaphroditen sich gegenseitig besamen können, scheint auch aus der Beobachtung FR. MÜLLERS an lebenden Exemplaren des brasilianischen *Balanus armatus* hervorzugehen. Er sah, wie bei einem Tiere die sehr verlängerte Rute, weit aus dem Mantel hervorgestreckt, tastend nach verschiedenen Richtungen umherfuhr und bei Annäherungen eines anderen Exemplars zwischen die Cirren des Nachbars eingeschoben, von diesen jedoch stets erfaßt und weggeschleudert wurde. Bei genauerer Untersuchung konnte man sich immer überzeugen, daß die Rute mit Sperma strotzend gefüllt war.

3) Der Hermaphroditismus der Cirripedien zeichnet sich noch dadurch aus, daß bei gewissen Arten dieser Ordnung neben zwittrigen Individuen noch Männchen vorkommen, und zwar sind es die sogenannten Pygmäen oder Zwergmännchen. Ich verzichte auf die Beschreibung der morphologischen Struktur derselben und verweise in dieser Hinsicht auf die Handbücher der Zoologie; ich möchte hier nur bemerken, daß diese Zwergmännchen entweder die hermaphroditischen Weibchen befruchten können oder ihre sexuelle Potenz vollständig eingebüßt haben. Zu der ersteren Gruppe gehören z. B. *Ibla* und *Scalpellum*, zu der letzteren, in der die Männchen sich an der Produktion der Nachkommenschaft nicht mehr zu beteiligen vermögen, gehört die Unterordnung der Cirripedien: die Rhizocephalen. Diese Tiergruppe wurde neuerdings gründlich von G. SMITH (108) untersucht. Die Wurzelkrebse leben bekanntlich parasitisch an decapoden Krebsen. In geschlechtlicher Hinsicht unterscheiden sie sich von den übrigen Hermaphroditen dadurch, daß bei ihnen die Kreuzbefruchtung absolut nicht vorkommt, daß sie also einzig und allein auf Selbstbefruchtung angewiesen sind. Sie haben keine Organe, welche zur Begattung dienen könnten. Die Selbstbefruchtung vollzieht sich in der Mantelhöhle, in welche die Eier aus den Ovidukten, die Spermatozoen aus den Samenleitern direkt gelangen. Die Ergänzungsmännchen, welche, wie oben erwähnt, bei anderen Rankenfüßlern nachgewiesen wurden, kommen bei Rhizocephalen nach DELAGE ebenfalls vor. SMITH hat jedoch nachgewiesen, daß die als Zwergmännchen gedeuteten Gebilde Embryonen im Cyprisstadium sind, daß sie nie zur Geschlechtsreife gelangen und einer vorzeitigen Degeneration anheimfallen.

Bei den Wurzelkrebsen haben wir diesen Fall kennen gelernt, welcher mit der früher bei Nematoden von MAUPAS (75) beschriebenen Erscheinung in sexueller Hinsicht gewissermaßen analog ist (vergl. p. 695), denn auch hier kommen neben hermaphroditischen Individuen geschlechtlich funktionslose abortive Männchen vor.

Der Hermaphroditismus bei den Cirripedien und die Fähigkeit, durch Selbstbefruchtung die Nachkommenschaft zu erzeugen, hat sich nach der Angabe der Autoren als Ausdruck der Anpassung an das sessile resp. parasitische (Rhizocephala) Leben dieser Tiere entfaltet.

ε) Die **Flohkrebse (Amphipoden)** sind getrennten Geschlechtes, die Geschlechtsorgane zeigen bei beiden Geschlechtern eine große Uebereinstimmung in der Gesamtanlage, nur ist die Mündungsstelle anders lokalisiert: beim Männchen findet sie sich an dem siebenten, beim Weibchen an dem fünften Mittelleibring.

Im Bau des männlichen Geschlechtsapparates lassen sich drei aufeinanderfolgende Bestandteile unterscheiden: der Hoden, welcher an der vorderen Seite liegt, die Vesicula seminalis, ein zur Aufbewahrung des fertigen Spermas dienender Behälter, und ein Ausführungsgang (Vas deferens). Die beiden Vasa deferentia konvergieren in ihren Endabschnitten und stülpen bei der Ausmündung im Integument dieses letztere zu zwei kleinen Höckern aus.

Der weibliche Geschlechtsapparat besteht aus dem Ovarium und dem Ovidukt, welcher verhältnismäßig lang und deshalb mit einem bindegewebigen Suspensorium fixiert ist.

Die weibliche Geschlechtsöffnung mündet an der Innenseite der dem fünften Beinpaar angehörenden Brutlamellen, welche bei den Amphipoden eine unter den Mittelleibsringen liegende Bruttasche, Marsupium, darstellen<sup>1)</sup>.

Den Begattungsprozeß selbst untersuchte A. DELLA VALLE (114) bei den Gammariden gründlich. Die Kopulation findet statt, gleich nachdem die Jungen, die das Weibchen in der Bruttasche herumgetragen hatte, geboren worden sind. Das Männchen ergreift dabei das Weibchen und dreht es mit der Ventralfläche seines Körpers aufwärts um, wendet dann

seine eigene Ventralfläche gegen die des Weibchens und die Tiere verbleiben jetzt in dieser etwas gekreuzten Stellung (Fig. 159) durch die ganze Zeit des

Begattungsaktes. Das Männchen nähert nun seine am 7. Leibring liegende Genitalpapille, an der die Vasa deferentia münden, den Oviduktöffnungen des Weibchens, welche sich am 5. Ringe öffnen. Haben nun

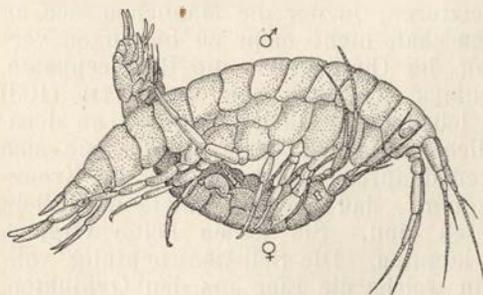


Fig. 159. Begattung von *Gammarus*. Nach DELLA VALLE (114).

die Tiere eine solche Stellung eingenommen, daß ihre Geschlechtsöffnungen sich berühren, so bleibt das Paar einige Zeitlang unbewegt und darauf erfolgt die Ejakulation des Spermas, welche im ganzen ungefähr 10 Sekunden dauert und sich wie es scheint in drei oder vier Kontraktionen vollzieht. Während dieser Zeit halten die Tiere ihre Schwänze und Abdomina stark gestreckt und die Emission des Spermas wird von einem eigentümlichen Zittern des Körpers begleitet.

A. DELLA VALLE hat weiter beim Studium des Begattungsvorganges festgestellt, daß das ejakulierte Sperma ins Lumen der Eileiter nicht eindringt, sondern sich außerhalb der eigentlichen Geschlechtswege des Weibchens ansammelt, und zwar im Brutraum. Das Weibchen bleibt nach dem Coitus längere Zeit bewegungslos liegen und etwa eine halbe Stunde nach vollzogener Kopulation der Tiere beginnt die Geburt der Eier, welche ebenfalls in das Marsupium wandern. Hier in der Bruttasche erfolgt also auch der Befruchtungsvorgang der Eier. Sie werden bald nach der Befruchtung vom Chorion um-

1) Näheres über den Bau des Genitalapparates siehe in ORTMANN'S (83, p. 394) und DELLA VALLES (158) Monographien nach.

geben; gleichzeitig mit dem Befruchtungsvorgang, resp. bald nach der Geburt der Eier scheiden die Ovidukte eine gelatinöse Substanz aus, welche die Eier in dem Brutraum in zwei, den zwei Oviduktorificien entsprechende Gruppen verbindet.

Interessant ist die Angabe von S. J. HOLMES (49), nach welcher die Augen und Antennen dem Männchen von *Amphithoë*, *Hyaella* und *Gammarus* zur Erkennung des Weibchens nicht genügen, sondern das Weibchen an dem passiven Verhalten beim Angriff erkannt werden soll. Wenn etwa das begattungslustige Männchen ein anderes Männchen trifft, das infolge einer Verstümmelung zum Widerstand unfähig ist, so wird es von dem normalen Männchen ebenfalls ergriffen und wie ein kopulationsfähiges Weibchen umhergetragen.

5) Die **Asseln (Isopoda)** sind getrennten Geschlechtes mit Ausnahme der Cymotoideen, welche Zwitter sind. Bei den Isopoden ist der Geschlechtsdimorphismus in extremstem Grade ausgeprägt.

Die paarigen Eierstöcke münden an der Innenseite des V. Brustfußes des Weibchens. Beim Männchen sind die Hoden gewöhnlich schlauchförmig, oder stellen sich als eine ovale Anschwellung des Vas deferens dar. Die Samenleiter münden entweder getrennt aus, oder sie vereinigen sich in der Medianlinie des Körpers zu einer gemeinsamen Penisröhre. Die Ausmündungsstelle findet sich auf der Grenze zwischen dem siebenten Mittelleib und dem ersten Postabdominalsegment. Die Anhänge der vorderen Abdominalfüße, welche stilettförmig sind, sind zu akzessorischen Kopulationsorganen umgewandelt. Sie können als akzessorische Ruten bezeichnet werden.

Nach ORTMANN (83) soll die Begattung mit Hilfe dieser Anhänge von *Pedes spurii* verlaufen. Ihre Verwendung bei der Begattung besteht offenbar darin, daß, während sie selbst den Kontakt mit den weiblichen Vulvae vermitteln, ihnen das Sperma erst durch den vorwiegend als Ductus ejaculatorius fungierenden unpaaren Penis resp. durch die Papillen übertragen wird. Um dasselbe an den Ort seiner Bestimmung zu leiten, wird eine Veränderung ihrer Richtung nach vorn unerlässlich sein.

P. MAYER (75a) hat nachgewiesen, daß in einer Isopodengruppe, und zwar bei den Cymothoideen Hermaphroditismus vorkommt. Auch die Epicariden sind Zwitter (A. GIARD).

GIARD (38d) hat festgestellt, daß die hermaphroditischen Epicariden in der Produktion der Geschlechtselemente ihre Eigentümlichkeiten im Laufe des Lebens ändern<sup>1)</sup>. In der ersten Jugend fungieren sie als Männchen, sodann werden sie zwitterig und in noch späterem Alter fungieren dieselben Individuen nur als Weibchen. Es ist sehr interessant, daß bei den späteren Häutungen auch die Begattungsglieder abgeworfen werden. Selbstbefruchtung soll auch bei den zwitterigen Individuen nicht stattfinden. Die Begattung kann sich zwischen den jüngeren (die als Männchen fungieren) und älteren vollziehen. ORTMANN (83) vermutet, daß die jüngeren Individuen, welchen noch eine ausgiebige Schwimmfähigkeit zukommt, sich älteren und bereits sesshaft gewordenen Exemplaren zugesellen, um ihnen auf diese Art ihre Spermatophoren zu applizieren, während diese

1) Die Geschlechtsverhältnisse sind hier denjenigen von *Myxostoma* (vergl. p. 652 und 653) ähnlich.

selben Individuen in einer späteren Lebensperiode auch ihrerseits eine Befruchtung an sich vollziehen lassen.

η) Die **zehnfüßigen Krebse (Decapoda)** sind alle getrennten Geschlechtes.

Bei diesen Tieren sind in der Regel die Geschlechtsdrüsen in der Brustgegend lokalisiert. Die Drüsen, sowohl die Hoden als auch die Eierstöcke, sind zwar paarig, jedoch die beiden Drüsen durch einen unpaaren Abschnitt miteinander verbunden. Die Hoden münden durch meist gewundene Samenleiter an der Unter- bzw. der Innenseite des Hüftgliedes des 5. Beinpaares. Die Geschlechtsöffnungen sind besonders bei größeren Arten (wie *Homarus*, *Nephros*, *Astacus* usw.) durch einen deckelartigen Vorsprung ausgezeichnet. Die den Geschlechtsöffnungen am nächsten liegenden Hinterleibsgliedmaßen (**Pleopoden**) fungieren als männliche Kopulationsorgane. Oft dienen zwei Paare Gliedmaßen als Kopulationsapparat und sind dabei entsprechend modifiziert. Bei einer Anzahl der Decapodenarten gelangen die Kopulationsorgane, Pleopoden, überhaupt nicht zur Entwicklung (*Eucyphidea*, *Loricata*, *Parastacidae* u. a.) bei anderen erfahren sie verschiedene Reduktionen oder Modifikationen.

Die weiblichen Geschlechtsdrüsen sind mit den Ovidukten verbunden, welche stets bei demjenigen Segment münden, welches dem 3. Beinpaare entspricht. Die Mündungen der Eileiter bezeichnet man als *Vulvae*.

In der bisherigen Literatur finden wir Angaben über den Begattungsakt, und zwar sowohl bei den mit männlichen Kopulationsorganen versehenen Decapoden, als auch bei denjenigen Arten, bei denen die Kopulationsapparate fehlen. Nach COSTES (23) Beobachtungen an *Leander serratus* vollzieht sich die Kopulation der Tiere nach der Häutung des Weibchens. Das Männchen klammert sich an dem Rücken des Weibchens fest und beide Partner schwimmen einige Zeit herum. Sobald das Weibchen im Schwimmen innehält, gleitet das Männchen sofort von der rechten Seite her unter den Bauch des Weibchens, setzt in die Gegend der Geschlechtsmündung zwei Spermatophoren ab und kriecht sodann wieder auf den Rücken des Weibchens hinauf. Nach COSTE kann das Weibchen nur bald nach der Häutung kopulieren, bevor das Hautskelett erhärtet. Die in der Nähe der Vulven angeklebten Spermatophoren gelangen sodann in die den Ovidukten anhängenden paarigen Taschen und erweichen hier binnen ca. 2 Wochen, um später in flüssiger Form in den Ovidukten emporzusteigen. Diese Beobachtungen hat COSTE (23) an *Cancer pagurus*, *Maja squinado*, *Xantho flavidus* u. a. gemacht. Nach der Angabe von Miss RATHBUN, welche den Begattungsprozeß bei *Callinectes sapidus* schildert, reicht eine einzige Begattung für das ganze Leben des Weibchens aus.

Die Begattung beim *Astacus* wurde von CHANTROM geschildert. Das Männchen soll das Weibchen mit seiner großen Schere erfassen, auf den Rücken werfen und dann den Inhalt seiner Vasa deferentia, und zwar sowohl das Sperma als die Kittmasse auf die Schwanzfächer ergießen, dann soll das Männchen seine Vasa deferentia zum zweiten Mal auf das unter sein Abdomen heruntergezogene Weibchen entleeren, wobei sich das Sperma in die Umgebung der Geschlechtsöffnung ergießt.

G. BRANDES (10) hat die Begattung bei der Macrure *Galathea strigosa* beobachtet. Er beschreibt diesen Vorgang folgendermaßen:

1) Näheres darüber vgl. bei ORTMANN (83) im Kapitel über Reproduktionsorgane, besonders p. 1058 ff.

„Das größere Männchen lag auf dem Rücken und hatte mit der linken Schere die linke Scherenhand des Weibchens gefaßt und hielt das Weibchen genau über sich. Als Hilfsorgan funktionierte hierbei das nächste Fußpaar, mit dem der vordere Teil des weiblichen Tieres in der Höhe der Augen umarmt wurde. Die Schwanzfächer, die für gewöhnlich ganz an die Bauchseite niedergelegt sind, standen senkrecht zur Längsachse und waren gegeneinander in fortwährender Bewegung. Die eigentliche Tätigkeit des Männchens bestand nun darin, daß es mit dem 5. Beinpaar, den sogenannten Putzpfoten, unaufhörlich Spermatophoren aus den Löffeln, den beiden ersten Abdominalfußpaaren entnahm und sie in der Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung anklebte.“ Die Untersuchung des Weibchens nach Beendigung des Begattungsaktes ergab, daß das Weibchen eine beträchtliche Menge von Spermatophoren besonders in der näheren Umgebung der Geschlechtsöffnung und an den Abdominalfüßen aufwies.

Sehr interessant ist auch die Beobachtung von BRANDES (10) über die Begattung des Krebses *Eupagurus Prideauxii*. In dem Vorbereitungsstadium zur Kopulation hält das Männchen mit der linken Schere stets das Tarsalglied des rechten zweiten Fußes des Weibchens. Die rechte Schere dient inzwischen dem Männchen zur Fortbewegung eventuell auch zum Vertreiben eines in die Nähe kommenden anderen Männchens. Während der Begattung klebte das Männchen die Spermatophoren nie an das Weibchen selbst an, sondern nur stets an die Innenwand des Schneckenhauses, in welchem diese Krebse sich einsiedeln.

Was die Frage anbelangt, auf welche Weise die Spermatozoen mit den Eiern in direkte Berührung kommen, so verhält sich dies verschieden, je nachdem die Männchen einen Penis besitzen oder der eigentlichen Begattungsorgane entbehren, und je nachdem die Weibchen ein Receptaculum seminis besitzen oder nicht (G. CANO, 17; G. BRANDES, 10). Ist nun bei den Männchen das Begattungsorgan und bei den Weibchen das Receptaculum seminis vorhanden, so findet die innere Befruchtung statt, in allen übrigen Fällen die äußere, und zwar an einer Stelle in der Nähe der weiblichen Genitalmündung, wo sie nach G. CANO durch die sogenannte „Zementdrüse“ lokalisiert ist. Die Bedeutung der Zementdrüse des Weibchens besteht nach G. CANO in der Ausscheidung eines Sekretes, welches ein Zerreißen der Spermatophoren bewirkt, die in denselben eingeschlossenen Samenfäden befreit und ein Vehikulum für die Spermatozoen bilden, so daß sie zu den Eiern gelangen können.

In neuerer Zeit hat ANDREWS (1) Beobachtungen der Begattung an *Cambarus affinis* veröffentlicht. Der genannte Autor gibt an, daß das Männchen erst dann das weibliche Geschlecht des anderen Individuums erkennt, nachdem es das andere Tier erfaßt hat. Wenn die Männchen mit anderen Exemplaren derselben Species zusammengebracht werden, ergreifen sie ein Individuum nach dem anderen und erkennen das andere Geschlecht erst an der Reaktion. Sodann beginnt die Begattung. ANDREWS unterscheidet dabei eine ganze Reihe von Erscheinungen. Der Prozeß läßt sich kurz folgendermaßen charakterisieren: Nachdem das Männchen das erfaßte Individuum als Weibchen erkannt hat, wird dieses umgedreht und auf den Rücken gelegt. Fig. 160 zeigt die in Kopulation begriffenen Tiere. Das Weibchen liegt auf dem Rücken ausgestreckt, nur ist der Schwanz

stark eingerollt. Das Männchen, welches sich über das Weibchen legt, hält es mit den Scheren fest und umfaßt auch mit dem Schwanz den hinteren Teil des weiblichen Körpers (Fig. 160). Sodann erfolgt die Erektion der sogenannten „Stilette“. Als solche werden zwei Paare der rudimentären entsprechend umgewandelten, kalzifizierten Extremitäten bezeichnet, welche beim Uebertragen der Spermatophoren tätig sind. Diese Stilette werden jetzt unter einem Winkel von  $45^{\circ}$  gestellt und sodann nähert das Männchen seine Bauchfläche der des

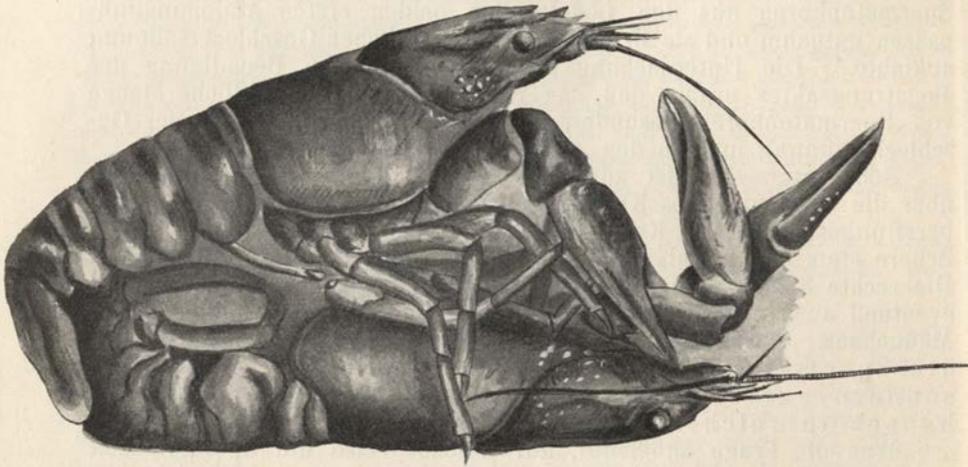


Fig. 160. Begattung von *Cambarus affinis*. Nach ANDREWS<sup>1)</sup> (1).

Weibchens und wenn diese einander schon sehr nahe gebracht worden sind, erfolgt das Anangeln des Weibchens mit kleinen Widerhaken, die sich an einem Extremitätenpaar des Männchens finden (Fig. 161 W). Diese Widerhaken werden in die Gelenkhöhlen der weib-

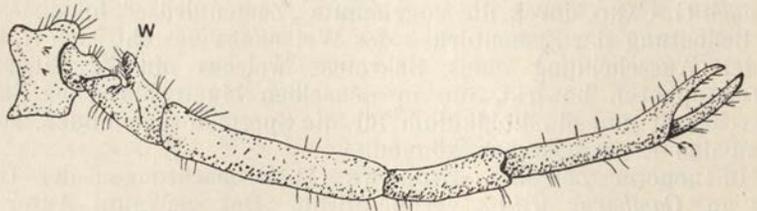


Fig. 161. Die Extremitäten von *Cambarus affinis* mit Widerhaken (W) zum Anangeln des Weibchens. Nach ANDREWS (1).

lichen Extremitäten (vgl. Fig. 162) eingeführt und auf diese Weise wird das Weibchen an das Männchen fest fixiert. Die Stilette werden jetzt in die ringförmige Genitalöffnung des weiblichen Körpers einge-

1) Diese Abbildung ist nach der von ANDREWS in seiner Arbeit wiedergegebenen Photographie gemacht. Da die Tiere im Wasser photographiert wurden, ist die Photographie nicht besonders scharf ausgefallen, sodaß selbstverständlich auch in unserer Reproduktion besonders die Lage der Beine nicht ganz getreu wiedergegeben werden konnte.

führt und mit ihrer Hilfe wird die Spermatophore in die weiblichen Geschlechtswege gebracht. Es ist zu beachten, daß die Begattung sich unter dem Wasser vollzieht, und da das Wasser auf die Spermatophoren schädlich wirkt, so müssen also die Spermatophoren in die Spermareceptakel so eingeführt werden, daß sie mit dem Wasser nicht in Berührung kommen. Die anderen Phasen der Begattung wie die der Palpation, Befreiung des Weibchens, Auseinandergehens von Tieren usw. haben für uns geringe Bedeutung.

Die Experimente von ANDREWS mit Amputation der Stilette ergaben, daß die Begattung in diesem Zustande zwar beginnt, daß jedoch eine erfolgreiche Begattung, also Einführen der Spermatophoren in Receptacula seminis unmöglich ist.

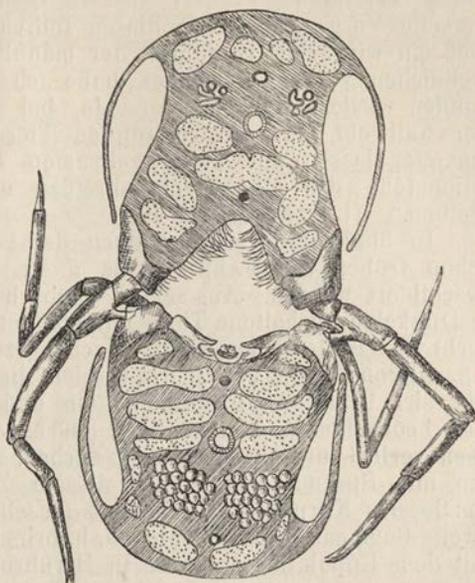


Fig. 162. Querschnitt durch ein kopulierendes Paar von *Cambarus*. Nach ANDREWS (1).

### Tracheaten.

#### a) Die Myriopoden.

bilden eine Gruppe der Tracheaten, welche sich durch getrenntes Geschlecht und paarige Geschlechtsdrüsen auszeichnen. Die paarigen Ausführungsgänge liegen hinter dem zweiten Beinpaare und münden am dritten Körpersegment. Ein Beinpaar des siebenten Körpersegmentes, zuweilen auch 1—3 benachbarte Paare sind beim männlichen Individuum zu Kopulationsfüßen umgewandelt.

Der Begattungsprozeß wurde von LATZEL (67) bei Diplopoden, Tausendfüßlern auf Grund eigener Beobachtungen folgendermaßen beschrieben: „Das mit Geschlechtsprodukten erfüllte, also brünstige Männchen krümmt vor jeder Begattung den Vorderleib wiederholt in der Weise, daß die Kopulationsfüße die Geschlechtsöffnungen vor dem dritten Segment berühren und reizen und das hierdurch ausfließende Sperma aufnehmen. Alsdann begibt sich das Männchen auf die Suche nach einem Weibchen. Ist dies gefunden, so ergreift das Männchen das Weibchen mit seinem Munde am Nacken, während das Weibchen den Hals des Männchens erfaßt, worauf beide Tiere Bauch gegen Bauch gelagert sich mit den Füßen umklammern, oft auch mit der hinteren Körperhälfte umschlingen. Hierbei kommt das siebente oder Kopulationssegment des Männchens gegenüber den Genitalorganen des Weibchens zu liegen und werden die männlichen, mit Sperma erfüllten Kopulationsfüße in die Vulven des Weibchens eingeführt.

Diese Vereinigung dauert kürzere oder längere Zeit, wonach sich derselbe Vorgang zwischen diesen Individuen und anderen wiederholt. Daß ein wirkliches Einführen der männlichen Kopulationsfüße in die weiblichen Vulven stattfindet, habe ich selbst bei *Polydesmiden* und *Iuliden* wiederholt beobachtet. Ja, bei *Polydesmus* tritt nicht selten der Fall ein, daß die vereinigten Tiere selbst im Tode nicht voneinander lassen und bei gewaltsamem Trennen derselben die Kopulationsfüße des Männchens abreißen und in den Vulven stecken bleiben.“ (LATZEL, 67, p. 48.)

In ähnlicher Weise ist auch der Begattungsakt der Diplopoden schon früher von FABRE (Ann. d. sc. nat. 4. Ser. Zool. III. 1855) geschildert worden. Aus seinen Beobachtungen geht auch hervor, daß in Dunkelheit gehaltene Tiere miteinander erst dann kopulieren, wenn Licht in das Gefäß eindringt. Nach kurzer Zeit kann dann eine große Anzahl von Paaren beobachtet werden, die am Boden des Gefäßes liegen und sich begatten. FABRE hat ein und dasselbe Männchen längere Zeit beobachtet und konstatiert, daß es, nachdem es sein erstes Weibchen verließ, um ein anderes zu suchen, seine Kopulationsfüße wiederum mit Sperma belädt. Zu diesem Zwecke hebt es die vordere Partie des Körpers auf, krümmt dieselbe S-förmig und nähert das zweite Segment dem siebenten d. h. bringt seine Geschlechtsöffnungen mit dem Kopulationsapparate in Berührung.

### β) Insekten (Hexapoda).

Die Insekten sind stets getrenntgeschlechtlich. Die Geschlechtsdrüsen sind aus mehreren Ei- resp. Samenröhrchen zusammengesetzt. Ovarien und Hoden sind paarig und liegen in abdominalen Körpersegmenten. Die Ei- resp. Samenleiter sind ebenfalls paarig. Die Mündungen dieser Kanäle sind bei den meisten Insekten gemeinschaftlich, bei manchen Gruppen (Ephemeriden, Apterygoten) getrennt. Bei Insektenformen mit einer gemeinschaftlichen Geschlechtsöffnung sind die Kanäle in ihren distalen Abschnitten zu einem Kanal vereinigt, welcher beim Männchen als Ductus ejaculatorius beim Weibchen als Vagina bezeichnet wird. Mit den Ausführgängen des Geschlechtsapparates stehen noch die akzessorischen Organe im Zusammenhang.

Beim Männchen ist der untere Teil des Samenleiters zu der Samenblase erweitert; in den Samenleiter münden oft mehrere Drüsenschläuche, deren Sekret zur Bildung einer Hülle um die Spermaballen, mit anderen Worten zur Organisation der Spermatophoren dient. Der Samenleiter steht mit dem Begattungsapparat in Verbindung, mit dessen Hilfe die Spermatophoren auf die Weibchen übertragen werden. Als Begattungsorgan fungiert bei den Insekten eine hornige Röhre, welche den Endabschnitt des Ductus ejaculatorius umfaßt. Die Begattungs-röhre ist hervorstülplbar.

Beim Weibchen fungiert der untere Teil der Scheide als Begattungsorgan. Dieser Teil ist oft etwas aufgetrieben und wird in diesem Fall als Begattungstasche (*Barsa copulatrix*) bezeichnet. In die Scheide münden gewöhnlich die sogenannte Glandulae sebaceae, deren Sekret zur Umhüllung der Eier verwendet wird. Die Scheide steht mit einem blinden Sack im Zusammenhang, welcher als Samenbehälter (*Receptaculum seminis*) dient. Dieser Schlauch kommuniziert bei manchen Insektenformen mittels eines besonderen Kanals mit der Begattungstasche. Bei Schmetterlingen mündet die Begattungstasche durch einen besonderen sogenannten „Begattungskanal“ nach außen. Der Geschlechtsapparat hat also zwei Mündungen: die eine für den Begattungsprozeß, die andere für Eiablage bestimmt. Im *Receptaculum seminis* werden die bei der Begattung deponierten Spermatophoren oft jahrelang aufbewahrt.

Die von den Insekten erzeugten Eier sind bei manchen Formen (Phasmiden, gewisse Arten der Psychiden, Tineiden, Cocciden, Hymenopteren u. a.) zur Parthenogenese befähigt, jedoch bei der Mehrzahl der Arten befruchtungsbedürftig.

Die Kopulation der Insekten wurde von HENNEGUY (44) in seiner schönen Monographie dieser Tiere besprochen. Dieser Autor gibt an, daß bei der Mehrzahl der Insekten das Weibchen nur einmal im Leben kopuliert. In vielen Fällen steht dieser Umstand auch mit der kurzen Dauer des Lebens überhaupt, resp. der Phase der Geschlechtsreife im Zusammenhang. Es ist jedoch bekannt, daß gewisse Weibchen jahrelang im geschlechtsreifen Zustande leben und trotzdem nur einmal kopulieren, z. B. die Bienenkönigin. Doch gibt es auch bei Insekten gewisse Gruppen, deren Weibchen mehrmals im Leben und mit verschiedenen Männchen kopulieren. Diese Tatsache wurde z. B. bei den Canthariden beobachtet. Bei den Insekten aus der Saltatorien-Gruppe, speziell bei Acridien kopuliert das Weibchen nach der Angabe von KÜNCKELD'HERCULAIS vor jeder Eierablage; HENNEGUY hält es für wahrscheinlich, daß dasselbe auch bei anderen Insekten, welche mehrmals in ihrem Leben zur Fortpflanzung gelangen, stattfindet. Die Männchen der Insekten können mehrmals mit den Weibchen kopulieren. Bezüglich des Ortes, wo der Coitus stattfindet, gibt HENNEGUY an, daß es sowohl während der Ruhe am Boden, oder auf Pflanzen, oder im Flug erfolgen kann. Oft beginnt die Kopulation während der Ruhe und wird im Fluge fortgesetzt. Die Wasserinsekten begatten sich im Wasser entweder beim Tauchen, oder indem sie sich auf Wasserpflanzen setzen. Die Begattung erfolgt gewöhnlich am Tage, bei den Bienen sogar im scharfen Sonnenlicht, die Nachtkäfer, viele Zweiflügler (Diptera), die Nachtschmetterlinge begatten sich abends, Carabiden in der Nacht.

Die Dauer der Begattung ist ebenfalls recht variabel. So ist die CoitUSDauer recht kurz bei den Fliegen und gewissen Schmetterlingsgruppen, dauert bei den Bienen ungefähr  $\frac{1}{4}$  Stunde, bei Seidenspinnern mehrere Stunden, bei den Käfern oft einige Tage.

Ich habe in einem der vorhergehenden Kapitel (vgl. p. 600) darauf hingewiesen, daß der Geschlechtstrieb sich auch bei kastrierten Individuen äußern kann, und daß, wie Transplantationsversuche lehren [KOPEČ<sup>1)</sup>, MEISENHEIMER<sup>2)</sup>], die Richtung des Geschlechtstriebes sich nicht als Folge der Entwicklung einer bestimmten Gonadenart entfaltet, sondern eine besondere, von der Geschlechtsdifferenzierung unabhängige Anlage haben muß. In der Regel bleibt natürlich die Richtung des Geschlechtstriebes mit der entsprechenden Gonade in korrelativem Zusammenhang.

Sehr interessant ist die von H. ENGEL<sup>3)</sup> vor kurzem veröffentlichte Mitteilung über einen Zwitter von *Bombyx mori*. Er hat nämlich beobachtet, daß ein normal geschlechtliches Männchen sofort auf den Hermaphroditen losging und sich demselben mit dem Hinterende näherte, um zu kopulieren. Der Zwitter verhielt sich in diesem Fall vollkommen wie ein Weibchen, er machte die charakteristischen zitternden Bewegungen und streckte sein Hinterende dem Männchen entgegen. Brachte man nun den Zwitter wieder mit einem normal

1) l. c. p. 600.

2) l. c. p. 601.

3) l. c. p. 656.

geschlechtlichen Weibchen zusammen, so verhielt er sich wie ein Männchen. Obschon der Autor die Kopulation selbst verhinderte, und es nicht festgestellt wurde, ob die Kopulation mit einem Zwitter von *Bombyx* stattfinden kann, so bleibt doch so viel sicher, daß der Geschlechtstrieb der Zwitter sich in beiden Richtungen äußern kann. Es ist noch zu bemerken, daß von mehreren Autoren (DUBOIS; FÉRÉ, 29, 30, u. a.) Erscheinungen perverser Sexualität beobachtet wurden. Der Homosexualismus wurde in dieser Gruppe besonders beobachtet. Die Entomologen haben auch festgestellt, daß die Männchen einer Species mit den Männchen einer anderen Art oft kopulieren. DUBOIS hat auch die Kopulation der Männchen des Seidenwurms mit Weibchen anderer Schmetterlinge gesehen. Nach FÉRÉ treten bei Bombyciden die Erscheinungen der Homosexualität nur unter abnormen Bedingungen in Abwesenheit der Weibchen auf. Immerhin ist es ein Beweis, daß die Gonadendifferenzierung und Geschlechtstriebrichtung voneinander eigentlich unabhängig sind und in gewissen Fällen auch abweichend, anormal korrelativ sein kann.

Beim Aufsuchen der Weibchen durch Männchen soll der Geruchssinn eine wichtige Rolle spielen. Von BALBIANI (2) wurde diese Tatsache im Jahre 1866 nachgewiesen. Er experimentierte mit *Bombyx mori*. Im Momente wo die Tiere die Cocons verließen, isolierte der Forscher eine Anzahl Männchen von den Weibchen und brachte die beiden Tierserien in Kartonkästchen mit beweglichen Deckeln. Von Zeit zu Zeit legte er nun den Deckel desjenigen Kästchens, in welchem die Weibchen sich befanden, über das Männchenkästchen und sah, daß schon dann, wenn der Deckel noch in einer Entfernung von mehreren Zentimetern sich befand, die Insektenmännchen in Unruhe gerieten und sich genau so verhielten, als wenn sie in der Nähe von Weibchen wären. Wenn nach einiger Zeit der Deckel den Geruch der Weibchen verloren hatte, wurden die Männchen durch dessen Annäherung nicht mehr beunruhigt. Es ist weiter sehr beachtenswert, daß die Männchen nur dann auf die Annäherung des Deckels reagierten, wenn sie unverletzte Antennen besaßen. Schnitt man ihnen die Antennen ab, so verlor sich jede Empfindlichkeit gegen den Geruch des Weibchens, welcher dem Deckel anhaftete. Bekanntlich sollen die Antennen Geruchsorgane der Insekten darstellen. Durch diesen letzten Teil der Experimente wurde also wieder ein neuer Beweis erbracht, daß das Geruchsorgan beim Aufsuchen des entgegengesetzten Geschlechtes behilflich ist.

Während der Begattung nehmen die Insekten eine verschiedene Stellung an. In der Mehrzahl der Fälle besteigt das Männchen das weibliche Individuum und wird von ihm während der Dauer des Coitus herumgetragen. Einen solchen Typus zeigt Fig. 163, welche die Begattung bei *Acridium peregrinum* darstellt. Bei den Schmetterlingen erfolgt die Begattung durch Vereinigung der Tiere mit ihren Körperenden, so daß das eine Individuum während des Coitus gleichsam die Verlängerung des Körpers des anderen bildet. Bei den Neuropteren (vgl. Fig. 164) können die Tiere während der Begattung sich ernähren, indem sie beide dieselbe Beute ausnützen.

Bei den Libelluliden erfolgt der Begattungsprozeß erst, nachdem das Männchen sein Samenreservoir mit Sperma gefüllt hat. Das Männchen erfaßt das Weibchen mit der Zange seines Abdomens am Nacken, und das Weibchen dreht und beugt seinen Hinterleib derart,

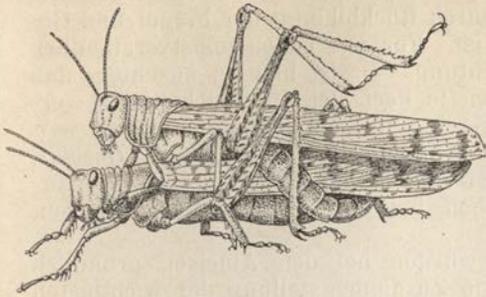


Fig. 163.

Fig. 163. Begattung von *Acridium peregrinum*. Nach KÜNCKEL D'HERCULAIS aus HENNEGUY (44).

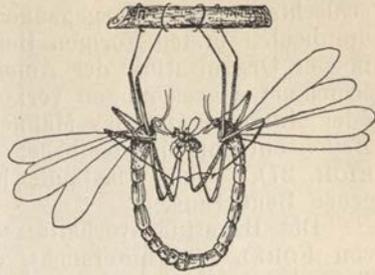


Fig. 164.

Fig. 164. Begattung von *Bittacus tipularius*. Nach BRAUER aus HENNEGUY (44)

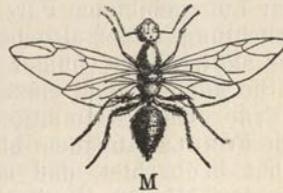
daß er unter den männlichen Kopulationsapparat zu liegen kommt (Fig. 165). Die weiblichen Vulven nähern sich dem männlichen Begattungsorgan, welches am zweiten oder dritten Segment des Abdomens liegt. Die elastischen Säckchen, welche neben dem männlichen Samenreservoir liegen, pressen jetzt den Samen in die weiblichen Geschlechtswege hinein.

Bei den Ameisen läßt sich ein ausgesprochener sexueller Polymorphismus wie bei den Bienen feststellen. Fig. 166 M zeigt ein

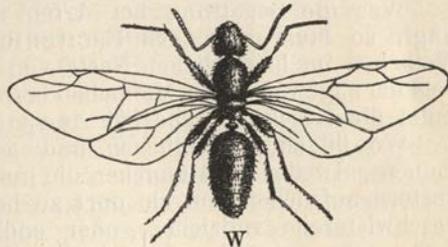


Fig. 165.

Fig. 165. Die Begattung der Libelluliden. Nach HENNEGUY (44).



M



W



A

Fig. 166. Die drei typischen Formen der Ameise *Camponotus ligniperdus*. M Männchen, W Weibchen, A Arbeiterin. Nach K. ESCHERICH (27).

Fig. 166.

Männchen, Fig. 166 W ein Weibchen, Fig. 166 A eine Arbeiterin, welche aus der Weibchenform durch Rückbildung der Flügel und Geschlechtsorgane hervorgegangen ist. Für uns haben selbstverständlich die beiden ersten Formen Bedeutung. Es ist hier zu beachten, daß in der Organisation der Ameisen je nach der untersuchten Art verschiedene Abweichungen vorkommen. Bei einigen Arten wie *Ponera* oder *Anergates* ist das Männchen flügellos, bei *Leptogenys*, *Dorylus*, *Eciton* entbehrt das Weibchen der Flügel (vgl. näheres bei K. ESCHERICH, 27). Diese Umstände haben bei der Begattung der Ameisen große Bedeutung.

Die Begattungsverhältnisse wurden bei den Ameisen gründlich von FOREL (32) untersucht, eine Zusammenstellung der wichtigsten Tatsachen enthält auch die Monographie von ESCHERICH (27).

Die Begattung findet während des Schwärmens statt, an welchem in der Regel die gesamten geschlechtsreifen, beflügelten Männchen und Weibchen teilnehmen. Die Tiere fliegen aus dem Neste heraus, und indem sie sich abwechselnd heben und senken, stürzen sich die Männchen „auf die Weibchen und klammern sich an ihnen fest, ohne daß letztere dadurch am Fluge behindert werden. Nicht nur ein, sondern zwei oder drei Männchen trägt das Weibchen mitunter auf seinem Rücken, wie FOREL bei *Lasius flavus* beobachtet hat. Die Plätze auf dem Weibchen können auch mehrmals gewechselt, d. h. von verschiedenen Männchen nacheinander eingenommen werden“ (ESCHERICH, 27, p. 57). Bei denjenigen Ameisenarten, bei denen die Männchen bedeutend schwerer sind als die Weibchen, können sich die in der Luft gebildeten Pärchen nicht erhalten und fallen zu Boden. Die Befruchtung findet also bei diesen Arten (z. B. Myrmiciden) auf der Erde statt. Nicht immer fallen die beiden Tiere zusammen zu Boden. Sie können auch einzeln herunterfallen und suchen sich erst auf der Erde behufs Kopulation wieder auf. Der Begattungsakt selbst soll nach FORELS Angaben niemals länger als eine Minute dauern. FOREL hat beobachtet, daß mit einem Weibchen drei Männchen in ungefähr drei Minuten dreimal kopuliert haben und erst das vierte Männchen abgewiesen wurde.

Was die Begattung bei Arten mit flügellosen Männchen anbelangt, so muß man nach ESCHERICH vermuten, daß entweder die Weibchen im heimatlichen Neste von ihren eigenen Brüdern oder von fremden zugewanderten Männchen befruchtet werden. Nach ESCHERICH findet die Geschwisterehe bei *Anergates* sicher statt.

Wo flügellose Weibchen und geflügelte Männchen vorkommen, können entweder die Männchen die jungfräulichen Weibchen in fremden Nestern aufsuchen, um sie dort zu begatten, oder es kann sich eine Geschwisterehe vollziehen, oder endlich könnten die Weibchen ihr Nest verlassen und während ihrer Fußwanderung von den herumfliegenden Männchen aufgefunden und befruchtet werden.

Es ist für die Ameisen charakteristisch, daß, wenn die Befruchtung im Hochzeitsfluge erfolgt, wie es bei der Mehrzahl der Arten der Fall ist, die befruchteten Weibchen nie in ihr heimatliches Nest zurückkommen, sondern nach vollzogener Befruchtung eine neue Kolonie gründen. Das Leben der Ameisenmännchen nach vollzogener Begattungsaufgabe ist recht beschränkt, sie leben nur noch eine kurze Zeit: „Es ist jedoch nur noch ein Vegetieren, unfähig sich allein in der Welt zurecht zu finden und sich selbständig Nahrung zu ver-

schaffen, sterben sie aus Entkräftung allmählich dahin, wenn anders sie nicht von einem Vogel schon eher von ihrem Siechtum erlöst worden sind“ (ESCHERICH, 27, p. 61).

Sehr interessant sind weiter die Geschlechtsverhältnisse bei den Termiten, welche ebenfalls von ESCHERICH<sup>1)</sup> in seiner Termitenmonographie geschildert werden. Wenn man ein Nest eines hochentwickelten Termitenstaates untersucht (z. B. von *Termes bellicosus*) und zwar vor Beginn der Regenzeit, so sind dort folgende Formen zu finden: 1) das königliche Paar (resp. mehrere), 2) „geflügelte Individuen“, 3) „Arbeiter“, welche die Hauptbevölkerung darstellen, 4) große und kleine Soldaten, 5) jugendliche Individuen.

Die Unterschiede, welche zwischen verschiedenen Formen dieser Tiere auftreten, beruhen zum größten Teile darauf, daß die Entwicklung auf verschiedenen Stadien stehenbleibt. Es handelt sich nämlich um verschieden fortgeschrittene postembryonale Entwicklung.

Die Geschlechtstiere sind in der Entwicklung am weitesten vorgeückt; sie entfalten sich zum Imagostadium (Fig. 167 a), sind ursprünglich geflügelt, erst später werden sie der Flügel verlustig (König, Fig. 167 c, und Königin, Fig. 167 b), erhalten jedoch ihre Geschlechtstätigkeit in unbeeinträchtigtem Zustande. Die Arbeiter (Fig. 167 f) und Soldaten (Fig. 167 e und g) sind in der Entwicklung gehemmte, definitiv fixierte und entsprechend angepaßte geschlechtlich unreife Individuen. Die jugendlichen Formen, welche sich ebenfalls in jedem Neste finden, können eventuell als Ersatz dienen. Wenn nämlich das königliche Paar durch irgendeinen Unglücksfall zugrunde gegangen ist, werden aus dem Larvenmaterial, und zwar aus den Nymphen mit kurzen Flügelanlagen die Ersatzkönige resp. -königinnen herausgezüchtet. Es ist beachtenswert, daß durch diese Züchtung bloß die stärkere Entfaltung des angelegten aber unentwickelten Geschlechtsapparates erreicht wird, daß jedoch die Gesamtorganisation des Tieres auf niedriger Entwicklungsstufe stehenbleibt. Wir haben es hier eigentlich mit einem larvalen Organismus zu tun, bei welchem der Sexualapparat sich entwickelt hat, mit anderen Worten, es liegt hier ein Fall der Neotenie (vgl. p. 523) vor. Die aufeinander folgenden, künstlich hervorgerufenen Entwicklungsstadien solcher Ersatzgeschlechtstiere, welche von GRASSI gründlich erforscht wurden, stellt Fig. 168 dar.

Die Fortpflanzung der Termiten wird durch das sogenannte „Schwärmen“ eingeleitet, welches darauf beruht, daß die geflügelten Termiten ihr elterliches Nest verlassen. Je nachdem die Termiten eines bestimmten Nestes alle gleichzeitig geschlechtsreif werden, oder sich die Reifung dieser Insekten über mehrere Monate hinzieht, werden von einem Neste ein oder mehrere Schwärme nacheinander ausgesendet. ESCHERICH stellt in seiner schönen Monographie die Ansichten verschiedener Autoren zusammen, nach welchen entweder die beiden Geschlechter sich gemeinsam an Schwärmen beteiligen, oder Männchen und Weibchen streng getrennt in besonderen Schwärmen aus dem elterlichen Neste ausfliegen. Diese Frage ist allerdings von gewisser Bedeutung, wenn man beachtet, daß sich in einem Neste

1) In diesem Werke von ESCHERICH ist auch die ganze diesbezügliche Literatur zu finden.

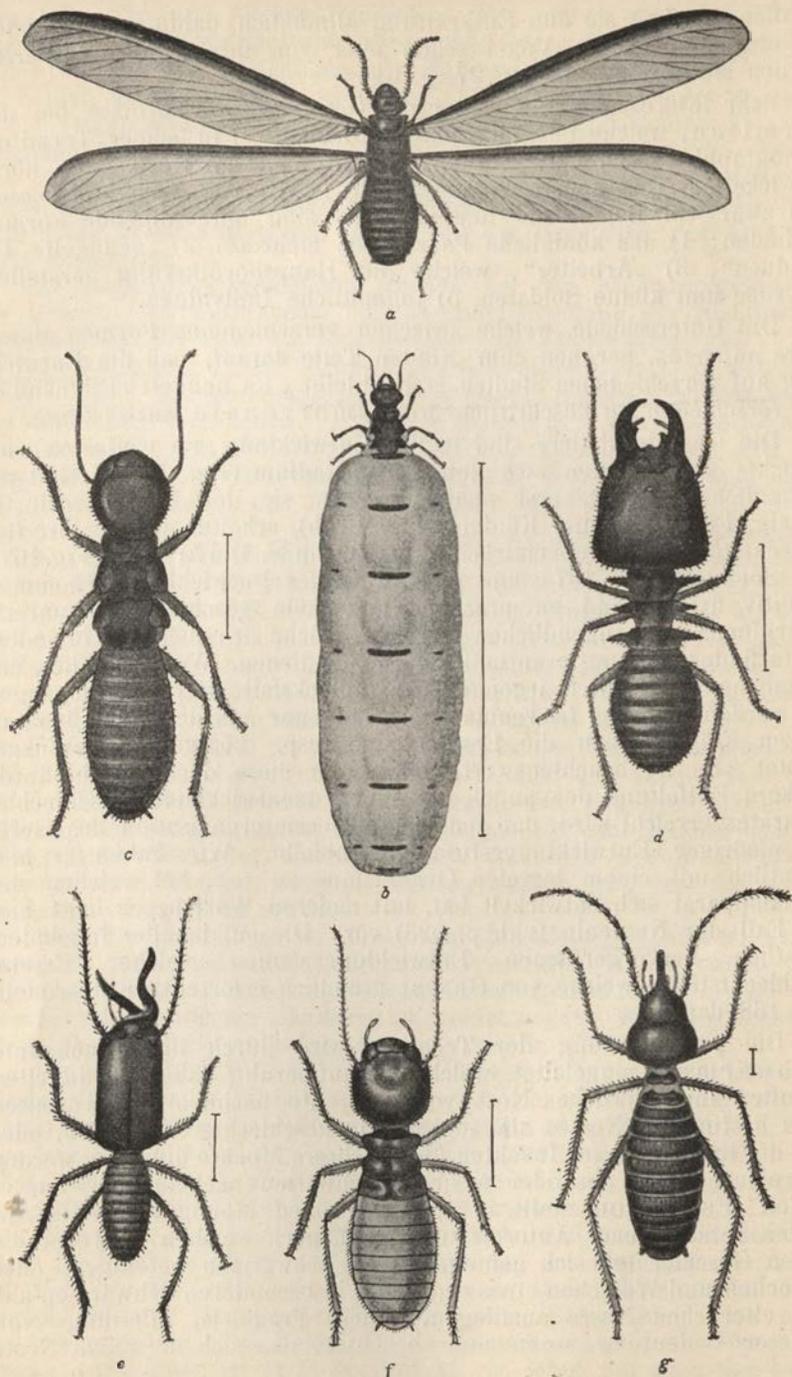


Fig. 167. Die verschiedenen Kasten. a junges Weibchen von *Termes spinosus* LATR.; b Weibchen von *Termes gilvus* HAG.; c entflügeltes Männchen (König) von *Hodotermes ochraceus* BURM.; d Soldat von *Termes spinosus* LATR.; e Soldat von *Termes speciosus* HAV.; f Arbeiter von *Hodotermes ochraceus* BURM.; g Soldat (*Nasutus*) von *Eutermes tenuirostris* DESN. Nach DESNEUX aus K. ESCHERICH (28).

die Nachkommen eines elterlichen Paares befinden. Sollten sich die Geschlechtsvorgänge zwischen den Individuen, welche von einem Neste herkommen, vollziehen, so hätten wir es mit Inzucht zu tun. Nach der kritischen Erörterung der Literaturangaben kommt ESCHERICH (28) zu dem Schluß, daß „jedenfalls die Inzucht als Ausnahme, die Kreuzungsbefruchtung als die Regel“ anzusehen ist.

Das Schwärmen der Termiten dauert nur eine kurze Zeit. Bald fallen sie in größerer oder geringerer Entfernung von ihrem elterlichen Neste zu Boden und gleich darauf werfen sowohl die männlichen als auch die weiblichen Individuen ihre Flügel ab, was durch einen Autotomieprozeß geschieht. Nach vollzogener Selbstverstümmelung der Flügel, suchen sich die flügellosen Geschlechtstiere einen passenden Platz zur Gründung einer neuen Kolonie. Zu diesem Zwecke machen sie sich paarweise auf den Weg, und dieses Herumziehen der Paare wird als „Liebesspaziergang der Termiten“ bezeichnet. Das Weibchen geht dabei dem Männchen voraus. Nach HEATH wird am Hinterende des Weibchens ein Sekret ausgeschieden, durch welches das Männchen angelockt wird. Nachdem die beiden Tiere sich einen passenden Platz für das neue Nest gewählt haben, wird von ihnen eine Kammer in der Erde gegraben, in welcher die Brut erzeugt und erzogen wird.

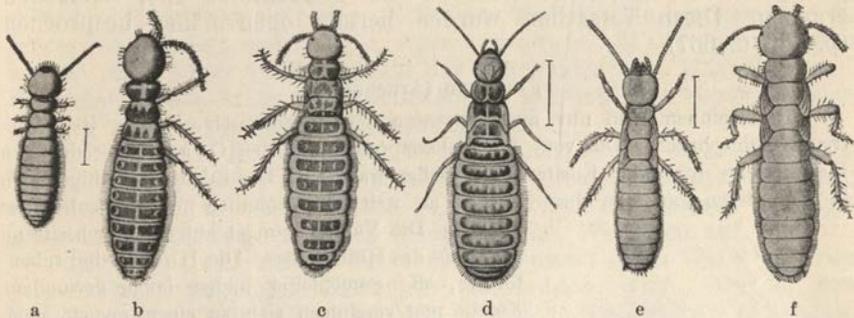


Fig. 168. Entwicklung der Ersatzgeschlechtstiere von *Termes lucifugus*. a Larve, b—d Ersatzgeschlechtstiere aus jüngeren Larvenstadien entwickelt, e Nymphe mit kurzen Flügelscheiden, f Ersatzweibchen, entstanden aus e. Nach GRASSI aus K. ESCHERICH (28).

Es wurde mehrfach die Frage besprochen, wo eigentlich die Kopula der Termiten stattfindet und es wurden alle Möglichkeiten in dieser Hinsicht erörtert. Die Kopulation könnte nämlich während des Schwärmens, während des „Liebesspazierganges“ oder endlich erst nach dem Ausgraben der Kammer stattfinden. Die neueren Angaben (GRASSI, HEATH) sprechen eigentlich für die letzte Möglichkeit. Die Kopulation soll sich demnach erst nach der Flügelverstümmelung vollziehen; die von den Geschlechtstieren vorher zusammen verbrachte Zeit wird als „Brautzeit“ bezeichnet.

Der Vorgang der Kopulation selbst wurde genauer von GRASSI (42a) und HEATH (43a) beschrieben. Die beiden Tiere stehen dabei mit dem Rücken nach oben gewendet und berühren sich mit den Hinterenden ihrer Abdomina. Bei *Termopsis* soll die Kopulation über 10 Minuten lang dauern (HEATH) und wird auch öfters wiederholt.

Es ist interessant, daß die Geschlechtstiere, nachdem sie sich in der ausgegrabenen Kammer angesiedelt haben, die Tentakel abwerfen. Die ersten Eier werden 14 Tage nach der Kopulation abgelegt, und jetzt beginnt der Vorgang der Brutpflege.

Die Begattung bei den Bienen erfolgt beim geschlechtlich ausgebildeten Weibchen (Königin, vgl. p. 666, Fig. 106) nur einmal im Leben, welches 4—5 Jahre dauert. Die Kopulation findet im vollen Sonnenlichte während des Hochzeitsfluges statt. Deshalb sind auch die Details des Begattungsprozesses nicht untersucht worden. Die Kopulation soll nur einige Minuten dauern, das Männchen sitzt während der Begattung auf dem Rücken der Königin, die es mit den Beinen hält. Nach dem Hochzeitsfluge kehrt die Königin mit einem aus der Genitalöffnung hängenden feinen Faden, welcher einen Endteil des Genitalkanals des Männchens bildet, zurück. Diese Partie des männlichen Kopulationsapparates wurde der Drohne bei dem Auseinandergehen der Tiere vom Weibchen herausgerissen. Bei der Kopulation sammelt sich im weiblichen Receptaculum seminis so viel Samen an, daß dieser Vorrat für die Befruchtung der befruchtungsbedürftigen Eier während des ganzen Lebens ausreicht. Es ist hier noch einmal hervorzuheben, daß bei dieser Insektengruppe auch sich parthenogenetisch entwickelnde Eier abgelegt werden. Aus unbefruchteten, sich jungfräulich entwickelnden Eiern gehen Männchen, die Drohnen genannt werden, hervor, während die befruchteten Eier Weibchen ergeben. Diese Tatsachen wurden bereits oben näher besprochen (p. 666 u. 667).

#### γ) Spinnen (Arachneida).

Die Spinnen sind nur ausnahmsweise hermaphroditisch, in der Regel getrenntgeschlechtlich. Die von den Leberlappen umhüllten Ovarien produzieren Eier, welche durch die Eileiter nach außen wandern. Die Eileiter vereinigen sich in der unteren Partie zu einer Scheide, an welcher gewöhnlich zwei Samenbehälter hängen. Die Vagina mündet auf der Bauchseite an der Basis des Hinterleibes. Die Hoden sind tuben-förmig, die Samenleiter bilden lange gewundene Kanäle und vereinigen sich zu einem gemeinsamen Ductus ejaculatorius, dessen Mündung an der Basis des Hinterleibes liegt.

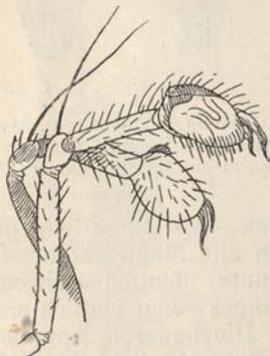


Fig. 169. Die männlichen Maxillartaster von *Argyropeira hortorum* zu Begattungsorganen modifiziert. Nach EMERTON aus H. C. MC COOK (74).

Außerlich unterscheiden sich die Geschlechter beträchtlich voneinander. Die Männchen sind selten von vollkommen gleicher Größe. Sehr oft sind die Männchen kleiner als die Weibchen, deren Abdomen bedeutend voluminöser ist. Dieser Unterschied kann sehr auffallend sein. Es kommen jedoch auch viele Arten vor, bei denen die Weibchen kleiner, die Männchen dagegen größer sind. Das Männchen zeichnet sich weiter dadurch aus, daß sein Maxillartaster zum Kopulationsorgan umgestaltet ist (Fig. 169). Das Endglied des Tasters ist nämlich ausgehöhlt und oft mit einem blasenförmigen Anhangsorgane versehen, welches bei der Begattung zur Ein-

führung des Samens benützt wird. Es ist für die Spinnen sehr charakteristisch (Th. MONTGOMERY, 77, 78), daß das Begattungsorgan bei diesen Tieren weder mit den Geschlechtsdrüsen, noch mit ihren Ausführungskanälen morphologisch in irgendwelchem Zusammenhange steht.

Der Kopulationsprozeß und die Vorbereitungsstadien dazu wurden von mehreren Autoren bei verschiedenen Spinnenarten gründlich untersucht. In der von C. Mc COOK (74) veröffentlichten Monographie der amerikanischen Spinnen und in den gründlichen Arbeiten von TH. MONTGOMERY (77—79) findet man ungefähr die ganze Literatur über diese interessanten Erscheinungen zusammengestellt.

Die Anzahl der Weibchen ist bei den Spinnen bedeutend größer als diejenige der Männchen, daraus geht ohne weiteres hervor, daß ein Männchen mehrere Weibchen belegt, mit anderen Worten, daß bei den Spinnen Polygamie herrscht. Es wurde auch durch direkte Beobachtung bestätigt, daß ein Männchen für mehrere Weibchen ausreicht. Bei der Beurteilung des Verhältnisses zwischen der Anzahl der Individuen von beiden Geschlechtern ist jedoch zu beachten, daß die Männchen außerhalb ihrer Geschlechtsreifeperiode, resp. ihrer sexuellen Leistungsfähigkeit nicht so leicht zu treffen sind wie die Weibchen (Mc COOK).

Die Lebensverhältnisse zwischen den beiden Geschlechtern sind nach der untersuchten Art recht verschieden. Man kann sie in drei Hauptkategorien einteilen: 1) Das Männchen lebt mit dem Weibchen oft auf einem und demselben Neste zusammen, ohne daß sie einander angreifen. Ein solches friedliches Zusammenleben wurde z. B. bei *Dolometes mirabilis*, *Epeira fusca* und *Ergatis benigna* beobachtet. 2) Zu der zweiten Gruppe, von welcher angegeben wird (MENGE), daß das Männchen und das Weibchen eine Zeitlang zusammen in einem Neste leben, gehört z. B. *Epeira quadrata*. 3) Die dritte Gruppe umfaßt die weitaus größte Anzahl der Arachniden; die Männchen und Weibchen dieser Arten leben voneinander getrennt und begegnen sich nur zur Ausübung des Begattungsaktes.

In der Zeit der sexuellen Geschlechtstätigkeit, welche bei den Weibchen gewöhnlich (nicht stets! MONTGOMERY, 78) einer Häutung vorangeht und in welcher stets ein stärkeres Auswachsen des Epinismus stattfindet, sucht das Männchen das Weibchen auf.

Die Frage, auf welche Weise die Gegenwart eines Weibchens von dem begattungslustigen Männchen empfunden wird, wurde von R. HEYMONS in seinen Studien über asiatische Solifugen behandelt. Nach diesem Autor sind es nicht die Augen, welche zur Auffindung des Weibchens dienen. Sind nämlich die Augen der Spinne nach oben gerichtet, so können die eilig umherlaufenden Männchen ein sich in der Nähe befindliches und sich nicht bewegendes Weibchen als solches ebensowenig erkennen, wie z. B. einen Stein oder irgendeinen anderen beliebigen Gegenstand, bis sie ihn berühren, und sie dienen auch nach R. HEYMONS (48) mehr zur Wahrnehmung sich bewegender Objekte, zur Orientierung dagegen beim Umherschweifen ist ihnen hauptsächlich der Tastsinn behilflich. Direkte Berührung ist jedoch zur Auffindung eines Weibchens nicht notwendig. Die Erregung, welche wir bei Annäherung des Weibchens beim Männchen wahrnehmen, belehrt uns, welche Rolle hier das Geruchsorgan spielt. Nach HEYMONS ist der Sitz des Geruchssinnes in den Maxillarpalpen zu suchen. Dieser Autor stellte nämlich folgenden Versuch an: Einem reichlich mit Sperma versehenem Männchen wurden beide Maxillarpalpen amputiert; als sich nun das Tier nach einigen Tagen von dem operativen Eingriff erholt hatte und mit einem Weibchen zusammengebracht wurde, konnte der Coitus nicht zustande kommen, weil das

palpenlose Männchen nicht nur durch die Gegenwart des Weibchens gar nicht erregt wurde, sondern bei dessen Annäherung regelmäßig die Flucht ergriff.

Wenn das Männchen einem Weibchen begegnet, verhält es sich je nach der Art des Tieres verschieden. Nach den Beobachtungen von HEYMONS (48) ist das Verhalten von *Galeodes* in dieser Hinsicht vielleicht das einfachste. „Mit voller Wucht springt das Männchen auf das auserwählte Weibchen los und versteht fast immer den Hinterleib desselben in der Dorsalgegend zu packen. Mit ziemlicher Gewalt kneift es dort seine Zangen in die weiche Rückenhaut ein, so daß es den Anschein gewinnt, es müsse eigentlich unvermeidlich das Weibchen hierbei verwundet werden, was indessen nur in seltenen Ausnahmefällen wirklich geschieht.“ Bei einem solchen Angriff bedient sich das Männchen auch seiner Maxillarpalpen und seiner beiden vorderen Beinpaare und umklammert mit seinen Extremitäten den Vorderkörper und die Beine des weiblichen Tieres. Von dem Momente des Angriffes an wird das Weibchen in eine Art willenlosen, passiven Zustandes versetzt, es gibt jeden Widerstand auf. HEYMONS führt diese Hervorrufung der Passivität im weiblichen Organismus auf die von VERWORN näher analysierte Erscheinung zurück: daß durch Aufnötigung einer bestimmten Zwangslage ein derartiger Reiz auf das Zentralnervensystem des Tieres ausgeübt werden kann, daß das betreffende Individuum während einiger Zeit nicht mehr imstande ist, willkürliche Bewegungen auszuführen, und deshalb bewegungslos verbleibt.

Nachdem es nun dem Männchen gelungen ist, das Weibchen in diesen wehrlosen Zustand zu versetzen, schleppt es das letztere an einen günstigen und gesicherten Platz hin und bereitet sich hier zum Begattungsakt. Das Weibchen wird jetzt derart gedreht, daß sein Körper die Rückenlage einnimmt und dem Männchen seine Bauchfläche zuwendet. Das Männchen beißt und kneift die Haut des Weibchens, und zwar über den Genitaldrüsen der weiblichen Spinne, was als Vorbereitungsstadium zum eigentlichen Begattungsprozeß von HEYMONS aufgefaßt wird.

Bevor ich den Begattungsakt selbst bei *Galeodes* schildere, möchte ich noch die Vorbereitungsphasen zu der Kopulation bei anderen Spinnenarten kurz besprechen.

Nach den Beobachtungen von Mc COOK (74) verrät das Männchen dem Weibchen seine Annäherung durch eine eigenartige Erschütterung des Netzes, an dessen Rande es sich aufstellt. Nach PECKHAM (83a) erkennt das Weibchen das sich nähernde Männchen an der Art der Netzvibration. Zuweilen wird das Männchen, welches bedeutend kleiner ist als das Weibchen, von diesem überhaupt nicht zugelassen, ja sogar getötet und aufgefressen; manchmal findet man mehrere tote Männchen im Netze hängen. Die aus dem Werke von Mc COOK hier reproduzierte Abbildung (Fig. 170) zeigt das Weibchen von *Argiope* auf seinem Netze, neben ihm sieht man die von der letzten Häutung zurückgelassenen Ueberreste und weiter nach links die Leiche eines getöteten Männchens. Sehr interessant sind die von G. W. und E. G. PECKHAM (83a) gemachten Beobachtungen über die Vorbereitungsphasen zu dem Kopulationsprozesse bei Individuen der Attiden-Familie. Es wurden von den genannten Forschern folgende Arten in dieser Hinsicht untersucht: *Saitis pulex*,

*Epiblemum scenicum*, *Icius* Sp., *Hasarius Hoyi*, *Synageles picata*, *Marpusa familiaris*, *Phidippus rufus*, *Phidippus morsitans*, *Dendryphantes capitatus*, *Dendryphantes elegans*, *Zygoballus Bettini*, *Icius mitratus*, *Philaeus militaris*, *Astia vittata*. Die Untersuchungen von G. und E. PECKHAM ergeben, daß die Männchen in der Periode, in welcher sie sich Weibchen zu verschaffen suchen, eigentümliche Bewegungskomplexe vor den Weibchen ausführen, welche als Werbetanz („love dances“) bezeichnet werden. Das Männchen verändert dabei rasch die Stellung seines ganzen Körpers und besonders des Hinterleibes (Fig. 171), führt eigentümliche Bewegungen mit seinen Extremitäten aus, nähert oder entfernt sich von dem Weibchen, welches mit Aufmerksamkeit diese Bewegungen zu verfolgen scheint. Die aus der Arbeit von G. W. und E. G.

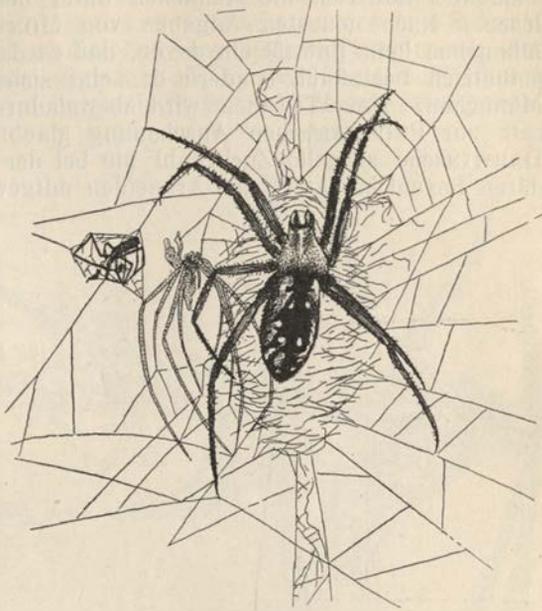


Fig. 170. Das Weibchen von *Argiope*. Links die Ueberreste der letzten Häutung und das vom Weibchen getötete Männchen. Nach H. C. MC COOK (74).

PECKHAM und MC COOK entnommenen Abbildungen (Fig. 172 — 174) zeigen verschiedene Phasen dieses Tanzes bei einigen Attiden-Arten. Bei manchen Arten kommt es auch oft zu einem Kampfe zwischen zwei Männchen, welche um dasselbe Weib-

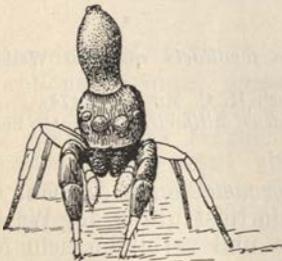


Fig. 171.

Fig. 171. Das Männchen von *Synageles picata* beim Annähern an das Weibchen. Nach G. und E. PECKHAM (83 a).

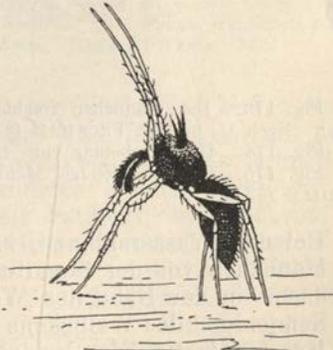


Fig. 172.

Fig. 172. Das Männchen von *Astia vittata* var. *niger* beim Annähern an das Weibchen. Nach G. und E. PECKHAM (83 a).

chen werben. Der Kampf wird vor dem Weibchen geführt. Fig. 175 stellt einen solchen Kampf von zwei *Philaeus militaris*-Männchen dar. G. und E. PECKHAM kommen zu der Ueberzeugung, daß die Weibchen den Tanz der Männchen, resp. deren Kampf nicht nur mit größter Aufmerksamkeit betrachten, sondern daß sie auch die Fähigkeit besitzen, die Männchen unter den Bewerbern sich auszuwählen. Nach neuesten Angaben von MONTGOMERY (79 a) hat das Männchen kein Bewußtsein davon, daß es das Weibchen sexuell oder ästhetisch beeinflusst, sondern es zeigt sich dem Weibchen nur als Männchen. Das Weibchen wird aber dadurch angeregt. Im Gegensatz zur PECKHAMschen Anschauung glaubt MONTGOMERY, daß die DARWINSche sexuelle Zuchtwahl nie bei der Entwicklung der sekundären Sexualcharaktere der Araneiden mitgewirkt hat.

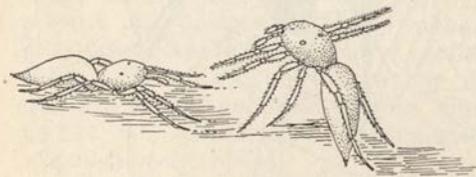


Fig. 173.

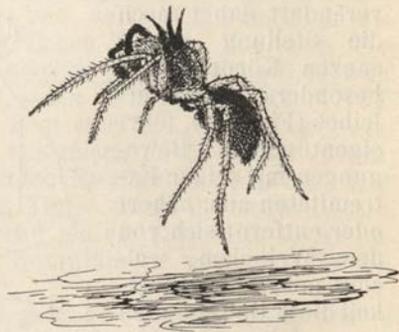


Fig. 174.

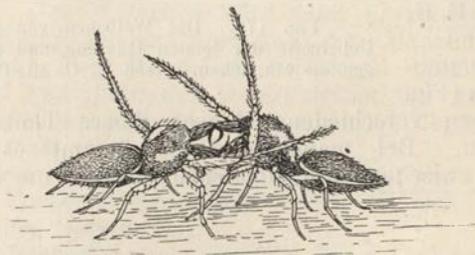


Fig. 175.

Fig. 173. Das Männchen (rechts) von *Marptusa familiaris* vor dem Weibchen (links). Nach G. und E. PECKHAM (83 a).

Fig. 174. Der Werbetanz von *Astia vittata*. Nach H. C. MC COOK (74).

Fig. 175. Die kämpfenden Männchen von *Philaeus militaris*. Nach G. und E. PECKHAM (83 a).

Bei den Wasserspinnen, z. B. bei *Argyroneta aquatica*, baut sich das Männchen vor der Begattungsperiode ein Nest unter der Wasseroberfläche in der Nähe des Weibchennestes und verbindet sein Nest mit demjenigen des Weibchens durch einen besonderen Kanal, welcher zur Kommunikation der beiden Tiere dient.

Der Kopulationsakt selbst verläuft auch verschieden je nach der untersuchten Art der Spinne.

Bei den von HEYMONS (98) untersuchten Solifugen, insbesondere bei der Art *Galeodes*, befindet sich, wie bereits oben erwähnt,

das Weibchen während der Begattung in der Rückenlage. Das Männchen senkt seine Cheliceren in die weibliche Genitalöffnung ein, zieht sie dann heraus und wiederholt mehrmals dieselbe Prozedur. Nach kurzer Zeit tritt die ganze weibliche Partie wulstförmig hervor und die Genitalöffnung wird als ein klaffender Spalt erkennbar. Jetzt hebt das Männchen seinen Hinterleib ein wenig empor, und aus seiner Genitalmündung gelangt nach außen ein zähflüssiger, klebriger Sperma-  
 8.  
 9  
 10

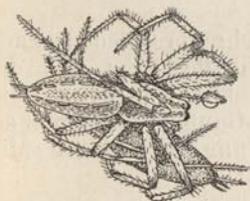


Fig. 176.

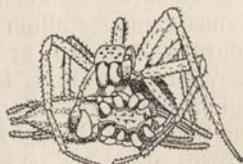


Fig. 177.



Fig. 179.



Fig. 178.

Fig. 176, 177. Die Begattung von *Agalena naevia*. Nach EMERTON aus H. C. MC COOK (74).

Fig. 178. Die Begattung von *Xysticus trivillata*. Nach H. C. MC COOK (74).

Fig. 179. Die Begattung von *Argiope cophinaria*. Das kleine Männchen sitzt an der ventralen Fläche des Hinterleibes des Weibchens. Nach MC COOK (74).

ballen dem Weibchen in die Genitalöffnung hinein und kneift die geschwollenen Ränder derselben zusammen und läuft dann mit einem Sprung nach Beendigung des Begattungsaktes möglichst schnell davon. Wenn das Männchen nach beendeter Kopula nicht mit genügender Gewandtheit und Schnelligkeit entflieht, wird es von dem sich schnell erholenden Weibchen ergriffen und aufgefressen. Dies soll jedoch nicht zu häufig vorkommen: in den meisten Fällen bringt der normale Begattungsverlauf für die Solifugen-Männchen keine unmittelbare Lebensgefahr mit sich. Diese von HEYMONS (48) an Solifugen gemachte Beobachtung wird von anderen Forschern auch für die übrigen Arachnidenfamilien bestätigt. Der Ort, an welchem die Begattung stattfindet, und die Stellung, welche die beiden Partner beim Begattungsakt einnehmen, ist bei den Spinnen recht verschieden. Die Kopulation kann entweder auf dem Netze oder auf der Erde oder  
 11  
 12

im Neste verlaufen. MONTGOMERY gibt eine Zusammenstellung der Lage beider Partner bei verschiedenen Spinnen. Die aus dem Werke von Mc COOK (74) entnommenen Abbildungen (Fig. 176, 177) zeigen den Begattungsakt bei *Agalena naevia*, bei welcher das Männchen größer und kräftiger ist, das kleinere Weibchen auf die Seite legt, selbst dagegen sich derart stellt, daß es zum Weibchen unter rechtem Winkel gewendet ist und mit den Palpen seine Spermatophoren an die weibliche Genitalöffnung appliziert.

Fig. 178 stellt den Begattungsakt bei *Xysticus trivittata* dar: das Weibchen sitzt während der Kopula auf einem Grasblatt, den Kopf nach abwärts gewendet. Es ist bedeutend größer als das Männchen; dieses setzt sich auf dessen Hinterleib und steckt seine Spermatophoren in die weibliche Geschlechtsöffnung hinein. Noch kleiner ist das Männchen im Verhältnis zum Weibchen bei *Argiope cophinaria*, deren Begattung Fig. 179 darstellt.

Die Dauer des Begattungsaktes ist auch sehr verschieden: nach der von MONTGOMERY zusammengestellten Tabelle kann sich die Kopulation sogar auf mehrere Stunden erstrecken; so dauert sie z. B. bei *Agalena naevia* 7 Stunden und 45 Minuten; es kommen jedoch Spinnenarten vor, bei denen die Begattung in wenigen Minuten, ja sogar in wenigen Sekunden beendet ist.

MONTGOMERY, HEYMONS und Mc COOK geben an, daß die Kopulation von einem und demselben Männchen mehrmals ausgeführt werden kann. Es kann entweder mit demselben Weibchen oder mit anderen kopulieren. Die Fälle, wo die Weibchen nach vollzogener Kopulation ihre Männchen töten, gehören zu Ausnahmen.

Die Parthenogenese wurde bei den Spinnen von F. CAMPBELL (16) und DAMIN beschrieben; sie kommt jedoch bei diesen Tieren nur als exzeptionelle Parthenogenese vor (T. H. MONTGOMERY, 78).

Die Scorpionidea haben die Mündungen der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane an der Basis des Abdomens unter der Genitalklappe vor zwei eigentümlichen kammförmigen Anhängen, welche als modifizierte Gliedmaßen des zweiten Abdominalsegmentes betrachtet werden. Die physiologische Bedeutung dieser kammförmigen Organe ist bisher noch nicht ganz eindeutig erklärt worden. Sie werden als Tast- und Spürorgane angesehen, werden aber auch in physiologischen Zusammenhang mit den Kopulationserscheinungen gebracht.

Die sekundären Sexualcharaktere der Männchen und Weibchen lassen die beiden Geschlechter gewöhnlich sofort unterscheiden, da die Männchen die Scheren, die Kämme und das Postabdomen gewöhnlich stärker entwickelt haben.

Die Vorspiele, welche dem Begattungsakt vorangehen, hat FABRE (28'a) näher beobachtet. Die Tiere stellen sich zuerst voreinander mit hoch emporgehobenen Schwänzen und stehen so oft längere Zeit hindurch „face en face“ (Fig. 180). Sodann beginnt eine oft mehr als eine Stunde dauernde Wanderung der beiden Partner, welche von FABRE als „promenade à deux“ bezeichnet wird. Das Männchen ergreift mit seinen Scheren die Scheren des Weibchens, indem die Tiere mit den Köpfen gegeneinander gerichtet sind, und geht nach

rückwärts, wobei ihm das Weibchen folgt. Während dieser oft lange dauernden Promenade kehren die Tiere mehrmals um. Wird ein geeigneter Stein in der Nähe getroffen, so gräbt das Männchen darunter ein Loch, ohne hierbei das Weibchen auszulassen, und das Paar schlüpf dann hinein.

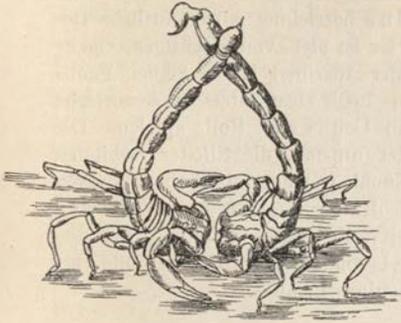


Fig. 180.

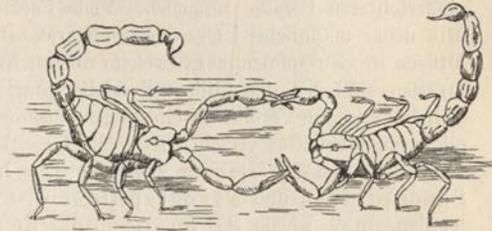


Fig. 181.

Fig. 180. *Buthus occidantus* im Vorspiele vor dem Begattungsprozeß. Nach FABRE aus WARBURTON (115 b).

Fig. 181. *Buthus occidantus* während der „promenade à deux“. Nach FABRE aus WARBURTON (115 b).

In Anbetracht dessen, daß die oben erwähnten kammförmigen Organe in unmittelbarer Nachbarschaft der Geschlechtsmündungen liegen, und daß sie sehr genau mit Nervenfasern und Nervenendigungen versehen sind, wurde ihnen eine physiologische Rolle bei dem Begattungsakt zugeschrieben. E. BLANCHARD (6a) hat bereits im Jahre 1853 darauf hingewiesen. Die kammförmigen Organe der beiden Tiere müßten bei der Kopulation mit den Blättern aneinander gelegt werden — es könnte dadurch die sexuelle Reizung hervorgerufen werden. Das war aber bloß Hypothese. Man müßte dabei postulieren, daß die Tiere sich mit ihren Bäuchen aufeinander legen. In der Tat hat sich diese Vermutung als richtig herausgestellt. BRONGNIART und GAUBERT (13a) geben in ihrer Mitteilung an, daß ANDRÉ MARÉS in Algier die Skorpionen während der Kopulation beobachtet und festgestellt hat, daß sie sich Bauch an Bauch legen und daß die Blätter der kammförmigen Organe sich miteinander verwickeln<sup>1)</sup>. BRONGNIART und GAUBERT beschreiben die Innervierung dieser Organe. Ein Nerv erstreckt sich durch die ganze Länge jedes kammförmigen Organes, er entsendet Nervenäste in jede Lamelle. Der Nerv endet in einem Ganglion.

Die genannten Autoren vertreten auf Grund ihrer Studien die Anschauung, daß die Aufgabe der kammförmigen Organe während der Begattung nicht nur darin besteht, daß sich die Tiere während der Kopulation halten, sondern daß es Exzitationsorgane sind. Die näheren Details des Begattungsaktes sind meines Wissens bisher nicht erforscht.

1) „ils étaient ventre à ventre et les dents des peignes étaient enchevêtrées les uns dans les autres.“

### δ) Milben (Acarina).

Bei den Milben ist der männliche Geschlechtsapparat aus unpaaren oder paarigen Hoden und den Ausführgängen zusammengesetzt, welche sich in ihrem distalen Verlauf zu einem gemeinsamen Kanal verbinden. Dieser ist oft von beträchtlicher Länge. Die Geschlechtsöffnung der Männchen mündet bei manchen Formen am Penis, welcher z. B. bei Hydrachniden durch mehrere Muskeln in Bewegung gesetzt werden kann (THON). In der Genitalregion liegt bei vielen Hydrachniden ein chitinöses Stäbchen, welches als *Petiolus* bezeichnet wird und beim Begattungsakt die Rolle eines Reizapparates spielt. Er ist stets von mächtigen, eigens eingerichteten Borsten umgeben. Viele Formen der Acarinen haben keinen Penis. Mit dem männlichen Geschlechtsapparat stehen noch fast stets akzessorische Drüsen im Zusammenhang, welche oft auch beim Coitus eine Rolle spielen. Die Ovarien sind bei den Milben ebenfalls paarig oder unpaar, die Eileiter verbinden sich im unteren Verlauf zu einem gemeinsamen Kanal, welcher mit Anhangsdrüsen oder Samenbehälter versehen ist. Die Geschlechtsöffnung liegt oft weit nach vorn verschoben, so daß sie sich zwischen dem hinteren Beinpaare befindet. Bei den *Sarcoptideen* und *Tyroglyphideen* ist eine besondere Begattungsöffnung vorhanden, durch welche das Sperma in das *Receptaculum* gelangt.

Der Verlauf des Begattungsprozesses stellt sich je nach den untersuchten Arten recht variabel. Ich muß mich nur auf wenige Beispiele beschränken.

Nach F. KOENIKE (58) vollzieht sich der Begattungsprozeß bei der Hydrachnide *Curviceps fuscatus* folgendermaßen: Das Männchen besitzt in der Gegend des dritten Fußpaares ein chitinöses, in die Leibeshöhle hineinragendes *Receptaculum seminis* und hält während der Brunstzeit die beiden dritten Füße in dem äußersten freien Ende der Samentasche versteckt. Beim Beginn der Begattung erfaßt das Männchen das viel größere Weibchen mit den übrigen Füßen und beginnt, nachdem sich das Weibchen nach kurzem Widerstande beruhigt hat, in dem *Receptaculum seminis* zu scheuern, bis der Samenerguß erfolgt. Um nun den Samen zu übertragen, sucht das Männchen die dazu erforderliche Lage einzunehmen und das Weibchen möglichst genau zu bewältigen, was dadurch zustande gebracht wird, daß es mit dem gekrümmten Gliede des letzten Fußes je einen weiblichen Vorderfuß an der Basis umgreift; hierauf zieht es das dritte Fußpaar aus der Samentasche hervor und „tupft damit geraume Zeit auf das weibliche Abdomen, nicht immer gerade die Vagina treffend. Das umgestaltete Fußglied spielt demnach die Rolle des Samenüberträgers, wie bei den männlichen Araneen ein *Palpensegment*“. Die Spermatophoren dieser Milbenart sollen nach KOENIKE (58) mit einer Art Stacheln versehen sein. Indem das Männchen das weibliche Abdomen betupft, werden die einen Spermatophoren von den Stachelspitzen der anderen durchstochen, so daß die Spermatozoen aus der Spermatophore befreit werden und sodann in die Genitalöffnung des Weibchens gelangen können. Vom Männchen werden die Spermatophoren in die weibliche Geschlechtsmündung bei *Curviceps fuscatus* nach KOENIKE nie direkt hineingebracht.

Einen anderen Begattungstypus hat THON (113) bei *Arrhenurus* beschrieben. Bei dieser Art ist ein gut entwickelter beweglicher Penis vorhanden, und außerdem spielen bei dem Begattungsakte die akzessorischen Drüsen und der *Petiolus* eine wichtige Rolle. Beim Coitus wird der Penis längs der Bauchseite des Körpers hervorge-

schoben und neben dem Petiolus in die weibliche Oeffnung eingeführt. Der Petiolus hat bei der Copula eine doppelte Aufgabe. Seine Hauptrolle besteht nach ТЮН (113) in dem sicheren Festhalten des Weibchens, er spielt also die Rolle eines Haftorganes, und nebenbei soll er auch als Reizorgan fungieren. Den Kontakt und das Anhaften beider kopulierenden Individuen soll noch die ausgiebige Sekretproduktion der stark differenzierten akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates ermöglichen. Die Bedeutung der akzessorischen Drüsen für das Festhalten der beiden Partner bei der Begattung war schon aus der älteren Arbeit von KOENIKE (58) bekannt. Bei einem kopulierenden Paar von *Arrhenurus*, welches er aus einem Gefäß unter das Mikroskop gebracht hatte, bemerkte er, daß trotz der Uebertragung die Vereinigung der beiden Tierchen nicht gelöst war, obschon das Männchen die größten Anstrengungen machte, die Trennung zu bewerkstelligen. Das gelang ihm jedoch nicht, auch als ein Tropfen Alkohol unter das Deckglas gebracht wurde und infolgedessen die Bewegungen beider Milben sehr lebhaft wurden. Die Tiere hafteten mit der ventralen Körperseite durch einen zähflüssigen Schleim aneinander, und KOENIKE sprach die Vermutung aus, daß dieses Drüsensekret als Anheftungsmittel bei der Kopulation der Milben dient.

Sehr interessant sind die Beobachtungen über das Entwicklungsstadium, in welchem die Tiere den Begattungsvorgang vornehmen. Gewöhnlich kopulieren miteinander ausgewachsene geschlechtsreife Individuen. In neuerer Zeit hat jedoch S. JOURDAIN (54) bei Sarcoptiden: *Pterolichus fulciger*, *Dermoleichus asternalis* und *Pterophagus strictus* festgestellt, daß die Kopulation der ausgewachsenen Männchen mit den Weibchen schon dann beginnt, wenn diese sich noch im larvalen Zustande befinden. Die Entwicklung verläuft bei dieser Gruppe bekanntlich derart, daß aus einem befruchteten Ei eine hexapode Larve ausschlüpft, welche sich sodann nach einer Häutung zu einer ektopoden Larve entwickelt. Diese Nymphe verwandelt sich nach nochmaliger Häutung zu einem männlichen oder weiblichen Individuum. Nach JOURDAIN (54) beginnen die Männchen der oben zitierten Sarcoptidenformen den Coitus mit der oktopoden Larve, doch wird der Begattungsakt so lange protrahiert, bis die Nymphe sich vollkommen entwickelt. Diese Begattungsform nennt S. JOURDAIN *pseudolarvale Begattung*. N. BANKS erwähnt in seiner monographischen Arbeit über Acarina dieselbe Tatsache der Kopulation mit den larvalen Organismen und gibt an, daß diese Erscheinung bei den Analgésiden und Listrophoriden, besonders bei *Lapidicarpus* vorkommen soll.

K. SAMSON (96) hat die Begattung bei *Ixodes ricinus* untersucht. Die Autorin bestreitet die früheren Angaben, daß die Begattung bei diesem Tiere mit Hilfe des Rüssels stattfindet. Der Rüssel spielt hier eine mehr nebensächliche Rolle. Sie beschreibt den Begattungsvorgang bei *Ixodes* folgendermaßen: „Ich konnte nun in einem Falle ein Männchen beobachten, das seit mehr als 1 Stunde in der üblichen Lage dem Weibchen angeheftet war, den Rüssel eingesenkt, das erste Beinpaar um das zweite weibliche, das zweite Beinpaar um das dritte weibliche geschlungen, das dritte und vierte auf den Rücken des Weibchens gestemmt. Dieses Männchen zog plötzlich den Rüssel heraus, machte sein erstes

und zweites Beinpaar los und verankerte sich mit diesen um das erste und zweite Beinpaar des Weibchens, so daß nun die männliche Genitalöffnung unter der weiblichen liegen mußte. Das Männchen verharrte so ungefähr 2 Minuten lang, begab sich sodann in seine alte Lage zurück und schob nun von hinten her den Rüssel bis an den vorderen Rand der weiblichen Genitalöffnung, so als rückte es etwas hinein.

Diese Bewegung wiederholte das Männchen einige 20 Mal. Sodann senkte es nochmals für eine Viertelstunde den Rüssel ein und löste sich dann endgültig von dem Weibchen. Ich möchte nun annehmen, daß das Männchen die Spermatophoren abgesetzt hat, als Genitalöffnung über Genitalöffnung lag, daß es diese mit dem Rüssel hineingestrichen hat, und daß das Einsenken des Rüssels vor der eigentlichen Begattung nur zum Aneinanderheften der Tiere und zur Erweiterung des Vorhofes dient. Nach der eigentlichen Begattung hätte es dann den Zweck, ein Zurückgleiten der Spermatophore zu verhindern.“

SCHTSCHELKANOWCEW (99), welcher die Begattung von *Chermes* untersuchte, gibt an, daß bei der Begattung das Männchen vom Weibchen zur Ablegung des Spermas angeregt und das Sperma vom Weibchen mit Hilfe des Genitaldeckels aufgenommen wird.

#### i) Wirbeltiere (Vertebrata).

Auch hier finden wir ebenso wie bei den niederen bereits besprochenen Stämmen eine sehr große Mannigfaltigkeit hinsichtlich der Geschlechtsverhältnisse. Bei einem ansehnlichen Teil der Wirbeltiere, besonders bei den Anamnioten, wie *Amphioxus*, *Cyclostoma*, Ganoidea, Dipnoa teilweise bei Amphibien findet eigentlich keine Begattung statt; die Geschlechtselemente werden in der Brunstzeit nach außen entleert, und die Befruchtung verläuft außerhalb des Organismus der Mutter. Mit diesen Klassen werden wir uns also in diesem Kapitel nicht beschäftigen.

Wie in der Besprechung der Kopulation bei niederen Tieren werde ich auch bei der Schilderung der Begattungsverhältnisse bei den Vertebraten die morphologischen Tatsachen möglichst kurz, besonders hinsichtlich der Geschlechtsorgane, angeben müssen. In diesem Kapitel ist Kürze auch aus dem Grunde angezeigt, da neuerlich eine zusammenfassende Arbeit von U. GERHARDT (38) über die Kopulationsorgane bei den Wirbeltieren erschienen ist, auf welche ich hier verweise. In der genannten Zusammenstellung ist auch viel aus dem Gebiete der Zeugungsphysiologie bei den Vertebraten enthalten.

#### α) Fische.

Aus dem Unterstamm der Anamnioten müssen in der Klasse der Fische zwei Ordnungen besprochen werden, und zwar die Selachier und Teleostier; bei anderen Gruppen werden die Geschlechtselemente nach außen entleert und im Wasser befruchtet.

##### Die Selachier.

Die Selachier haben eine spaltförmige Mündung des Geschlechtskanals. Wie übereinstimmend von den Autoren, welche die Geschlechtsorgane dieser Fische untersucht haben, angegeben wird, hat die am Ende des Geschlechtstraktus sich

vorfindende Papille nicht die Bedeutung eines Kopulationsorganes (U. GERHARDT). Als Kopulationsorgan bei den Selachiern fungiert die Bauchflosse, welche entsprechend modifiziert ist. Die Struktur dieses Apparates wurde gründlich von PETRI (84), F. JUNGERSEN (55) und O. HUBER (50) untersucht. Die Modifikation der Bauchflossen beruht vor allem darauf, daß sie stark verlängert und mit akzessorischen Terminalanhängen (Sporne, klauenähnliche Gebilde usw.) versehen ist, wie man es in der der Arbeit von JUNGERSEN entnommenen Fig. 182 sehen kann. In der vorderen Partie der Flosse, wo durch HautEinstülpung ein Blindsack entstanden ist, differenziert sich aus der inneren Epithelauskleidung des Sackes eine große wulstartig hervorragende Drüse (Fig. 182 *S* die Wand des Drüsen-sackes). Wie aus Fig. 182 ersichtlich ist, hat das Kopulationsorgan paarigen Bau. Das ganze Kopulationsorgan, d. h. dieses modifizierte Pterygopodium, kann durch das Sekret der oben erwähnten Drüse eingesalbt und schlüpfrig gemacht werden (H. BOLAU, 6).

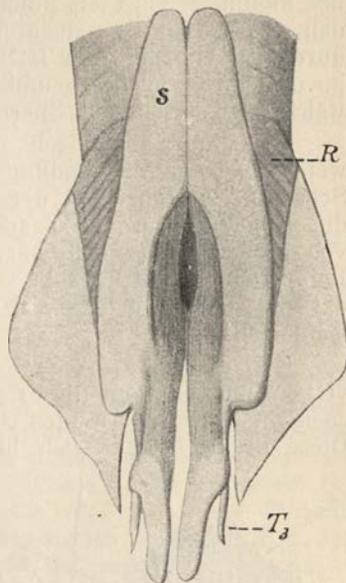


Fig. 182. Bauchflossen von *Acanthias vulgaris* von der Ventralseite, die Lage des Drüsen-sackes (*S*) und seine Ausstreckung nach vorn über das Becken hinaus zeigend, *R* Radien-muskeln, *T<sub>3</sub>* Sporne. (Nach JUNGERSEN, 55).

Der Begattungsvorgang bei Selachiern, und zwar bei *Scyllium*, wurde von H. BOLAU im Hamburger Aquarium beobachtet. Fig. 183 stellt die Position dar, welche diese kopulierenden Fische beim Coitus einnehmen. Das Männchen schlingt sich nämlich quer um das Weibchen herum in der Weise, daß der Schwanzteil des Männchens sich von der rechten Seite des Weibchens her über den Rücken desselben hinwegkrümmt, während von der linken Seite des Weibchens der Vorder-teil des Männchens sich nach oben und etwas von hinten in der Weise um das Weibchen schlingt, daß der Kopf des Männchens über seinen Schwanzteil weg zu liegen kommt. Inzwischen schiebt das Männchen eines von den beiden zu Kopulationsorganen modifizierten Pterygopodien in die

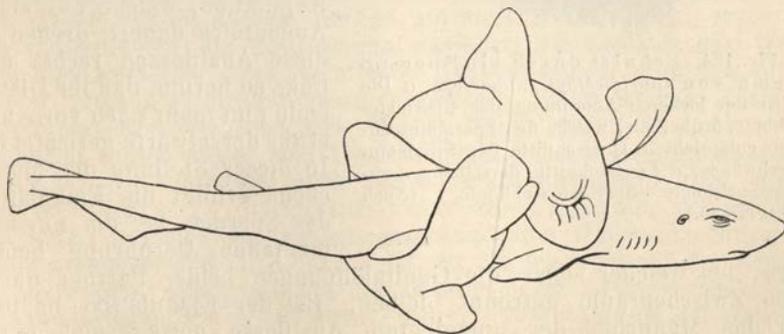


Fig. 183. Zwei Katzenhaie, in der Begattung betroffen. (Nach H. BOLAU, 6, aus GERHARDT, 38).

Kloake des Weibchens ein, was um so leichter geschehen kann, da die betreffende Flosse unmittelbar vorher durch das Sekret ihrer Drüse eingesalbt wurde. In diesem Momente liegen die Geschlechtsöffnungen beider Partner genau aneinander, und der Samenerguß kann ganz direkt in die weibliche Kloake erfolgen. Die Bedeutung des modifizierten Pterygiums bei dem Kopulationsakte besteht darin, daß es die Lage der männlichen und der weiblichen Kloake fixiert, durch Erweiterung der letzteren die Aufnahme der Samenflüssigkeit in dieselbe erleichtert und eventuell eine Art Rinne bilden kann, welche den Strom des Spermas richtet.

GERHARDT (38) macht mit Recht auf eine Analogie aufmerksam, welche bei der Verwendung der Kopulationsorgane bei Spinnen und Selachiern besteht: bei der einen und der anderen Tiergruppe sind die Kopulationsorgane paarig. Aus der oben besprochenen Arbeit von MONTGOMERY geht hervor, daß bei manchen Spinnen nur eine Palpe beim Begattungsakt verwendet wird, bei den Selachiern wurde dasselbe hinsichtlich der Verwendung der Pterygien bei der Copula festgestellt.

Knochenfische (Teleostia). Einige Arten dieser Gruppe sind vivipar und das legt die Frage nahe, auf welche Weise die Spermatozoen in das Innere des Genitaltraktes des Weibchens gelangen. Diese Frage bezieht sich bloß auf einige Arten, wie *Glaridichthys*

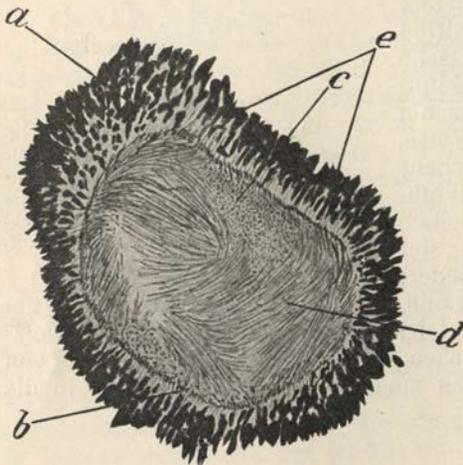


Fig. 184. Schnitt durch ein Spermatozeugma von *Glaridichthys januarius*. *a* Die Stellen der lockeren Anordnung der Spermatozoenköpfe, *b* die Zone, welche den Spermatozoenhälsen entspricht, *c* Querschnitte der Spermatozoenschwänze, *d* Längsschnitte derselben, *e* zusammengedrückte Spermatozoenköpfe. (Nach PHILIPPI, 86.)

Tiere, bei welcher sogar die Genitalöffnungen beider Partner durch einen Zwischenraum getrennt bleiben. Bei der Ejakulation bedient sich das Männchen der umgelegten Analflosse gewissermaßen als einer zur Genitalöffnung des Weibchens führenden „Gleitschiene“.

*januarius*, *Gl. decemmaculatus*, denn die anderen Arten der Knochenfische legen unbefruchtete Eier ab, die erst außerhalb des Organismus besamt werden. Die Verhältnisse bei den lebendig gebärenden Teleostiern hat neuerdings E. PHILIPPI (86) untersucht. Er hat den Kopulationsprozeß bei diesen Arten mehrmals beobachtet. Die Tiere zeichnen sich dadurch aus, daß sie an dem freien Ende der Analflossen einen Klammerapparat tragen. Zwecks Kopulation, welche nur einen Augenblick dauert, drehen sie diese Analflossen rechts und links so herum, daß ihr Distalende nun mehr nach vorn und etwas dorsalwärts gerichtet ist. In dieser Stellung des Männchens erfolgt die Ejakulation des Spermas bei der nur momentanen Berührung beider

PHILIPPI (86) hat nachgewiesen, daß das Sperma in einem Ballen organisiert ist. Die Spermaballen (Fig. 184) nennt PHILIPPI im Anschluß an BALLOWITZ „Spermozeugma“. Die Köpfe der Spermatozoen sind an der Oberfläche des Spermozeugma angeordnet, oft auf einer Strecke sehr stark zusammengedrängt, unterhalb ist die Schicht der Spermatozoenhäuse sichtbar, und im Innern liegen die Schwänze (Fig. 184 *c, d*). Die „Spermozeugmen“, welche an der Genitalmündung oder in deren Nähe angeklebt wurden, gelangen in die Geschlechtswege des Weibchens, indem das letztere vermittlels der Muskulatur der Leibeswand oder der Ovidukt-muskulatur ein Vakuum in der Leibeshöhle bildet.

### β) Lurche (Amphibien).

Diesen Tieren fehlen eigentliche Kopulationsorgane, und die Befruchtung verläuft bei der Mehrzahl der Arten außerhalb des weiblichen Organismus (mit Ausnahme mancher Urodelen). Da jedoch die Entleerung der Geschlechtselemente und meist auch die Befruchtung derselben in der Weise erfolgt, daß sich die Tiere begatten, so will ich hier diesen physiologisch auch in verschiedenen Details untersuchten Prozeß kurz schildern. Die Mehrzahl der Beobachtungen und Versuche wurden an den schwanzlosen Lurchen (Anura) vorgenommen. GAUPP (37) führt in seinem Werke über den Frosch die wichtigsten diesbezüglichen Angaben an. Die Brunstzeit bei den Fröschen tritt gewöhnlich im Frühjahr auf. In dieser Periode trifft man gewöhnlich die Frösche in Kopulation. Der Termin der Brunstzeit schwankt nach der untersuchten Art und den Witterungsverhältnissen. Der Begattungsakt verläuft auf die Weise, daß das Männchen das Weibchen besteigt und es mit den Armen direkt hinter den vorderen Extremitäten umklammert hält. Nach GAUPP befinden sich die Vorderarme des Männchens im Ellbogengelenk gebeugt, die Hände befinden sich in Radialabduktion und der Daumenrand des Männchens, durch die Daumenschwiele rau und fest, preßt sich stark vom Bauch her in die Bauchwand des Weibchens, dicht hinter dem Schultergürtel ein.

Die bei der Umklammerung angewendete Kraft ist ziemlich beträchtlich und zeigt deutlich den reflektorischen Charakter. Man kann stets bei künstlicher Trennung eines kopulierenden Paares beobachten, daß sich das vom Weibchen mit Gewalt getrennte Männchen stark an den Finger des Menschen, der es abtrennt festklammert, resp. mit den Vorderbeinen die Bewegungen ausführt, als wenn es das Weibchen umklammerte. Das betreffende Nervenzentrum muß sich offenbar im Zustande starker Erregung befinden. Wenn das Paar getrennt wurde und das Weibchen sich in der Nähe befand, so begann das Männchen sofort wieder den Begattungsakt. Beim Begattungsprozeß lassen sich die Männchen auch durch Verstümmelungen nicht stören (GOLTZ, 40, 41). Es drängt sich weiter die Frage auf, von welchen peripheren Organen der Erregungszustand des Umklammerungszentrums hervorgerufen wird. Nach GOLTZ ist die während der Brunstzeit auftretende Vergrößerung des Hodens dafür verantwortlich. Der Erregungszustand, welcher einmal durch Vergrößerung des Hodens bewerkstelligt wird, dauert fort, auch wenn der Hoden extirpiert wird. Die Angaben TARCHANOFFS (112), daß in dieser Hinsicht die Haupt-

rolle den sich füllenden Samenblasen zukommt, hat sich im Lichte der Untersuchungen von STEINACH (110) nicht bestätigt. Dieser Forscher ist auf Grund seiner Versuche an Fröschen zu dem Schlusse gekommen, daß die Ansicht von GOLTZ (40, 41) über die Hervorrufung des Erregungszustandes in dem Umklammerungszentrum durch Hodenanschwellung in der Brunstperiode aufrecht erhalten werden muß.

Während der Begattung der Frösche erfolgt erst der Uebertritt der Eier in die Ovidukte, und zwar nach GAUPP (37) ziemlich gleichzeitig für alle Eier. Im Laufe der Paarung füllt sich auch die Samenblase mit Sperma; beim Beginn der Begattung ist sie vollkommen leer. Die Begattung schließt mit dem Ablaihen. Ihre Dauer schwankt, beträgt jedoch in der Regel z. B. bei *Rana fusca* 8—14 Tage. Die von O. SCHULTZE (100) in dieser Beziehung ausgeführten Versuche ergaben, daß durch Erniedrigung der Temperatur der Umgebung in welcher sich die begattenden Frösche befinden, die Dauer der Begattung bis zu 4 Wochen verlängert werden kann. Ich kann aus eigener Erfahrung diese Angabe bestätigen. Nach O. SCHULTZE (100) wird hierdurch nicht die Entleerung der Eier aus dem Uterus verhindert, sondern die Eier werden länger auf ihrem Mutterboden, d. h. im Eierstock festgehalten. Was das Ablaihen selbst betrifft, so ist zum Prozeß der Eiablage, nach den genauen Untersuchungen von M. NUSSBAUM, die Umklammerung des Weibchens durch das Männchen kein Erfordernis, die Eiablage wird jedoch dadurch in hohem Grade gefördert.

Die Besamung der Eier erfolgt im Momente, wo die Eier ihre Kloake verlassen (GAUPP). Nach FISCHER-SIGWART (31) soll der abgelegte Laich noch nachträglich vom Männchen mit Sperma begossen werden.

Etwas abweichend verläuft der Begattungsprozeß bei den in Japan und in den Tropen lebenden Amphibien. S. IKEDA (52) hat beim *Racophorus Schlegelli*, einem in Japan einheimischen Frosch, festgestellt, daß gleich nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf das viel kleinere Männchen sich auf den Rücken eines verhältnismäßig großen Weibchens setzt und mit ihm kopuliert. Die Eier werden in einer luftenthaltenden schaumigen Masse abgelegt. Wie dieser Schaum entsteht, ist aus der neuen sehr interessanten Arbeit von SIEDLECKI (105) zu ersehen, in welcher er über die Biologie des javanischen Flugfrosches *Pelobates Reinwardtii* berichtet. Nach seinen Beobachtungen beginnt der Kopulationsakt gegen 9 Uhr abends. Das Männchen umklammert das Weibchen mit den Vorderbeinen unter den Achseln (Fig. 185) und bleibt in dieser Position die ganze Nacht hindurch. Vor der Eiablage wandert das Weibchen mit dem auf seinem Rücken reitenden Männchen und sucht sich ein zur Eiablage und Befruchtung passendes Blatt auf, auf welchem die Kopulation fortgesetzt wird. Die kopulierenden Tiere biegen die langen Hinterbeine stark nach oben um, so daß das Tibiotarsalgelenk auf den Rücken hoch über der Analöffnung zu liegen kommt. Jetzt beginnt die Eiablage und Befruchtung. Zuerst wird ein Ei in einer schleimigen Masse, welche als Sekret der Eileiterdrüsen zu betrachten ist, abgelegt. In demselben Moment ergießt das Männchen die Samenflüssigkeit, und sofort beginnen beide Tiere gleichzeitig und gleichmäßig die Hinterbeine zu bewegen, so daß die Fersen den Rücken streichen und die Füße in den Eierschleim eingetaucht werden (Fig. 186). Infolge der raschen Bewegungen wird die die Eier umgebende schleimige Substanz zum Schaum geschlagen. Nach kurzer

Pause, in welcher die Tiere ruhig sitzen, wird vom Weibchen ein neues Ei abgelegt, und die Bewegungen der Beine wiederholen sich von neuem. Nach SIEDLECKI'S Beobachtungen werden in einer halben bis einer Stunde 60—90 Eier abgelegt und ein Schaumklumpen von 5 bis 7 cm Durchmesser gebildet. SIEDLECKI beobachtete auch die Eiablage bei Weibchen, welche er von den Männchen isoliert hatte, und bemerkte, daß das Weibchen dabei genau dieselbe Stellung einnimmt und dieselben Bewegungen ausführt, als wenn es mit einem Männchen zusammen wäre. Der genannte Forscher ist geneigt anzunehmen, daß alle Bewegungen dieser Tiere bei der Kopulation reflektorisch auftreten und durch die im Geschlechtsapparate während der Entleerung der Sexualelemente stattfindenden Veränderungen hervorgerufen werden.

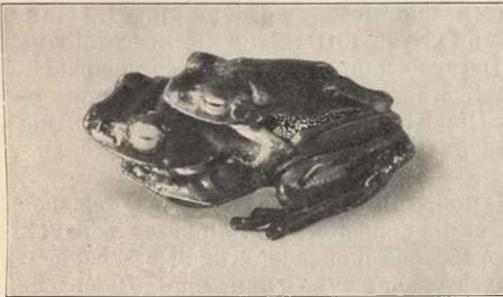


Fig. 185.

Fig. 185. Kopulierendes Pärchen der Flugfrösche am Anfang des Begattungsvorganges. (Nach M. SIEDLECKI, 105.)

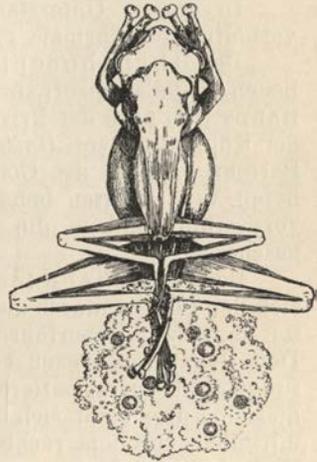


Fig. 186.

Fig. 186. Die kopulierenden Flugfrösche während der Eiablage. Durch die Bewegungen der Beine des Weibchens wird in der Umgebung der Eier der Schaum geschlagen. (Nach M. SIEDLECKI, 105.)

In der Ordnung der Gymnophionen wurde bisher die Kopulation nicht beobachtet, GERHARDT (38) gibt jedoch an, daß man keinen Grund hat, daran zu zweifeln, „daß der umstülpbare Kloakenabschnitt des Männchens tatsächlich in die weibliche Kloake eingeführt ist“.

Bei den Urodelen wird gewöhnlich die Spermatophore vom Männchen abgelegt und erst dann, z. B. vom Boden aktiv von dem Weibchen in die Kloake aufgenommen. Etwas abweichend verläuft die Begattung bei den Salamandern. Der Begattungsprozeß bei diesen Tieren wurde in einigen Phasen von E. JACOB (53) und E. ZELLER (125) beobachtet, den ganzen Prozeß der Kopulation jedoch hat erst P. KAMMERER<sup>1)</sup> (56) genau beschrieben. Nach seiner Angabe kann der Begattungsprozeß bei den Salamandern sowohl im Wasser als auch auf dem Lande stattfinden. Vollzieht sich die Be-

1) Vergl. auch VAN LEEUWEN (68).

gattung im Wasser, so verläuft sie ungefähr so, wie bei den Tritonen: die Spermatophoren werden vom Männchen auf den Boden gesetzt und erst dann vom Weibchen aktiv mittels der Kloake, welche tastend und sich weit öffnend über den Boden dahingleitet, aufgesaugt. Bei dem Begattungsprozeß auf dem Lande erfolgt eine unmittelbare Uebertragung der Spermatophoren von der Geschlechtsöffnung des Männchens in diejenige des Weibchens, was durch eine entsprechende, gewaltsame Drehung, man könnte sagen Verrenkung (P. KAMMERER) des Männchens zustande gebracht wird. Die Genitalöffnungen nähern sich dabei einander sehr dicht, es ist möglich, daß die weibliche Kloake dabei durch die männliche umfaßt wird.

#### γ) Kriechtiere (Reptilien).

In diesem Unterstamm der Wirbeltiere wurden die Geschlechtsverhältnisse mehrmals gründlich untersucht.

Bei *Rhynchocephalen*-Kriechtieren, bei welchen die eigentlichen Kopulationsorgane nicht nachgewiesen wurden, gibt U. GERHARDT (38) nach der Privatmitteilung von THILENIUS die Beschreibung der Kopulation von *Hatteria*. Daraus erfahren wir, daß sich die beiden Partner während des Coitus in Schrägstellung mit zueinander gewendeten Ventralseiten befinden. Die Kloake des Männchens ist dabei vorgestülpt und in die weit geöffnete Kloake des Weibchens hineingeschoben.

Bei den Echsen (*Sauria*) und Schlangen (*Ophidia*) zeichnet sich der Penis dadurch aus, daß er als doppelter, vorstülpbare Schlauch mit einer zur Ueberführung des Samens dienenden Rinne erscheint<sup>1)</sup>. Den Begattungsprozeß bei Eidechsen hat auf Grund seiner Beobachtungen an Terrarientieren H. MORTENSEN (79b) beschrieben. Nach diesem Autor beißt sich das Männchen in die Seite des Weibchens unmittelbar vor dem rechten Hinterbeine desselben fest und hält so das Weibchen durch die ganze Zeit des Coitus, der bis 5 Minuten dauern soll. Der Penis des Männchens wird in die weibliche Kloake eingestülpt, dabei wird jedoch stets nur ein Peniszweig gebraucht.

Die Schlangen sollen sich bei dem Begattungsakte umeinander schlingen und dabei mit dem stacheligen Kopulationsorgane das Sperma einführen. Ueber die Kopulation der Schlangen berichtet auch BREHM an mehreren Stellen seines Werkes. Während der Paarungszeit sollen sich die Schlangen zu größeren Gesellschaften vereinigen und längere Zeit zusammen verweilen. Man hat bei gewissen Schlangenarten beobachtet, daß sich die Männchen mit den Weibchen zu förmlichen Knäueln verschlingen und in dieser Stellung stundenlang verharren. Die Vereinigung beider Geschlechter ist auch aus dem Grunde sehr innig, weil die walzenförmigen Ruten des Männchens, die bei der Paarung umgestülpt werden sollen, an der inneren Seite mit harten Stacheln besetzt sind und deshalb fest in den Geschlechtsteilen des Weibchens haften. Nach den Angaben von BREHM ist es den Partnern oft recht schwer, sich voneinander z. B. bei der Flucht loszureißen.

Ueber die Kopulation bei den Schildkröten (*Chelonia*) sind Angaben in der Mitteilung von BAUHOFF (3a) zu finden. Seine Beobachtung über sehr starke Peniserektion bei diesen Tieren bestätigt

1) GERHARDT (38, p. 318).

GERHARDT (38) auf Grund seiner Präparierbefunde bei *Thalassochelys* und *Emys*. Nach BREHMS Angaben sitzt dabei das Männchen auf dem Rücken des Weibchens und umklammert es so fest mit den Beinen, daß ziemlich bedeutende Kraft angewendet werden muß, um die Tiere auseinanderzureißen.

Der Begattungsprozeß der Krokodile wurde von A. VOELTZKOW (114 a) folgendermaßen geschildert: „Die Begattung soll nach Aussage der Eingeborenen auf dem Lande stattfinden, und zwar in der Weise, daß das Männchen sich schräg über das Weibchen legt unter einem Winkel von 45 Grad und seinen Schwanz unter den des Weibchens krümmt. Der Penis ist bei dieser Lage durch seine Starrheit und Länge (etwa 20 cm bei mittelgroßen Exemplaren) ganz gut geeignet, eine ausgiebige innere Befruchtung zu ermöglichen. BREHM gibt an, er habe wiederholt erzählen hören, daß beim Nilkrokodil die Begattung auf Sandinseln erfolge und das Weibchen dabei vom Männchen erst auf den Rücken gewalzt und später wieder umgedreht werde. Der Penis ist tatsächlich weit hervorstülplbar, und ich habe dessen Hervortreten öfter beobachtet bei Tieren, die in der Rückenlage festgebunden und stark durch Schmerz und Zorn erregt wurden, auch kann man mit der Hand die ganze Rute aus der Kloake herausziehen. Sie ist nicht durchbohrt, wahrscheinlich schließt sich bei der Begattung, durch Anschwellung der kavernenösen Gewebe der Ränder, die auf der Unterseite des Geschlechtsgliedes verlaufende Rinne zu einem Kanal und es fließt dann der Samen durch eine geschlossene Rinne in die weibliche Kloake.“

#### δ) Vögel.

Hier finden wir zwei Haupttypen der männlichen Kopulationsorgane. Die überwiegende Mehrzahl der Vögel entbehrt überhaupt des Penis, bei gewissen Vögelordnungen (Ratiden) ist jedoch dieses Glied wohlentwickelt. Besonders stark ist der Penis beim *Struthio* gebildet, bei welchem er nicht nur bei dem Coitus, sondern auch bei jedem Defäkations- und Miktionsakt aus der Kloake ausgestülpt werden muß (GADOW).

Der Kopulationsprozeß verläuft bei den Vögeln in zweierlei Weise je nach der Struktur des männlichen Begattungsorganes. Bei denjenigen Vögeln, bei denen kein entwickelter Penis vorhanden ist, beruht der Begattungsprozeß darauf, daß sich das Männchen auf den Rücken des Weibchens setzt, daß dieses den Schwanz emporhebt und seine Kloakenöffnung gegen die des Männchens preßt, wobei nach kurzer Zeit die Spermaejakulation eintritt. Bezüglich der Begattung bei Vögeln mit entwickeltem Penis hat GERHARDT (38a) nachgewiesen, daß das Glied in die Kloake eingeführt wird. Derselbe Autor (38) gibt nach HARVEY folgende Beschreibung des Begattungsprozesses bei *Struthio*: „Das Männchen hielt einen Fuß auf die Erde, den anderen auf den Rücken des Weibchens gedrückt und unter sonderbaren Geräuschen und Halsbewegungen wurde der große Penis in die weibliche Kloake eingeführt und sine vibratione ulla darin still gehalten, so daß beide Tiere velut clavo fixi vereinigt waren.“

Nach GERHARDTS Beobachtungen (38) begatten sich die Zahnschnäbler nach bestimmten Vorspielen auf dem Wasser.

Die bei der Begattung in den weiblichen Geschlechtstraktus eingeführten Spermatozoen wandern aufwärts in den Eileiter und

sammeln sich in dem obersten Teil des Oviduktes, wo auch der Befruchtungsvorgang stattfindet. Die Eier gelangen aus dem Eierstock nur mit einer zarten Dotterhaut umhüllt und werden gleich im ersten Abschnitt des Eileiters (Trichter) befruchtet. Im zweiten Abschnitt des Oviduktes soll die Verstärkung der Dotterhaut durch die ausgeschiedene dünne Membran erfolgen (MITROFANOFF, WALDEYER). Das befruchtete Ei wird hier auch von einer dicken Eiweißsubstanzschicht bedeckt und diese noch mit zwei Membranen umhüllt; das bereits in Furchung begriffene Ei gelangt jetzt in den dritten ausgeweiteten und mit Zotten bedeckten Abschnitt des Eileiters. Die Wandzellen dieses Eileiterabschnittes scheiden Kalksalze aus, die zur Bildung der Vogeleischale dienen. Den letzten, vierten Abschnitt des Eileiters passiert das Ei ohne weitere Veränderungen und wird jetzt abgelegt.

### e) Säugetiere.

Der Geschlechtsapparat der Säugetiere ist in jeder Anatomie beschrieben; eine besondere gründliche Besprechung der Kopulationsorgane dieser Tiere findet man in zwei neuen Arbeiten von U. GERHARDT (38 b, 38 c), der unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete in mehrfacher Hinsicht durch seine eigenen, gewissenhaften Studien ergänzt hat. Indem ich also auf diese Arbeiten verweise, gehe ich gleich zu den physiologischen Tatsachen über.

#### Sexualperioden.

Die Begattung findet bei vielen Typen der Säugetiere das ganze Jahr hindurch statt, meist jedoch gibt es eine bestimmte Jahreszeit, welche für die betreffende Art als Brunstzeit oder Oestrum <sup>1)</sup> (HEAPE 43 c, MARSHALL 72 d) gilt und in welcher sich die Begattung vollzieht. Diejenigen Tiere, welche während ihrer ganzen Geschlechtsaison nur eine Oestrumperiode haben, werden als monöstrale bezeichnet, im Gegensatz zu den polyöstralen Tieren, welche mehrere Oestra in einer Geschlechtsaison durchmachen. Die aufeinander folgenden Oestra einer Geschlechtsaison werden durch sogenannte diöstrale Geschlechtsruhepausen getrennt.

Die Geschlechtsverhältnisse bei den Säugetieren sind je nach der untersuchten Ordnung recht verschieden. In seinem ausgezeichneten und gedankenreichen Werke über die Physiologie der Reproduktion hat MARSHALL (72 d), der sich in seinem Buche hauptsächlich mit Säugetieren befaßt, die Angaben hinsichtlich dieser Tierklasse zusammengestellt.

Bei Monotrematen soll nach SEMON das Oestrum, also auch die Kopulationsperiode nur einmal im Jahre stattfinden.

Bei den Beuteltieren beginnt die Sexualsaison nach MARSHALL Ende Oktober z. B. bei *Phascolarctus cinereus*, dagegen bei Kängurus wurde sie im zoologischen Garten in London im September und April beobachtet. Zu jener Zeit fließt aus der Scheidenöffnung Schleim mit Blut aus. In einem Jahre kommen also bei diesen Tieren zwei Sexualperioden vor, es wurde aber bisher nicht festgestellt, ob in einer Saison das Oestrum sich eventuell wiederholt, ob sie also mono- oder polyöstrale Tiere sind.

1) Vgl. auch darüber p. 532.

Die Rodentia sind als polyöstrale Tiere zu bezeichnen. Bei gewissen zu dieser Ordnung gehörenden Tieren tritt die Bedeutung der Brunstperioden für das Geschlechtsleben besonders deutlich zutage. So gibt SOBOTTA (108a, p. 33) für die Maus an, daß die Begattung außerhalb der Brunstperiode absolut ausgeschlossen ist, da die Vagina sonst fest verklebt ist. Die neue Arbeit von POWIERZA (91b), welcher speziell die Organisation der weiblichen Geschlechtswege bei der Maus untersucht hat, bestätigt vollauf diese Beobachtung. Nach MARSHALL tritt bei der Maus (*Mus decumanus* und *Mus musculus*) eine Sexualseison jährlich ein, die sich jedoch in günstigen Verhältnissen auf mehrere Monate erstrecken kann. Nach einer Geburt kann die Maus sofort in der nachfolgenden Nacht wieder kopulieren und befruchtet werden (SOBOTTA). Bei Nagetieren kann auch der Einfluß der Domestikation auf das Geschlechtsleben beobachtet werden. So hat man bei wilden Kaninchen (*Lepus cuniculus*) in England konstatiert, daß die Dauer der Sexualperiode in die Zeit von Februar bis Mai fällt. Bei domestizierten Tieren aber kann die Sexualseison das ganze Jahr hindurch dauern (HEAPE), wenn nur die Fütterungs- und Temperaturverhältnisse ganz günstig sind. Es kommen hier aber auch diostrale<sup>1)</sup> Perioden vor. Bei Meerschweinchen dauert die Sexualperiode das ganze Jahr hindurch, obschon die Fertilität dieser Tiere im Sommer größer als im Winter sein soll. Das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*) soll in England monöstral sein, während dasselbe Tier in Südeuropa und Algier polyöstral ist.

kontin.  
domestica  
-calyrol

Bei Insectivoren begegnen wir hauptsächlich polyöstralen Tieren. So kann z. B. die Waldspitzmaus von April bis November (MARSHALL) mehrmals belegt werden, so daß in dieser Sexualseison drei Geburten stattfinden können. Sehr interessant sind die Geschlechtsverhältnisse beim Maulwurf, bei welchem die Geschlechtstätigkeit Ende Januar beginnt und sich am stärksten im März entwickelt. Bei Talpiden kann zu jener Zeit eine Dislokation der Hoden konstatiert werden. Alljährlich vollzieht sich in der proöstralen Periode der Descensus testicularum in den Scrotalsack, während außerhalb der Brunstzeit die Geschlechtsdrüsen intraperitoneal liegen (OVEN). Auch nimmt in dieser Zeit die Anzahl der Samenkanälchen im Hoden stark zu. Während der Sexualperiode kämpfen die Männchen miteinander, so daß oft eines von ihnen getötet wird. Die Kopulation findet im März und April statt.

Dislocatio  
testiculi  
proöstra

Die Chiropterenordnung zeichnet sich dadurch aus, daß die Oestrumperiode sich nicht gleichzeitig mit der Ovulation vollzieht. Es ist nämlich längst bekannt (BENECKE 3b, EIMER 25b, VAN BENEDEN 3d, u. a.), daß die Fledermäuse im Herbst miteinander kopulieren. Die Oestrumperiode findet aber im Herbst statt, die Spermatozoen jedoch können nicht sofort zur Befruchtung der Eier verwendet werden, da die Ovulation erst im Frühjahr stattfindet. Während des ganzen Winterschlafes verweilen die Samenfäden in den weiblichen Geschlechtswegen in befruchtungsfähigem Zustande, und erst im Frühjahr werden die Eier aus dem Eierstock entleert und befruchtet.

Bezüglich der Carnivoren macht MARSHALL zahlreiche Angaben

1) Als Dioestrum wird in der Terminologie von HEAPE und MARSHALL eine kurze Pause in der Geschlechtstätigkeit bezeichnet, welche sich zwischen zwei Oestra einer Sexualseison einschiebt.

über die Geschlechtsverhältnisse, die er teilweise auf eigene Untersuchungen stützt. Danach können bei dem Hund in unserem Klima zwei Oestra jährlich konstatiert werden, das erste im Frühjahr, das zweite im Herbst. Die Hündinnen sind monöstral, sie können also während jeder Sexualseison nur einmal gebären. Je älter das Individuum ist, desto unregelmäßiger erscheinen die Termine der Brunstzeit. Im Prooestrum sind bei den Hündinnen auch an den äußeren Genitalien gewisse Aenderungen wahrnehmbar, welche von manchen Autoren als der Menstruation analoge Erscheinung betrachtet werden. Die Geschlechtswulven schwellen dabei an, aus den Genitalwegen fließt Schleim mit Blut aus, und dieser Zustand dauert ungefähr 10 Tage. Als erfolgreichste Begattung gilt die am 11. Tage nach Beginn der oben erwähnten Erscheinungen.

Beim Fuchs sollen nach HEAPE (43c) jährlich zwei Brunstperioden, ähnlich wie beim Hunde, stattfinden, während STRAHL (110a) angibt, daß nur eine Geschlechtssaison sich bei diesem Tiere einstellt, und zwar gewöhnlich im Februar.

Bei den Hauskatzen kommt die Sexualperiode zwei- oder dreimal jährlich vor, im Februar, Juni und Oktober (MARSHALL nach SPALLANZANI), es ist jedoch möglich, daß die Oestra sich auch öfters im Jahre einstellen (HEAPE). Gewöhnlich finden zwei Geburten jährlich statt. Die Katzen sind als polyöstrale Tiere zu betrachten. Die wilden Katzen haben in der Regel eine, höchstens zwei Oestralperioden im Jahre. Es ist beachtenswert, daß in der Gefangenschaft bei denselben Tieren auch in anderen Jahreszeiten die Kopulation vorkommen kann (MARSHALL). Bei Löwen im Freien vollzieht sich die Oestralperiode wahrscheinlich einmal im Jahre; dagegen ergaben die Beobachtungen, welche im zoologischen Garten in Dublin gemacht wurden, daß diese Tiere in Gefangenschaft sich wie Hauskatzen verhalten, daß bei ihnen zwei oder drei polyöstrale Sexualperioden jährlich vorkommen können (MARSHALL). Eine ähnliche Erscheinung wurde auch bei den Bären konstatiert.

Bei den Ungulaten findet man nach gründlichen Untersuchungen von MARSHALL zahlreiche Beispiele, daß durch Domestikation die sexuelle Tätigkeit der Tiere eventuell erhöht werden kann. Besonders deutlich tritt diese Erscheinung bei Schafen auf, welche im wilden Zustande monöstral sind und nur einmal im Jahre die Sexualseison durchmachen, dagegen durch Domestikation zu extrem polyöstralen Tieren geworden sind. So konnte man bei *Ovis tragelaphus* im zoologischen Garten feststellen, daß die Tiere nur einmal im Jahre die Brunstperiode durchmachen. Bei domestizierten Rassen konnten dagegen die Züchter beobachten, daß die Schafe mehrmals jährlich begattet und befruchtet werden können. Den Kulminationspunkt in dieser Richtung erreichen die australischen Merinos, welche das ganze Jahr hindurch geschlechtstätig sind.

Bei verschiedenen Rindvieharten wurde ebenfalls Zunahme der Fertilität nach der Domestikation konstatiert; monöstrale Tiere werden dadurch zu polyöstralen (HEAPE).

Die Stute ist polyöstral. Die Sexualseison vollzieht sich im Frühjahr und in den ersten Sommermonaten. Das Oestrum dauert stets ungefähr eine Woche und wiederholt sich mehrmals nach diöstralen, ungefähr dreiwöchentlichen Pausen. Der Elefant ist in der Gefangen-

schaft polyöstral. Die Sexualperioden sollen sich alle zwei Jahre wiederholen.

Die Primaten zeichnen sich nach MARSHALLS Angaben durch sehr verschiedene Geschlechtsverhältnisse aus. Bei Gorillen und Schimpansen sollen genau bestimmte Geschlechtsperioden vorkommen, dasselbe bezieht sich nach HEAPE auf *Semnopithecus entellus* und *Macacus rhesus*, obschon die Termine der Geschlechtsperiode variieren je nach dem Lande, in welchem die Tiere leben. Bei diesen Arten tritt, wie die Beobachtungen im zoologischen Garten erweisen, im Prooestrum eine Reihe von Erscheinungen auf, welche der Menstruation analog sind (POCOCK, 91 a, HEAPE, 43 a, b). Es ist aber sehr interessant, daß diese menstruationsartigen Erscheinungen nicht nur in der eigentlichen Geschlechtssaison vorkommen, sondern sich kontinuierlich in monatlichen Zeitabständen das ganze Jahr hindurch wiederholen. Die Befruchtung dagegen und der Beginn der Schwangerschaft soll nur in östralen Perioden stattfinden können. Beim Menschen vollzieht sich die Geschlechtstätigkeit bekanntlich das ganze Jahr hindurch mit monatlichen diöstralen Ruheperioden; wie aber aus den Erwägungen von WESTERMARCK (118 b) hervorzugehen scheint, hat früher die Begattung in gewissen Zeitperioden des Jahres stattgefunden. HEAPE zitiert eine Reihe von Angaben, nach denen bei manchen Völkern die Kinder noch jetzt in bestimmten Zeitperioden geboren werden, so daß daraus auch der Schluß zu ziehen wäre, daß die Begattung resp. die erfolgreiche Begattung in bestimmten Jahresperioden sich vollziehen sollte.

Menschen  
...  
M  
M  
!!

#### Die akzessorischen Drüsen des männlichen Geschlechtsapparates der Säugetiere und die Begattung.

Das Wenige, was uns über die Rolle der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates bekannt ist, habe ich bereits oben (p. 610—612) besprochen. Hier möchte ich nur dasjenige hervorheben, was im innigsten Zusammenhang mit dem Begattungsakte der Säugetiere steht. Die Vesiculae seminales wurden lange als Reservoir betrachtet, in denen sich der Samen vor der Ejakulation sammelt. Diese Anschauung scheint jedoch nicht berechtigt zu sein und besonders scheinen ihr die Versuchsergebnisse von LODE zu widersprechen, welcher nach einseitiger Kastration junger Tiere das weitere Wachstum derjenigen Samenblase konstatieren konnte, welche an der Operationsseite lag. Diese Samenblase füllte sich mit der für die Vesiculae charakteristischen Flüssigkeit. Die Resultate von LODES (72 a) Experimenten wie auch die Beobachtungen von KAYSER (56 a), welcher nachgewiesen hat, daß die Wandungen der Samenblasen ein eiweißartiges Sekret liefern, sprechen entschieden dafür, daß wir es hier mit einem Drüsenapparat zu tun haben. Den Samenblasen schrieb man eine spezielle Bedeutung für die Begattungsprozesse zu. TARCHANOFF (112) hat auf Grund seiner Beobachtungen an Fröschen die Meinung ausgesprochen, daß die Füllung, welche während der Brunstzeit bei diesen Tieren stattfindet, als Auslösungsmoment des Geschlechtstriebes betrachtet werden kann. Die Resultate der TARCHANOFFSchen Beobachtungen hat man auch auf Säugetiere ausgedehnt. Rationell durchgeführte spätere Versuche haben jedoch diese Ansicht nicht bestätigt.

Die Erforschung der Frage, ob die Samenblasen, resp. deren Füllung wirklich den Geschlechtstrieb der Männchen reguliert, verdanken wir E. STEINACH (110), welcher dieses Problem an weißen Ratten studierte, indem er durch Exstirpation der Samenblase deren Begattungstüchtigkeit prüfte. Aus dem Verhalten der operierten Rattenmännchen ergab sich, daß „der Geschlechtstrieb und das Begattungsvermögen in keiner Weise an die Integrität der Glandulae vesiculares gebunden sind“.

Es wurde auch die Ansicht ausgesprochen, daß in den Samenblasen die Resorption des Samens stattfindet, der bei der Ejakulation nicht entleert wird. Gegen diese Anschauung hat jedoch NAGEL (81a) gewisse Bedenken erhoben. Der letztgenannte Autor ist der Meinung, daß wir darauf verzichten müssen, die Samenblasen und ihr Sekret bei verschiedenen Säugetierordnungen als funktionell gleichwertige Gebilde aufzufassen. Abgesehen von denjenigen Tieren (*Rodentia*), bei denen das Sekret der Samenblasen zur Bildung des Vaginalpfropfes (vgl. unten) beiträgt, muß das Zäh- und Klebrigwerden des Samens durch die Beimengung des Samenblasensekretes als eine wichtige Rolle dieser akzessorischen Drüsen für den Begattungsakt betrachtet werden.

Die Prostata gehört zu denjenigen Drüsen, deren Funktion mit der Geschlechtstätigkeit innig verbunden ist. Ich habe bereits oben (vgl. p. 611 u. 612) über die physiologische Bedeutung ihres Sekretes berichtet und zwar über die Untersuchungen von WALKER, STEINACH, CAMUS und GLEY (l. c. p. 643) u. a.; hier möchte ich nur hinsichtlich der Begattungsverhältnisse erwähnen, daß SERRABACH und PARÈS (96 a), auf Grund ihrer Versuche an Hunden zu dem Schluß gelangen, daß der Prostata-drüse die Funktion der inneren Sekretion zukommt, und daß ihre Hormone die Tätigkeit der Hoden, d. i. die Spermatozoenproduktion und die Aktion der Geschlechtswege, d. i. die Spermaejakulation regulieren. Die von den Autoren durchgeführte Exstirpation der Vorsteherdrüse hatte die Hemmung der Produktion der Samenfäden zur Folge, die jedoch durch Verabreichung von Prostata-glyzerinextrakten beseitigt werden konnte.

Der innige Zusammenhang der Prostatafunktion mit der Geschlechtstätigkeit ist aus den Beobachtungen von GRIFFITH (42 b) zu ersehen: beim Igel und Maulwurf, die sich durch ausgesprochene Geschlechtstätigkeit auszeichnen, sind die zyklischen Veränderungen in der Hodenstruktur von Reduktionen resp. Zunahme des Prostata-gewebes begleitet. Andererseits wurde festgestellt, daß die Kastration beim Menschen die Atrophie der Vorsteherdrüse herbeiführt.

Auf welche Weise das Prostatasekret die Spermaejakulation reguliert, ist noch nicht ermittelt worden.

Die physiologische Funktion der COOPERSchen Drüsen ist bisher noch nicht erkannt worden, von NAGEL wurde die Vermutung ausgesprochen, daß diese Drüsen nicht ausschließlic im Dienste der Geschlechtstätigkeit stehen, da sie bei Eunuchen nicht stark reduziert sind.

#### Erektion des Kopulationsorganes.

Der Begattungsvorgang bei Säugetieren wird durch einen Prozeß eingeleitet, der als Vorbereitung des männlichen Kopulationsorganes

zum Geschlechtsakt aufzufassen ist und welcher als Erektion des Penis bezeichnet wird. Bei der Erektion nimmt das männliche Geschlechtsglied an Volumen zu, seine Konsistenz wird fester, seine Gestalt verändert sich und durch diesen Zustand gewinnt der Penis die Eigenschaften, welche es ermöglichen, die weiblichen Schamlippen und die Scheide auseinanderzudrängen.

Die ganze Struktur des männlichen Geschlechtsgliedes ist der Ermöglichung dieser Zustandsänderungen angepaßt, da der Hauptbestandteil dieses Organes das Schwellgewebe bildet, aus welchem die Corpora cavernosa (zwei Corpora cavernosa penis und ein Corpus cavernosum urethrae) zusammengesetzt sind.

Nun ist es eine allgemeine Eigenschaft des Schwellgewebes, daß es sich leichter füllt, als entleert. Außerdem muß noch der vermehrte Zufluß des Blutes durch die Arterien und der behinderte Abfluß durch die Venen in Betracht gezogen werden. Zur Behinderung des Venenabflusses bei eingeleiteter Erektion wirken nach WALDEYER (115a, p. 368) mehrere Momente zusammen: der Druck auf die Vena dorsalis penis durch die Pressung derselben an die Schambogen bei erigiertem Gliede sowie auch die gespannte Haut des Gliedes, ferner die Kontraktion des Musculus trigoni urogenitalis; endlich wird bei der Schwellung der Corpora cavernosa auch der Rückfluß durch die Venae circumflexae gehemmt sein müssen. WALDEYER hält auch die Anschauung von KÖLLIKER für höchst wahrscheinlich, daß während der Erektion die glatten Muskeln der Corpora cavernosa erschlaffen. Die Kontraktion dieser glatten Muskulatur am Ende des Erektionszustandes wird die Entleerung des Blutes aus den Schwellkörpern und die Zurückversetzung des Penis wieder in den erschlafften Zustand zur Folge haben.

NAGEL (81a) weist bei der Erwägung des Erektionsmechanismus darauf hin, daß man an völlige Absperrung des venösen Abflusses bei der Erektion schon deshalb keinesfalls denken darf, weil im Zustande des sogenannten Priapismus der Penis stundenlang erigiert bleibt und bei völliger Blutstockung gangränös werden müßte. Für die Beurteilung des Anteiles des arteriellen und des venösen Blutes ist auch der von EXNER hervorgehobene Umstand von Belang, daß nämlich die Temperatur des Penis bei der Erektion zunimmt und daß das Glied dabei nicht cyanotisch wird, was für gesteigerten Blutzufuß und beschleunigten Blutumlauf spricht. Nach NAGEL kann auf Grund der bisherigen Erfahrungen bestimmt behauptet werden, „daß Stauung durch Venenkompression nicht die Hauptursache für die Anschwellung und Verhärtung des Penis ist. Andererseits kann man aber auch nicht mit Sicherheit eine gewisse untergeordnete Beteiligung dieses Momentes ausschließen“ (NAGEL, 81a, p. 67).

Die Erektion des Penis ist bei gewissen Säugetierarten, wie *Marsupialia*, *Rodentia*, von einer Umkrepelung eines Hautsackes begleitet, so daß im erigierten Zustande der Penis von der Haut bedeckt ist, welche sonst eine Falte, einen Sack bildet, innerhalb dessen das Geschlechtsglied liegt.

Bei der Ruminantiengruppe — besonders deutlich tritt dies beim Schaf auf — wird der Penis durch einen dünnen fadenartigen Fortsatz verlängert, welcher ebenfalls an dem Erektionsprozeß teilnimmt (MARSHALL, 72b). Dieser Fortsatz ist aus Schwellgewebe aufgebaut, und MARSHALL, welcher dieses Organ speziell beim Schafe untersucht hat, be-

trachtet es als Fortsetzung des Corpus cavernosum urethrae. Beiderseits im Schwellgewebe liegen die aus faserigem Knorpel gebauten Leistchen, welche gleichsam ein Gerüst dieses Organes bilden. MARSHALL ist der Meinung, daß dieser Penisfortsatz, welcher sich auch an der Erektion beteiligt, bei dem Begattungsakt in das Os uteri eingeführt wird. Er schreibt auch diesem Umstande große Bedeutung hinsichtlich der Ermöglichung der Befruchtung zu und zitiert die mündlichen Angaben von Prof. WALLACE, nach welchen in Schottland die Amputation dieses Penisfortsatzes als Methode verwendet wird, um bei bestimmten Männchenindividuen Sterilität hervorzurufen.

Der Erektionszustand ist als eine Reflexerscheinung zu betrachten, und die Zentren dieses Reflexes finden sich nach den übereinstimmenden Literaturangaben in der unteren Partie des Lendenmarkes. Aber auch eine Einwirkung des Gehirns auf die Hervorrufung der Erektion muß angenommen werden. Mit diesem Problem des Einflusses des Nervensystems auf die Erektion, welche mehr zur Physiologie des Nervensystems gehört und bereits eine sehr umfangreiche Literatur hat, können wir uns hier nicht näher befassen.

#### Der Verlauf des Begattungsprozesses bei Säugetieren.

Ueber den Verlauf des Begattungsprozesses bei den Säugetieren berichtet am gründlichsten U. GERHARDT (38), welcher in einer besonderen Arbeit seine gediegenen, an reichem zoologischem Material durchgeführten Beobachtungen beschreibt und dieselben durch Literaturhinweise ergänzt. Zum größten Teil stützen sich die unten angeführten Bemerkungen auf diese Arbeit von GERHARDT (38). Bei der Begattung wird bekanntlich bei allen Säugetieren der Penis in die weibliche Scheide eingeführt, was entweder nach erfolgter Erektion, oder während derselben geschieht. Die Erektion erreicht bei gewissen Säugern (Pferd, Tapir, Mensch) ihr Maximum schon vor dem Beginn der Begattung, bei anderen Tieren dagegen beginnt die Kopulation, wenn der Penis eben erst anfängt sich zu erigieren. Bei Arten mit spitzem Penisende geht es am leichtesten (Walen, Katzen, Stier), schwerer dagegen in solchen Fällen, wo eine größere Eichel existiert. Gewöhnlich erfolgt im letzteren Fall die Erektion der Glans erst in der Vagina.

Die Penisknochen, welche sich bei gewissen Säugetieren (*Rodentia*, *Carnivora*, *Chiroptera*) befinden, dienen als Stützorgan der Rute und erleichtern das Eindringen derselben in die Vagina. Bei den Sciuriden hat GILBERT (39) nachgewiesen, daß während der Brunst die Haut des Penis reißt, so daß dann das Os penis mit seiner hakenförmigen Spitze frei an der Oberfläche der Glans hervorragt. Die physiologische Bedeutung dieser Knochen wurde bisher experimentell nicht untersucht. Aus den gründlichen morphologischen Studien, GILBERTS scheint hervorzugehen, daß die Knochen zur Erhöhung der Rigidität des Penis bei der Erektion dienen; sie bilden die Bestandteile der Glans, also des vordersten Teiles des männlichen Begattungsorganes, welche bei der Immissio penis den Scheideneingang auszuweiten hat. Dazu ist die konische Form am geeignetsten, und die Knochen im Penis tragen dazu bei, diese konische Form der Eichel zu fixieren. Es handelt sich weiter auch darum, daß durch den Penis das Sperma möglichst weit in die weiblichen Geschlechtswege hinein-

gebracht werde. Die Ossa priapi haben oft eine solche Gestalt, welche diese Rolle des männlichen Begattungsorganes erleichtern, besonders wenn sie schaufelförmig oder mandolinenförmig sind und sich in eine Knorpelhaube verlängern. Endlich können die Ossa priapi bei denjenigen Tieren, bei denen sie hakenförmige Spitzen zeigen (*Sciurus*) und bei der Erektion hervorgedrückt werden, als Einrichtung betrachtet werden, welche als Reizmittel zur Erhöhung des Geschlechts-genusses dienen.

Bei *Caviaden* und *Dipus* sind an der Penisoberfläche Vorsprünge oder Stacheln wahrnehmbar, welche ebenfalls zur Reizung der Vaginalschleimhaut dienen (GERHARDT). Die Stellung, welche die beiden Partner bei der Kopulation einnehmen, ist mit einigen Ausnahmen bei den Säugern die gleiche. Das männliche Tier besteigt das Weibchen und umfaßt es mit den Vorderbeinen. Das Weibchen steht in der Regel während des Coitus. GERHARDT (38) hat durch eigene Beobachtung festgestellt, daß bei *Genetta*, *Viverra* und bei den Schleichkatzen das Weibchen sich bei der Kopulation auf den Bauch legt und das Männchen darüber hinwegtritt, „so daß es auf dem Boden hockt und das Weibchen zwischen seinen vier Füßen hat. Dann wird der Penis schräg von oben und hinten in die Vulva eingeführt, die das Weibchen durch Einbiegen des Kreuzes möglichst nach oben kehrt.“

Die Kopulation bei den Nagern wurde von J. SOBOTTA (108) bei der Maus beschrieben. Die Begattung findet bei diesen Tieren stets in der Nacht statt. Es ist beachtenswert, daß die Brunst bei der Maus und beim Kaninchen unmittelbar nach dem Wurf auftritt und die Weibchen den Bock unmittelbar nach dem Wurf zulassen. Die Begattung dauert bei der Maus kaum 1 Minute, nach vollzogenem Coitus fällt der Bock „auf die Seite, das Weibchen mit sich ziehend, und beide Tiere verharren dann einige Augenblicke in dieser Lage wie in Erstarrung“ (SOBOTTA, 108 a, p. 33). Sehr charakteristisch ist für die Nager die Bildung eines Vaginalpfropfes nach vollzogenem Begattungsakte. Diese Erscheinung beschrieb zuerst F. LATASTE (65, 66) genauer bei *Pachyuromys Duprasi*, fand sie dann auch bei den Nagern, bei denen sie schon vorher von BISCHOFF und BERGMANN und LEUCKART beobachtet worden war. Ich gebe hier (Fig. 187) eine Reproduktion dieses Vaginalpfropfes nach der Arbeit von LATASTE an. Was die Genese dieses Gebildes anbetrifft, so hat LATASTE (65, 66) mehrere Argumente zusammengestellt, welche dafür sprechen, daß der Vaginalpfropf sich aus dem Sekret der Samenblasendrüsen bildet, sodann jedoch, nachdem er eine Zeitlang in der Scheide verweilt hat, durch das Sekret der Scheidendrüsen verstärkt wird. Die Bedeutung, welche dem Vaginalpfropf bei der Befruchtung zugeschrieben wird, besteht nach den Angaben mancher Autoren darin, daß ein solcher Pfropf den Spermatozoen, welche bei der Begattung in den weiblichen Geschlechtstraktus injiziert werden, den Weg aus der Vagina nach außen verschließt, LATASTE ist dagegen der Meinung, daß der Pfropf die Aufgabe hat, die Spermatozoen



Fig. 187. Vaginalpfropf eines Nagers. (Nach LATASTE, 66.)

weiter gegen das Os uteri zu verschieben. Der Pfropf wirkt dabei wie ein Pumpenstempel. LATASTE hebt hervor, daß diese Aufgabe durch die Klebrigkeit des Pfropfes sehr erleichtert wird, da er genau die Vaginalwände verschließt.

Nach den Angaben von LATASTE, welche auch von A. TAFANI (111) bestätigt und erweitert wurden, wird der Pfropf später aus der Scheide entleert, nachdem er erweicht ist, und zwar zuerst nur an der Peripherie. Die Entleerung des Pfropfes erfolgt bei der Maus frühestens 20, spätestens 30 Stunden nach der Begattung (SOBOTTA), beim Meerschweinchen soll der Vaginalpfropf schon nach 4—9<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunden entfernt werden.

Eine Eigentümlichkeit des Begattungsprozesses bei den Caniden ist das „Hängen“ der beiden Partner nach vollzogenem Coitus, was darin seinen Grund hat, daß die Peniseichel bei diesen Tieren (Hund, Wolf usw.) in der Vagina stark schwillt und nach beendeter Kopulation nicht sofort herausgezogen werden kann. Die Angaben, daß das „Hängen“ der kopulierenden Tiere für die Befruchtung notwendig ist, haben sich als vollkommen unrichtig erwiesen (vgl. GERHARDT, 38, p. 110). Von MARSHALL wurde angegeben, daß beim Schaf das Sperma durch den wurmförmigen Pénisanhang in den Uterusmund eingeführt wird. SCHMALTZ (97) und GERHARDT halten diese Angabe für sehr unwahrscheinlich.

Der Coitus in der Lage, daß Bauch gegen Bauch gewendet ist, soll bei den Walen, Sirenen, beim Igel und Biber vorkommen.

Während des Begattungsaktes findet die Ejaculatio seminis statt, welche bei verschiedenen Säugern unter mannigfaltigen Umständen verläuft. GERHARDT gibt an, daß bei Känguruhs und braunen Bären sich die Ejakulation während des zirka  $\frac{3}{4}$  Stunden dauernden Begattungsprozesses mehrmals wiederholt und sich durch äußerst heftige Konvulsionen des gesamten Hinterkörpers offenbart. Bei anderen Tieren findet während der Kopulation nur eine Spermaejakulation statt, welche oft von Friktionsbewegungen, rhythmischen Kontraktionen der Dammuskulatur, Bewegungen des Schwanzes usw. begleitet wird. Der Mechanismus der Spermaejakulation wurde schon oben (vgl. p. 613) genauer besprochen, es genügt hier die Erwähnung, daß nach WALKER (l. c. p. 648) die Ejakulation des Samens bei Säugetieren durch Verkürzung des Samenleiters erfolgt, welcher eine Kontraktion der Längsmuskulatur zugrunde liegt.

Was die Dauer des Begattungsaktes betrifft, so ist sie bei verschiedenen Säugern sehr verschieden. Nach DISSELHORST (24a) soll in dieser Hinsicht das Vorhandensein einer Ampulle am Vas deferens maßgebend sein. DISSELHORST weist nämlich darauf hin, daß die Ampulle des Samenleiters ein wirkliches Receptaculum seminis ist und bei allen in der Brunst getöteten Tieren Spermaballen enthält. Tiere, denen die Ampulle fehlt, wie Hund, Kater, Eber, haben eine ungewöhnlich lange Kohabitationsdauer, bei denjenigen Tieren dagegen, bei denen die Ampulle des Samenleiters stark entwickelt ist (*Bos*, *Ovis*, *Equidae*, *Rodentia*) ist die Coitusdauer sehr kurz.

## Literatur.

(Kapitel IV. J. (1. u. 2.) Besamung und Begattung.)

1. **Andrews, E. A.**, *Conjugation in the Crayfish Cambarus affinis*. Journ. of exper. Zool., Vol. 9 (1910).
2. **Balbani, E.**, Note sur les antennes servant aux insectes pour les recherches des sexes. Ann. de la Soc. entom. France, Sér. 4 T. 6 (1866).
3. **Banks, N.**, A treatise on the Acarina, or Mites. Proceed. of the Unit. Stat. Nation Museum, Vol. 28 (1904).
- 3a. **Bauhoff, J.**, Die Begattung der griechischen Schildkröte. Zool. Garten, Jahrg. 32 (1891).
- 3b. **Benecke, Ueber Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermäusen**. Zool. Anz., Bd. 2 (1879).
- 3c. **van Beneden**, Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Cheiroptères. Arch. de Biol., T. 1 (1880).
4. **Bergmann, W.**, Ein Receptaculum seminis bei Octopus de Filippi und einige biologische Beobachtungen. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1903.
5. **Berndt, W.**, Zur Biologie und Anatomie von Alcippe lampas Hancock. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 74 (1903).
6. **Bolau, H.**, Ueber die Paarung und Fortpflanzung der Scyllium-Arten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 35 (1880).
- 6a. **Blanchard, E.**, L'organisation du règne animal, 1853.
7. **Boas, J. E.**, Spolia atlantica. Bidrag til Pteropodernes. Morfologi og Systematik samt til Kundskaben om deres geografiske Udbredelse, Kjöbenhavn 1886.
8. **Boutan, L.**, Recherches sur l'anatomie et développement de la Fissurella. Arch. de Zool. expér. et génér., Sér. 2 T. 3 (1886).
9. **Brandes, G.**, Die Begattung der Hirudineen, Stuttgart 1901.
10. — Zur Begattung der Decapoden. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1907).
11. **Braun, M.**, Vermes. Cestodes. In Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreiches, Bd. 4, Abt. 1b, Leipzig, Winter, 1894—1900.
12. — Vermes. Trematodes. Ebenda, Bd. 4, Abt. 1a.
13. **Brinkmann, A.**, Studier over Danmarks rhabdocöle og acöle Turbellarier. Vidensk. Meddel. fra den Naturh. Foren. i Kjöbenhavn 1905, Kjöbenhavn 1906.
- 13a. **Brongniart, Ch.**, et **Gaubert**, Fonctions de l'organe pectiniforme des Scorpions. Compt. rend. Ac. des Sc. Paris, T. 113 (1891).
14. **Brumpt, E.**, Reproduction des Hirudinees. Mém. de la Soc. Zool. de France, T. 13 (1900).
15. **Bürger, O.**, Nemertini (Schnurwürmer). In Bronns Kl. u. Ordn., Leipzig, Winter 1897—1900.
16. **Campbell, F. M.**, On a probable case of parthenogenesis in the Housespider (Tegenaria Guyonii). Journ. Linn. Soc. London, Vol. 16 (1883).
17. **Cano, G.**, Morfologia dell'apparecchio sessuale femminile, glandole del cemento e fecondazione nei Crostacei Decapodi. Mitteil. d. zool. Station in Neapel, Bd. 9 (1889).
18. **Caullely, M.**, et **Lavallée, E.**, La fécondation et le développement de l'œuf des Orthonectides. I. Rhopalura Ophiocoma. Arch. de Zool. expér. et génér., Sér. 4 T. 8 (1908).
19. — et **Mesnil**, Recherches sur les Orthonectides. Arch. d'Anat., T. 4 (1901).
20. **Chun, C.**, Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Cephalopoden. Zool. Anz., Bd. 29 (1906).
21. **Clerc, W.**, Notes sur les Cestodes d'oiseaux de l'Oural. III. Ctbl. f. Bakt., Parasitenk. u. Infektionskr., Abt. 1, Bd. 43 (1907).
22. **Cohn, F.**, Ueber die Fortpflanzung der Rüdertiere. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 7 (1856).
23. **Coste, P.**, On the habits and reproduction of some marine animals. Crustacea. Ann. of Nat. Hist., Ser. 3 Vol. 2 (1858).
24. **Damin, N.**, Ueber Parthenogenesis bei Spinnen. Verhandl. d. Zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. 43 (1893).
- 24a. **Disselhorst, R.**, Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. In Oppels Lehrbuch der vergleichenden Anatomie des Menschen, Jena 1904.
25. **Doflein, F.**, Lehrbuch der Protozoenkunde, 3. Aufl., Jena, Fischer, 1911.
- 25a. **Duvernoy, M.**, Fragments sur les organes de génération. (Les spermatophores dans la Sepiole.) Mém. Acad. Sc. Inst. de France, T. 23 (1855).
- 25b. **Eimer, Ueber die Fortpflanzung der Fledermäuse**. Zool. Anz., Bd. 2 (1879).
26. **Eisig, H.**, Capitelliden. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel, No. 16 (1887).

27. **Escherich, K.**, Die Ameise, Braunschweig 1906.
28. — Die Termiten oder weißen Ameisen, Leipzig 1909.
29. **Féré, Ch.**, Expériences relatives aux rapports homosexuels chez les Hannetons. *Compt. rend. Soc. Biol., Sér. 10 T. 5* (1898).
30. — Expériences relatives à l'instinct sexuel chez *Bombyx mori*. *Ebenda*.
31. **Fischer-Sigwart, H.**, Biologische Beobachtungen an unseren Amphibien. I. Der Taufrosch, *Rana fusca* Roesel. Nach gesammelten Tagebuchnotizen. *Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges. in Zürich, Jahrg. 42* (1897).
32. **Forel, A.**, Les fourmis de la Suisse, Zürich 1874.
33. **Foot, K.**, The coconns and eggs of *Allobophora foetida*. *Journ. of Morph., Vol. 14* (1908).
34. **Fraitpont, J.**, *Polygordius*. *Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, Monogr. 14*, Berlin 1887.
35. **Fuhrmann, O.**, Die Turbellarien der Umgebung von Basel. *Rev. suisse de Zool., T. 2* (1894).
36. **Gardiner, E. G.**, The growth of the ovum formation of the polar bodies, and the fertilization in *Polychoerus caudatus*. *Journ. of Morph., Vol. 15* (1898).
37. **Gaupp, E.**, A. Eckers und Wiedersheims Anatomie des Froches, 3. Aufl., 1896—1904.
38. **Gerhardt, U.**, Der gegenwärtige Stand der Kenntnisse von den Kopulationsorganen der Wirbeltiere, insbesondere der Amnioten. *Ergeb. d. Zool., Bd. 1* (1909).
- 38a. — Ueber die Begattung der Zahnschnäbler. *Zool. Gart., Jahrg. 45* (1909).
- 38b. — Zur Morphologie des Wiederkäuerpenis. *Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1906*.
- 38c. — Zur Morphologie des Kopulationsorganes der Rabiten. *Ebenda, 1907*.
- 38d. **Giard, A.**, Sur l'hermaphroditisme temporaire et les diverses phases sexuelles successives d'un certain nombre d'animaux parasites. *Trav. de la Station zool. Wimereux, T. 5* (1887).
39. **Gilbert, Th.**, Das Os triapi der Säugetiere. *Morph. Jahrb., Bd. 18* (1895).
40. **Goltz, F.**, Einige Versuche über den Nervenmechanismus, welcher während der Begattung der Frösche tätig ist. *Ctbl. f. d. med. Wiss., Jahrg. 30* (1865).
41. — Weitere Versuche über den Nervenmechanismus, welcher bei der Begattung der Frösche tätig ist. *Ebenda, Jahrg. 47* (1866).
42. **v. Graff, L.**, Vermes. Turbellaria. In *Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreiches, Bd. 4, Abt. 1, Leipzig, Winter 1904—1908*.
- 42a. **Grassi, B., e Sandias, A.**, Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. *Atti Acad. Gioenia, Vol. 6* (1893).
- 42b. **Griffiths**, Observations on the function of the prostate-gland in man and the lower animals. *Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 24* (1890).
- 42c. **Guiart, J.**, Contributions à l'étude des Gastéropodes opisthobranches et en particulier des Céphalopodes. Thèse de l'Université de Paris, Lille 1901.
43. **Hamburger, C.**, Das Männchen von *Lacinularia socialis* Ehrbg. *Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 86* (1907).
- 43a. **Heape**, The menstruation of *Semnopithecus entellus*. *Phil. Trans. B., Vol. 185* (1894).
- 43b. — The menstruation and ovulation of *Macacus rhesus*. *Ebenda, Vol. 188* (1897).
- 43c. — The sexual season. *Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 44* (1901).
- 43d. **Heath, H.**, The habits of California Termites. *Biol. Bull., Vol. 4* (1903).
- 43e. **Hecht, E.**, Contribution à l'étude des Nudibranches. *Mém. de la Soc. zool. de France, T. 8* (1895).
44. **Henneguy, L. F.**, Les insectes, Paris 1904.
45. **Hering, E.**, Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurmes. *Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 8* (1857).
46. **Hertwig, R.**, Lehrbuch der Zoologie, 9. Aufl., Jena, Fischer, 1910.
47. **Hescheler, K.**, Mollusca in A. Langs Lehrb. d. vergl. Anat. d. wirbellosen Tiere, 2. Aufl., Jena 1900.
48. **Heymons, R.**, Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen nebst Beiträgen zur Systematik derselben. *Anh. Abh. d. Akad. d. Wiss. in Berlin, 1901*.
49. **Holmes, S. J.**, Sex recognition among Amphipods. *Biol. Bull., Vol. 5* (1903).
50. **Huber, O.**, Mitteilungen zur Kenntnis der Kopulationsglieder bei den Selachiern. *Anat. Anz., Bd. 19* (1901).
51. **v. Ihering, H.**, Morphologie und Systematik des Genitalapparates von *Helix*. *Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 54* (1892).
52. **Ikeda, S.**, Notes on the breeding habits and development of *Rhacophorus Schlegelii*. *Annot. Zool. Japon. Vol. 1* (1897).
53. **Jacob, E.**, Die Begattung des Erdsalamanders. *Bl. Aquarien- und Terrarienkunde, Bd. 10* (1899).

54. **Jourdain, S.**, Sur l'accouplement pseudo-larvaire de quelques Sarcoptides plumicoles. *Compt. rend. de l'Acad. de Paris*, T. 124 (1897).
55. **Jungersen, F. E.**, Ueber die Bauchflossenanhänge (Kopulationsorgane) der Selachiermännchen. *Anat. Anz.*, Bd. 14 (1898).
56. **Kammerer, P.**, Ueber den Kopulationsakt der Erdmolche (*Salamandra Laur.*). *Zool. Anz.*, Bd. 52 (1908).
- 56a. **Kayser**, Untersuchungen über die Bedeutung der Samenblasen. *Inaug.-Diss. Berlin*, 1889.
57. **Keferstein, W.**, und **Ehlers, E.**, Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse von *Helix pomatia* L. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 10 (1860).
58. **Koenike, F.**, Beitrag zur Kenntnis der Hydrachnidengattung *Midea Bruzelius*. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 35 (1880).
59. — Seltsame Begattung unter den Hydrachniden. *Zool. Anz.*, Jahrg. 14 (1891).
60. **Kollmann, J.**, Die Cephalopoden in der zoologischen Station des Dr. Dohrn. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 26 (1875).
61. **Korschelt, und Heider**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena, Fischer, 1902—1910.
62. **Kovalevsky, A.**, Phénomènes de la fécondation chez *Hplobdella algira*. *Mém. de la Soc. zool. de France*, T. 13 (1900).
- 62a. **Kwietniewski, C.**, Contribuzioni alla conoscenza anatomo-zoologica degli Pteropodi gimnosomi del Mare Mediterraneo, Roma 1903.
63. **Lang, A.**, Die Polycladen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Flora und Fauna des Golfes von Neapel*, Monogr. 11, Berlin 1884.
64. — Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. *Festschr. z. 70. Geburtstag E. Haeckels*, Jena 1904.
65. **Lataste, F.**, Sur le bouchon vaginal du *Pachyuromys Duprasi* Lataste. *Zool. Anz.*, Bd. 5 (1881).
66. — Sur le bouchon vaginal des Rongeurs. *Ebenda*, Bd. 6 (1883).
67. **Latzel, R.**, Die Myriopoden der österreich. ungarischen Monarchie, 2. Hälfte, Wien, A. Hölder, 1884.
68. **van Leeuwen, W.**, Ueber die Aufnahme der Spermatothoren bei *Salamandra maculosa* Laur. *Zool. Anz.*, Bd. 31 (1907).
69. **Leuckart-Brandes**, Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl., Leipzig 1886—1901.
70. **v. Linstow, O.**, Ueber *Ichthyonema sanguinea*. *Arch. f. Naturgesch.*, Jahrg. 40 (1874).
71. — Helminthologische Mitteilungen. *Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 48 (1896).
72. — Ueber eine neue Art der Copula bei Distomeen. *Zool. Anz.*, Bd. 28 (1904).
- 72a. **Lode**, Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Samenblasen. *Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien*, III. Kl., Bd. 104 (1895).
- 72b. **Marshall, F.**, The copulatory organ in the sheep. *Anat. Anz.*, Bd. 20 (1901).
- 72c. — and **Jolly**, Contributions to the physiology of mammalian reproduction. The oestrous cycle in the dog. *Phil. Trans. Bipl.*, Vol. 193 (1905).
- 72d. — The physiology of reproduction. *New York, Bombay and Calcutta*, Longmans, Green and Co., 1910.
73. **Marchand, W.**, Studien über Cephalopoden. Der männliche Leitungsapparat der Dibranchiaten. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 86 (1907).
74. **Mac Cook, H. C.**, *American Spiders and their spinning work*, Philadelphia 1890.
75. **Maupas, E.**, Modes et formes de reproduction de Nématodes. *Arch. de Zool. expér.*, Sér. 3 T. 8 (1900).
76. **Meisenheimer, J.**, Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorgangs und der Eiablage von *Helix pomatia*. *Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol.*, Bd. 25 (1907).
- 76a. **Milne-Edwards, H.**, Les spermatothores des Cephalopodes. *Ann. Sc. nat.*, (2) T. 18 (1842).
77. **Montgomery, Th. H.**, Studies on the habits of spiders, particularly those of the Mating period. *Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia*, Vol. 55 (1903).
78. — On parthenogenesis in Spiders. *Biol. Bull.*, Vol. 13 (1907).
79. — Further studies on the activities of Araneads. *Proc. Ac. N. Sc. Philadelphia*, Vol. 61 (1910).
- 79a. **Mortensen**, Die Begattung der *Lacerta vivipara*. *Zool. Anz.*, Jahrg. 10 (1887).
80. **Moquin-Tandon, G.**, *Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée*. Thèse Paris, 1870.
81. **Müller, G. W.**, Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel*. Monogr. 21 (1894).

- 81a. **Nagel, W.**, *Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane*. In Nagels Handb. d. *Physiol. d. Menschen*, Bd. 2, Braunschweig 1897.
82. **Nierstrass, H. F.**, *Die Amphineuren*. *Ergeb. d. Zool.*, Bd. 1 (1901).
83. **Ortmann, A. E.**, *Arthropoden*. In Bronns Kl. u. Ordn., Bd. 5 Abt. 2, 1901.
- 83a. **Owen, Anatomy of Vertebrates**, London 1866.
- 83b. **Peckam, George, and Elizabeth, G.**, *Observations on sexual selection. Spiders of the family Attidae*. *Occasional papers of the Nat. Hist. Soc. of Wisconsin, Milwaukee*, Vol. 1 (1889).
84. **Petri, K.**, *Die Kopulationsorgane der Plagiostomen*. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 30 (1878).
85. **Pfeiffer, C.**, *Naturgeschichte deutscher Land- und Süßwassermollusken*, Abt. 3, Weimar 1828.
86. **Philppi, E.**, *Spermatophoren bei Fischen*. *Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges.* 17. Vers., 1907.
87. **Pierantoni, U.**, *Protodrilus*. *Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel*, Monogr. 31, Berlin 1908.
88. **Pintner, T.**, *Neue Beiträge zur Kenntnis des Bandwurmkörpers*. II. *Zur Frage des Begattungsaktes bei den Bandwürmern*. III. *Einiges über die weiblichen Geschlechtsorgane der Tetrabothrien*. *Arb. d. Zool. Inst. Wien*, Bd. 9 (1890).
89. **Plate, L.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien*. *Jen. Ztschr. f. Naturwiss.*, Bd. 19 (1885).
90. — *Studien über opisthopneumone Lungenschnecken*. *Zool. Jahrb.*, Abt. f. Morph., Bd. 4 (1891).
91. — *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*. *Zool. Jahrb.*, Suppl.-Bd. 2.
- 91a. **Pocock**, *Notes upon menstruation, gestation and parturation of some monkeys that have lived in the Society's Gardens*. *Proc. Zool. Soc.*, 1906.
- 91b. **Powierza, S.**, *Ueber Aenderungen im Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus während ihres postembryonalen Lebens*. *Bull. de l'Ac. d. Sc. de Cracovie*, 1912.
92. **Pruvot, G.**, *Sur quelques Néomenies nouvelles de la Méditerranée*. *Arch. de Zool. expér.*, 1891.
93. **Racovitza, E. G.**, *Accouplement et fécondation chez l'Octopus vulgaris*. *Arch. de Zool. expér.*, Sér. 3 T. 2 (1894).
94. — *Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes, Sepiola Rondeletii (Leach), Rossia macrosoma (L. Ch.) et Octopus vulgaris (Lam.)* *Compt. rend. de l'Ac. des Sc. Paris*, T. 118 (1894).
95. **Rauther, M.**, *Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden*. *Ergeb. d. Zool.*, Bd. 1 (1909).
96. **Samson, K.**, *Zur Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus*. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 93 (1909).
- 96a. **Senon, R.**, *In the Australian Bush*, London 1899.
- 96b. **Serralach et Paries**, *Quelques données sur la physiologie de la prostate et du testicule*. *Compt. rend. de la Soc. Biol.*, T. 63 (1908).
97. **Schmaltz, R.**, *Das Geschlechtsleben der Haussäugetiere*. In Harms *Tierärztlicher Geburtshilfe*, Berlin 1899.
98. **Schmeil, O.**, *Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden*. I. *Cyclopidae*. *Bibl. zool.*, H. 11, 1892.
99. **Schtschelkanowzew, J.**, *Der Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes*. *Zur Kenntnis der Stellung der Chelonethi im System*. *Festschr. f. R. Hertwig*, Bd. 2, Jena, Fischer, 1910.
100. **Schultze, O.**, *Ueber die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwicklung des Frosches*. 2. *Mitteil. Anat. Anz.*, Bd. 16 (1889).
101. **Sekera, E.**, *Ueber die Verbreitung der Selbstbefruchtung bei den Rhabdocöliiden*. *Zool. Anz.*, Bd. 30 (1906).
102. **Shipley, A. E.**, *Nemathelminthes und Chaetognatha*. In: *The Camb. Nat. Hist.* Vol. 2, London 1901.
103. **v. Stebold**, *Ueber das Begattungsgeschäft des Cyclops castor*. *Neueste Schriften d. Naturf. Ges. Danzig*, Vol. 3 (1839).
104. **Siedlecki, M.**, *Étude cytologique et cycle évolutif de Adclea ovata*. *Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1899.
105. — *Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches*. *Biol. Ctbl.*, Bd. 29 (1909).
106. **Stimroth, H.**, *Ueber Selbstbefruchtung bei Lungenschnecken*. *Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges.* 10. Vers., 1900.
107. — *Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia*. In Bronns Kl. u. Ordn., Bd. 3, 2. Abt., 1896, 1907.
108. **Smith, G.**, *Rhizocephalen*. *Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel*, Monogr. 29 (1906).

- 108a. **Sobotta**, Die Reifung und Befruchtung des Eies der Maus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 45 (1895).
109. **Steenstrup**, Die Hectocotylenbildung bei Cephalopoden. Arch. f. Naturgesch., Bd. 22 (1856).
110. **Steinach**, E., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der akzessorischen Geschlechtsdrüsen. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 56 (1894).
- 110a. **Strahl**, H., Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta. In O. Hertwigs Handb. d. vergl. Entw.-Gesch., Jena, Fischer, 1906.
111. **Tafani**, A., La fecondazione e la segmentazione studiate nelle uova dei Topi. Accad. med. fisic. Trient. 1888.
112. **Tarchanoff**, J. R., Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches. Arch. f. ges. Physiol., Bd. 40 (1887).
113. **Thon**, Ph. C. K., Ueber die Kopulationsorgane der Hydrachniden-Gattung. Arhenurus Dugès. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. 10. Vers., 1900.
- 113a. **Trinchese**, Aeolididae e famiglie affini del porto del Genova. P. I. Atti della Reale Univ. di Genova 1877—1879. P. II. Atti della R. Accad. dei Lincei, (3) Vol. 10 (1882).
114. **della Valle**, A., Gammarini del golfo di Napoli. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, Monogr. 20 (1893).
- 114a. **Voeltzkow**, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascarensis. Abhandl. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt, Bd. 26.
115. **Wagner**, Die Wirbellosen des Weißen Meeres, Bd. 1 (1885).
- 115a. **Waldeyer**, W., Das Becken, Wiesbaden 1899.
- 115b. **Warburton**, C., Arachnida embolobranchiata (Scorpions, Spiders Mites etc.). The Camb. Nat. Hist., Vol. 4 (1909).
116. **Weismann**, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. I. Ztschr. f. Zool., Bd. 27 (1876).
117. — Dasselbe. II IV. Ebenda, Bd. 28 (1877).
118. — Dasselbe. VI—VII. Ebenda, Bd. 33 (1880).
- 118a. **Westermarck**, The history of human marriage, London 1891.
119. **Whitman**, Ch., Spermatophores as a means of hypodermic impregnation. Journ. of Morph., Vol. 4 (1891).
120. **Wilhelmi**, F., Tricladen. Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, Berlin, Monogr. 32 (1909).
121. **Wirén**, A., II. Cheretoderma productum Neomenia, Proneomenia acuminata. Kongl. Svenska Vetenskap. Akad. Handlingar, Stockholm, Bd. 24 (1892).
122. **Wolf**, E., Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol., Bd. 22 (1905).
123. **Woltereck**, R., Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Kerngeschichtliche und biologische Studien an parthenogenetischen Cypriden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 64 (1898).
124. **Zaddach**, G., Ueber die im Flußkrebse vorkommenden Distomum cirrigerum und Distomum istostomum. Zool. Anz., Jahrg. 4 (1881).
125. **Zeller**, E., Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 27 (1876).
126. — Ueber den Kopulationsakt von Salamandra maculosa. Zool. Anz., Jahrg. 14 (1891).
127. **zur Strassen**, Filaria medinensis und Ichthyonema. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 1907.

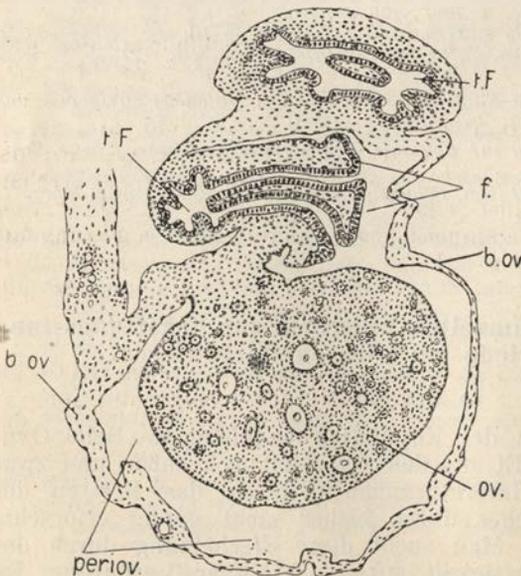
### 3. Das Verhalten der Keimzellen zwischen der Begattungs- und Befruchtungsperiode bei höheren Wirbeltieren.

#### a) Das Ei.

Die Ovulation ist von der Kopulation unabhängig. Beim Ovulationsprozeß gelangt das Ei aus dem Ovarium nach außen und zwar geschieht es nach allen Literaturangaben durch das Bersten der GRAAFSchen Follikel, welches durch bisher nicht genug erforschte Ursachen veranlaßt wird. Man sucht diese Erscheinung durch das Ansammeln der Follikelflüssigkeit mit gleichzeitiger Verfettung der

Follikelwand zu erklären; ich glaube, den in der Follikelwand beim Bersten des Follikels auftretenden Degenerationserscheinungen eine größere Bedeutung als der Druckerhöhung in dem Inneren desselben zuschreiben zu können.

Die zweite sich hier aufdrängende Frage, wie die Eier aus dem Ovarium in das Lumen des Oviduktes gelangen, wurde schon oft sowohl in der morphologischen und der physiologischen, wie auch der geburtshilflichen Literatur erörtert. Auf Grund umfangreicher vergleichend-anatomischer Studien wurde von GERHARDT (10) ermittelt, daß das Verhältnis des Eierstockes zur Tube bei verschiedenen Typen sich recht different gestaltet. Diese Tatsache ist hier von Belang, da die aus dem Eierstock herkommenden Eier zuerst in das Infundibulum tubae gelangen müssen. Es kann nun das Infundibulum tubae den Eierstock umfassen, und die Oviduktfimbrien können wohlentwickelt sein (Beuteltiere, Kaninchen) oder, wie wir es bei anderen Arten, namentlich aus der Familie der Monotremen und Cetaceen sehen, das Infundibulum tubae ist mit glattem Rande versehen und besitzt keine Fimbrien, während man bei den übrigen Säugern neben dem Ovarium die sogenannte Eierstockstasche, Bursa ovarii, findet, welche für die Aufnahme des Eies in die Tube von Bedeutung sein kann. Unter dem Namen „Eierstockstasche“ versteht man eine größere blinde, von radiären Falten umsäumte neben dem Ostium tubae liegende Vertiefung, deren Wände von Peritonealfalten gebildet werden. Nach den Untersuchungen von U. GERHARDT (10) findet man bei verschiedenen Typen der Säuger eine sehr verschieden entwickelte Eierstockstasche: sie kann entweder nur angedeutet, oder so weit ausgebildet sein, daß sie eigentlich nur fakultativ funktioniert, sie kann auch ganz geschlossen sein, ohne durch eine Oeffnung mit der Bauchhöhle in Verbindung zu stehen. Ein Bild solcher Verhältnisse gibt uns Fig. 188, welche der neuen Arbeit von POWIERZA (19) entnommen



ist. Ein Blick auf diese Abbildung belehrt uns, daß bei der Maus die aus dem geborstene Eifollikel herkommenden Eier eine Zeitlang in dem von der Ovarialkapsel eingeschlossenen Räume liegen bleiben können (SOBOTA, 23), bevor sie von der Tube erfaßt werden.

Fig. 188. Querschnitt durch das Ovarium, die Ovarialkapsel und einen Teil der Tube. *b.ov.* Ovarialkapsel, *f.* Fimbrien, *ov.* Ovarium, *periov.* Periovarialraum, *t.F.* Tube. 75-fache Vergr. Nach POWIERZA (19).

Wie fungieren diese Einrichtungen bei der Ueberleitung der Eier in die Ovidukte? Bei denjenigen Tieren, bei denen die Eileitertrichter das Ovarium umfassen, wie z. B. bei Beuteltieren und Walen, kann der ganze Inhalt des geplatzten Follikels in den Eileiter gelangen, dagegen muß nach GERHARDT bei solchen Typen, bei denen die Eierstocktasche um das Ovarium vollkommen geschlossen ist und eine Kommunikation mit der Bauchhöhle fehlt, jedes Ei von dem Flimmerepithel der Tubenfimbrien ergriffen werden und in den Eileiter gelangen. Bei Tieren mit fakultativer Bursa ovarii, wo also freie Kommunikation mit der Bauchhöhle vorhanden ist, erweitert sich das Infundibulum tubae und der Ausgang aus der Bursa wird dadurch gesperrt. Jedoch bei Tieren mit kleiner, seichter Eierstocktasche, oder besonders bei solchen, denen eine Bursa überhaupt fehlt, ist der Uebertritt des Eies in die Tube nicht so leicht zu erklären. Es wurden in dieser Hinsicht mehrere Hypothesen aufgestellt.

Nach der alten Hypothese von HALLER soll eine Art Erektion des Tubentrichters und seiner Fimbrien stattfinden, nach ROUGET (22) sollen sich die glatten im Ligamentum latum nachweisbaren Muskelfasern verkürzen und dadurch eine Annäherung der Tubenmündungen an den Eierstock veranlassen. Die Hypothese von PANKS, nach welcher die „Pseudomembranen“, welche den Eierstock mit den Tuben verbinden, zur Ueberführung der Eier in die Tuben behilflich sein sollen, ist durch KEHRER (14) widerlegt. Nach der Ansicht GEGENBAURS ist für die Ueberleitung des Eies in den Ovidukt die Flimmerbewegung der Fimbrien, die Muskulatur des Oviduktes und der vaskulöse Turgor des Eileiters, durch welchen sich das Ostium abdominale dem Ovarium nähert, von Wichtigkeit, obschon keinem von diesen Faktoren eine ausschließliche Rolle dabei zuzuschreiben ist.

Sehr wichtig für das ganze Problem ist die Arbeit von LEOPOLD (15), nach welcher die Ueberwanderung des Eies in die Tube der entgegengesetzten Seite möglich ist. Diese Möglichkeit wurde schon vorher ohne experimentelle Grundlage aus klinischen Beobachtungen erschlossen, welche sowohl eine innere (im Lumen der Tuben), als auch eine äußere (durch die Bauchhöhle) Ueberwanderung des Eies vermuten ließen. Zu diesem Schlusse berechtigten nach LEOPOLD die Fälle, in denen man nachweisen kann, daß die Tube der einen Körperseite seit langer Zeit verschlossen war, das Corpus luteum<sup>1)</sup> verum am Eierstock der gleichen Seite ausgebildet, der Fruchtsack dagegen an der anderen Seite des Körpers entweder in der Gebärmutter oder in der verschlossenen Tube angelegt wurde. In diesem Falle mußte entweder eine innere oder äußere Ueberwanderung des Eies stattgefunden haben. Es kommen weiter Fälle in Betracht, in denen mit absoluter Sicherheit nur ein Eierstock vorhanden ist, die Tube derselben Seite verlötet erscheint und der Fruchtsack sich auf der entgegengesetzten Seite befindet.

Aber außer diesen klinischen Beobachtungen, welche LEOPOLD (15) als Argumente ins Feld führt, daß die Ueberwanderung der Eier nicht nur innerlich von einer Tube in die andere, sondern auch äußerlich durch die Bauchhöhle möglich ist, können als entscheidendes Kriterium die von dem genannten Autor an Kaninchen und Hunden

1) Unter Corpus luteum verstehen wir bekanntlich ein Gebilde, welches sich an der Stelle des geplatzten GRAAFschen Follikels entwickelt hat (vergl. p. 638).

durchgeführten Versuche gelten. Es ist ihm nämlich gelungen, bei diesen Tieren, welche vor der Operation längere Zeit isoliert blieben, nach Unterbindung der einen Tube und nach Entfernung des entgegengesetzten Eierstocks Schwangerschaft hervorzurufen.

Die Versuchsergebnisse von LEOPOLD beweisen neben der Feststellung der Ueberwanderungsmöglichkeit der Eier durch die Bauchhöhle, daß bei dem Mechanismus der Aufnahme der Eier in die Tube die in derselben, resp. auf der Fimbrienoberfläche stattfindende Flimmerbewegung auch auf Distanz wirkt, und aus gewisser Entfernung die Eier bereits aus der Bauchhöhle in den Eileiter einzusaugen vermag.

Wir kehren also zu unserem Problem zurück, welche Faktoren bei der Aufnahme der aus dem Ovarium entfernten Eier wirksam sind.

Aus allen oben angeführten Literaturangaben geht hervor, daß wir bisher keineswegs über alle diese Momente orientiert sind. Ich schließe mich U. GERHARDT (10) an, welcher auf Grund seiner gründlichen morphologischen Studien und eingehender Besprechung der bisherigen Forschungsergebnisse zu dem Schlusse gelangt, „daß in der Tat eine aktive Beteiligung der Tubenmündung bei der Aufnahme des Eies angenommen werden muß“. In Berücksichtigung der sehr mannigfaltigen morphologischen Verhältnisse, welche bei verschiedenen Säugerfamilien und -arten auftreten, glaubt GERHARDT, daß bei der Beteiligung der Tubenmündungen bei diesem Prozeß je nach dem anatomischen Bau, die am stärksten ausgebildeten Organe am kräftigsten funktionieren werden; „so wird z. B. beim Kaninchen in erster Linie der Fimbrienapparat aktiv tätig sein, während beim Schwein oder anderen Tieren mit weiter Bursa der Flimmerstrom in dem serösen Raum der Kapsel eine bedeutende Wirksamkeit entfalten kann. Für den Verlauf der Einwanderung wird es wohl auch von großer Bedeutung sein, an welcher Stelle der Eierstockoberfläche der Follikel springt, ferner ob nur ein Ei in die Tube zu leiten ist oder deren mehrere. Es ist wohl anzunehmen, daß für jede Species, ja vielleicht für jedes Individuum und bei jeder einzelnen Ovulation wieder verschiedene Bedingungen eintreten, nach denen sich der Verlauf der Eiaufnahme richten würde. Andererseits beweisen aber die Fälle von Ueberwanderung des Eies durch die Bauchhöhle unzweifelhaft, daß ein bereits in die Bauchhöhle gefallenes Ei noch der Wirkung der Fimbrien verfallen und doch noch in eine Tubenmündung geleitet werden kann. Ob dies aber noch als normaler Fall betrachtet werden kann, möchte ich dahingestellt sein lassen. Ich erblicke in diesem Mechanismus mehr eine Einrichtung, die im Notfall in Kraft tritt“ (GERHARDT, 10, p. 709).

Ist einmal das Ei (resp. die Eier) in die Tube aufgenommen worden, so wird es durch die Flimmerbewegung in der Tube weiter befördert. Wenn sich die Spermatozoen im Genitalkanal des Weibchens befinden, so vollzieht sich die Befruchtung in der Regel schon in der Ampulle des Eileiters. Wie werden nun die in die Vagina ejakulierten Spermatozoen bis zur Tubenampulle hinaufgeschafft?

#### b) Die Spermatozoen.

Die Faktoren, welche bei der Wanderung der Spermatozoen in den weiblichen Geschlechtswegen im Spiele sind, wurden bereits oben

(p. 582—591) genauer behandelt und es muß hier nur auf die obigen Angaben hinsichtlich der physiologischen Eigenschaften der Samenfäden hingewiesen werden. Die Beweglichkeit der Spermatozoen hat hier selbstverständlich die größte Bedeutung. Die Resistenz der Samenfäden gegen äußere Faktoren (vgl. p. 591—592) erhöht die Chancen der Befruchtung in jenen Fällen, in welchen die Eier nur in größeren Zeitabständen ausgeschieden werden. Bewegungsrichtend wirken die negativ rheotaktischen und eventuell die chemotaktischen Eigentümlichkeiten der Spermatozoen.

## Anhang.

### Künstliche Besamung.

Bei einer ganzen Reihe von Tierklassen wurden Versuche mit künstlicher Besamung durchgeführt. Zum ersten Male wurde diese wichtige Entdeckung von SPALLANZANI (24) an Fröschen gemacht, und seitdem es O. und R. HERTWIG gelungen ist, künstliche Besamung und Befruchtung an Echinideneiern mit Erfolg durchzuführen, bilden diese Experimente heutzutage eine der wichtigsten Methoden sowohl bei entwicklungsphysiologischen wie auch embryologischen Studien. In den Verzeichnissen und Berichten, welche von zoologischen Stationen über Maturitätsperioden verschiedener Tierarten veröffentlicht werden, findet man auch Angaben über die künstliche Befruchtung bei entsprechenden Arten angeführt.

Je nach der Art der Tiere ist das Verfahren bei der Anstellung der künstlichen Besamung verschieden. Meistens werden männlichen und weiblichen Individuen die Gonaden herausgenommen, die aus denselben herausfließenden Geschlechtselemente im Wasser resp. im Seewasser in kleinen Glasschalen gesammelt und sodann die Eier mit den Spermatozoen in einem anderen Gefäße gemischt. Bei vielen Tieren, bei denen sich die Samenfäden durch große Resistenz auszeichnen, kann sogar durch mehrere Tage derselbe Samen zur künstlichen Befruchtung verwendet werden. Indessen gelingt nicht bei allen Tierarten die artifizielle Befruchtung, und es ist leicht möglich, daß unter normalen Verhältnissen die Befruchtung durch die Produkte der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates begünstigt wird, während natürlich in den Fällen, wo bei künstlicher Befruchtung die Geschlechtselemente nicht die Geschlechtswege passieren, sondern direkt aus den Gonaden entnommen werden, die Funktion der akzessorischen Drüsen in Wegfall kommt.

Bei vielen Tieren gelangt man mit künstlicher Befruchtung zu besseren Resultaten, wenn man nur den reifen Samen verwendet und Eier den Tieren entnimmt, ohne die Individuen zu verletzen. Bei Comatuliden z. B. ist es am leichtesten, die künstliche Befruchtung durchzuführen, indem man die geschlechtsreifen Tiere in einem größeren Glase mit Seewasser herumbewegt, so daß die reifen, an den Pinnulen befindlichen Geschlechtszellen dadurch abgeschüttelt werden, worauf diese im Seewasser miteinander kopulieren. Bei geschlechtsreifen Fischen gewinnt man oft Geschlechtselemente durch entsprechenden Druck gegen die Bauchseiten der Tiere. Auch bei höheren Wirbeltieren, und zwar bei Säugern, versuchte man mit günstigem Erfolg die künstliche Befruchtung, indem das künstlich durch

Reizen der Männchen erhaltene Sperma sodann in die weiblichen Geschlechtswege injiziert wurde. So gelangen z. B. SPALLANZANI seinerzeit solche Experimente an Hunden. IWANOFF ließ Hengste mit Stuten kopulieren, denen er vorher in die Scheide einen Schwamm hineingebracht hatte, und verwendete das im Schwamm angesammelte Sperma zur künstlichen Befruchtung resp. Kreuzbefruchtung.

Aehnliche Experimente wurden an Hunden von GAUTIER (9), ALBRECHT (4), PLÖNIS und HEAPE, an Pferden von CHELCHOWSKI (7) ausgeführt.

#### 4. Entstehung von Mehrgeburten bei Säugetieren.

Wir haben mehrmals im vorhergehenden darauf hingewiesen, daß die Fertilitätsverhältnisse bei verschiedenen Tierklassen sich recht verschieden gestalten. Die Fruchtbarkeit hängt von der Dauer der Geschlechtstätigkeit im Leben ab, steht ferner mit der jährlichen Sexualseason im Zusammenhang und ist endlich durch die Intensität der Produktion der Geschlechtselemente sowohl beim weiblichen wie auch beim männlichen Individuum bedingt.

Bei den Säugetieren können bei einem Geburtsakt mehrere Junge zur Welt kommen, folglich bei einer Schwangerschaft gleichzeitig mehrere Keime getragen werden. Es ist dies auch bei der Mehrzahl der Säugetiere die Regel, während es wieder bei recht vielen anderen Tieren gewöhnlich nur einfache Geburten gibt. Vom Standpunkte der Zeugungsphysiologie erscheint vor allem die Frage interessant, ob die Zwillinge aus mehreren gleichzeitig im Ovarium produzierten Eiern entstanden sind, so daß jeder Tochterorganismus seinen Ursprung einem besonderen Ei und einem besonderen Spermatozoon verdankt, oder aber ob sich zwei resp. drei oder noch mehrere Organismen aus einem und demselben befruchteten Ei entwickeln können.

In den Lehr- und Handbüchern der Geburtshilfe und der Teratologie (vergl. Handbuch von SCHWALBE) findet der Arzt die ihn interessierenden Details über die Entwicklung der Mehrlinge und diesbezügliche Schwangerschaft; wir wollen hier das Problem nur vom Standpunkte der Zeugungsphysiologie betrachten.

Aus zahlreichen Literaturangaben ist bekannt, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle der bei Säugern vorkommenden Mehrgeburten die Mehrfachbildungen einer Generation dadurch zustande kommen, daß im Eierstock der Mutter gleichzeitig mehrere Follikel bersten, mehrere Eier in die Tube resp. in die Tuben gelangen und hier befruchtet werden. Eine solche Schwangerschaft wird gewöhnlich als eine mehreiige bezeichnet; aus solchen Embryonen entstehen oft Individuen von verschiedenem Geschlecht, sie entwickeln sich in besonderen Eihäutchen und haben gewöhnlich ihren eigenen ganz isolierten Blutkreislauf mit eigener besonderer Placenta.

Die durch gleichzeitiges Platzen mehrerer Eifollikel in die Tube kommenden Eier werden alle gleichzeitig befruchtet, und aller Wahrscheinlichkeit nach erfolgt auch gleichzeitig die Implantation der mit Eihäuten umgebenen Keime. Aber die Gleichzeitigkeit der Befruchtung schließt die Möglichkeit nicht aus, daß verschiedene Spermatozoen von verschiedenen Männchen her stammen. Da sich die Samenfäden bekanntlich durch eine gewisse Resistenz auszeichnen und sich — wie experimentell bewiesen wurde — in den weiblichen Ge-

schlechtswegen oft auch längere Zeit in befruchtungsfähigem Zustande erhalten können, ist es möglich, daß in dem Falle, wo ein Weibchen vor der Ovulation mit mehreren Männchen kopulierte, im weiblichen Geschlechtskanal sich Sperma verschiedenen Ursprunges angesammelt hat und die Eier nach der Ovulation mit Spermatozoen von zwei oder drei Männchen befruchtet werden. Daraus geht hervor, daß die gleichzeitig geborenen Mehrlinge zwei oder drei Vätern ihre Genese verdanken können.

Diese theoretische Vermutung ist auch experimentell nachgewiesen worden. BUMM (6) erwähnt in seinem Werke Versuche an Hündinnen, welche während der Brunstzeit nacheinander von zwei Männchen belegt wurden und die mit einem Wurf Junge zur Welt brachten, denen man die verschiedene Rasse ihrer Väter aufs deutlichste ansehen konnte. Nach diesem Autor liegt auch kein Grund vor, zu zweifeln, daß auch beim Menschen zwei gleichzeitig oder in kurzen Intervallen nacheinander frei gewordene Eier durch Samen von verschiedener Herkunft befruchtet werden können.

Von manchen Autoren wurde die Behauptung aufgestellt, daß die Eier, aus denen Zwillinge hervorgehen sollen, auch nicht gleichzeitig befruchtet werden können. Man bezeichnet diesen Prozeß als Ueberfruchtung (Superfoetatio). Man nimmt nämlich an, daß bei bereits im Uterus bestehender Gravidität weitere Eierstockfollikel zur Reife und zum Platzen gelangen und daraus ein befruchtungsfähiges Ei entsteht. Als Beweis hierfür wird die Beobachtung herangezogen, daß Zwillinge zuweilen in größeren Zeitabständen ausgetrieben werden.

Man darf aber bei der Beurteilung dieser Frage nicht vergessen, daß die Schwangerschaft resp. die Gegenwart des Corpus luteum in dem Eierstock die Degeneration der reifenden Eifollikel veranlaßt resp. die Reifung derselben hemmt. MARSHALL (16) zitiert einige Fälle, in welchen bei der Stute und Katze das Entstehen des Corpus luteum diese Wirkung nicht hervorrief, daß also dort vielleicht manchmal die Superfoetation nicht ausgeschlossen ist. Beim Menschen jedoch ist diese Vermutung recht unwahrscheinlich. Auch wenn die Produktion von Geschlechtselementen nicht sistiert wäre, so wird durch die Verhältnisse in der Gebärmutter, besonders durch die Bildung von Deciduen in hohem Grade sowohl die Einwanderung der Spermatozoen in die Eileiter, wo die Befruchtung stattfindet, als auch die Nidation der Eier im Uterus erschwert.

Wir müssen demnach annehmen, daß die Eier, welche den Mehrgeburten den Ursprung geben, gleichzeitig befruchtet werden. Die sich daraus entwickelnden Embryonen können von verschiedenem Geschlecht sein, jeder Embryo ist von besonderem Amnion und besonderem Chorion umgeben, sodaß man diese Mehrlingskategorie als bichoriale Mehrlinge bezeichnet.

Neben diesem Typus der Mehrlinge ist bei Säugern noch ein anderer Typus bekannt: es sind nämlich Fälle bekannt, in welchen sich Mehrlinge in einem gemeinsamen Chorion entwickeln, und solche Mehrlinge sind stets von gleichem Geschlecht, auch der embryonale Blutkreislauf soll bei allen solchen monochoriellen Mehrlingen im Zusammenhang stehen. Diesem Typus der Schwangerschaft begegnet man als Regel bei gewissen Gürteltieren, außer-

dem kommt er zuweilen auch bei höheren Säugern, auch beim Menschen vor.

Der Frage nach der Genese solcher Mehrlinge trat man auf Grund von Befunden bei Gürteltieren näher, und zwar befaßte sich rationell damit als erster JHERING (12, 13), welcher in zwei Uteris von *Tatusia hybrida* je acht gleichgeschlechtige und gleich weit in der Entwicklung vorgerückte Embryonen fand und daraus schloß, daß es sich in diesem Fall um Embryonen handelt, welche aus einem, sich nachträglich vegetativ teilenden Ei hervorgegangen sind. Beachtet man, daß der auf geschlechtlichem Wege entstandene Embryo sich sodann vegetativ fortpflanzt, so haben wir hier mit Metagenese auch bei höheren Tieren zu tun. Von Geburtshelfern wird die Hypothese der eineiigen Entstehung monochorieller Zwillinge fast allgemein angenommen. In die Gynäkologie ist diese These von AHLFELD eingeführt worden. Demgegenüber gibt es noch eine andere von FOL (8a) und KLEINENBERG (14a) versuchte Erklärungsweise, welche annehmen, daß monochoriale Zwillinge durch polyspermische Befruchtung entstehen. Ich halte jedoch diese Hypothese für absolut unhaltbar, da wir aus der klassischen Arbeit von T. BOVERI (5) wissen, wie wenig Aussicht auf normale Entwicklung polyspermische Eier haben, und da keine Argumente sich dafür finden lassen, daß aus solchen Eiern Doppelbildungen resp. Mehrlinge entstehen sollen.

Ebenfalls wenig wahrscheinlich und überhaupt nicht begründet erscheint mir auch die neuere Hypothese von P. A. HOEFER (11), welcher die Genese der Zwillinge auf die Befruchtung eines Eies durch zweiköpfige Spermatozoen zurückführt. Das wäre eigentlich nur Polyspermie, da zwei männliche Kerne durch solche Samenfäden in das Ei eingeführt werden.

Die bisher in Betracht kommenden Forschungen sind hauptsächlich an den bereits erwähnten Gürteltieren durchgeführt, und zwar beruhen sie zum Teil auf der Untersuchung des Eierstockes, zum Teil auf der Untersuchung der in Entwicklung begriffenen Keime.

A. ROSNER (20, 21) hat auf Grund seiner Untersuchungen an Eierstöcken von *Dasypus novemcinctus* festgestellt, daß in den Ovarien die benachbarten GRAAFSchen Follikel miteinander verschmelzen, und daß daraus mehreiige Follikel resultieren. Fig. 189 und 190, welche der Arbeit von ROSNER entnommen sind, illustrieren den Verschmelzungsprozeß der Follikel.

Es ist ferner beachtenswert, daß nach den Rekonstruktionsbildern von A. ROSNER die Anzahl der in einem Follikel enthaltenen Eier der Anzahl der in einem Wurf geborenen Jungen ungefähr entspricht.

ROSNER (20, 21) zieht aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß die mehrfache Schwangerschaft bei *Dasypus* dadurch entsteht, daß die aus einem mehreiigen Follikel herstammenden Eier befruchtet werden. In Anbetracht dessen, daß die Schwangerschaftsverhältnisse bei *Dasypus* denjenigen entsprechen, die wir bei monochorialer menschlicher Schwangerschaft finden (gleiches Geschlecht, gemeinsames Chorion), glaubt ROSNER schließen zu können, daß die Bezeichnung „eineiige“ Schwangerschaft beim Menschen unberechtigt ist, und daß die monochoriale Schwangerschaft, ähnlich wie bei *Dasypus*, also auf die Befruchtung von zwei Eiern, welche aus einem Follikel herkommen, zurückzuführen ist.

Die Angaben von ROSNER liefern nach meinem Urteil allerdings keinen positiven Beweis, daß die monochorialischen Mehrlinge aus mehreren Eiern entstehen; ich halte aber diejenigen Literaturangaben, nach welchen die von ROSNER festgestellte Tatsache (nicht ihre Deutung!) des Vorkommens von mehreiigen Follikeln im Eierstocke der Gürteltiere einfach in Abrede gestellt wird, für ganz unberechtigt. Ich habe die Präparate von ROSNER gesehen und kann seine diesbezüglichen

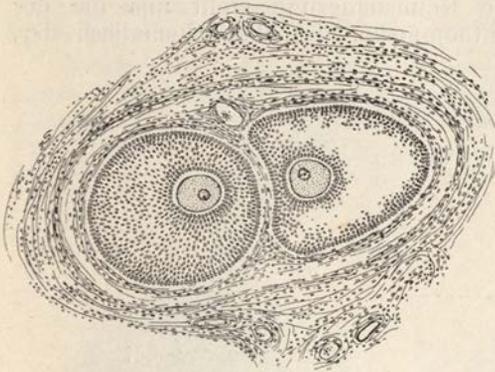


Fig. 189.

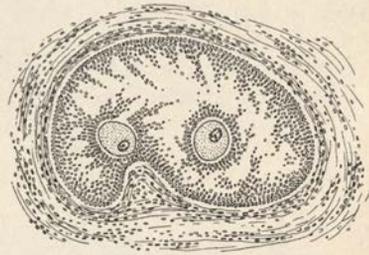


Fig. 190.

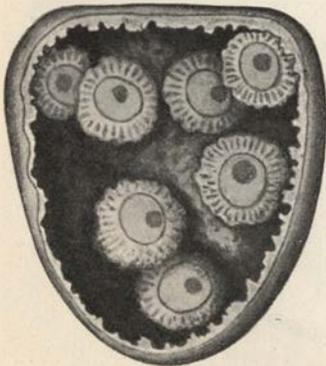


Fig. 191.

Fig. 189. Zwei nebeneinander liegende GRAAFsche Follikel von *Dasypus* unmittelbar vor der Verschmelzung. Nach A. ROSNER (20).

Fig. 190. Der Verschmelzungsprozeß von zwei GRAAFschen Follikeln im Eierstock von *Dasypus*. Nach A. ROSNER (20).

Fig. 191. Mehreiiger GRAAFscher Follikel von *Dasypus*, welcher aus der Verschmelzung mehrerer eineiiger entstanden ist. Rekonstruktionsbild. Nach A. ROSNER (20).

Beobachtungen vollauf bestätigen. Die Tatsache selbst unterliegt keinem Zweifel, obschon es von der Individualität des Tieres abhängt, ob die mehreiigen Follikel in größerer oder kleinerer Anzahl vorkommen. Andererseits ist die Deutung dieser Tatsache resp. der Schluß auf die mehreiige Genese solcher Mehrlinge nicht zwingend.

CUÉNOT (7a) hat in seinen Studien über die Eierstöcke von *Tatusia novemcincta* verhältnismäßig seltener als ROSNER mehreiige GRAAFsche Follikel gefunden. Auch FERNANDEZ (8) hebt auf Grund seiner umfassenden Studien hervor, daß mehreiige Follikel bei *Tatusia* sehr selten sind. Die von FERNANDEZ festgestellte Tatsache, daß nur ein Corpus luteum im Eierstock des schwangeren Tieres gefunden wurde, ist hier nicht entscheidend. Ist nämlich die ROSNERsche Hypothese richtig, daß die monochorialischen Mehrlinge aus

mehreren Eiern eines mehreiigen Follikels entstanden sind, so ist auch in diesem Falle nur ein Corpus luteum zu erwarten.

Bedeutend überzeugender sind die Angaben von FERNANDEZ über die ersten Entwicklungsstadien der Mehrlingsembryonen. Aus seinen Studien geht hervor, daß bei *Mulita* eine Keimblätterinversion, wie bei Nagetieren, vorkommt, daß ferner in dem Stadium, in welchem der Keim sich mindestens in den Träger<sup>1)</sup> und die primären Keimblätter differenziert hat, eine Sonderung des Keimes in einzelne Embryonen stattfindet. Solche Keimsonderung stellt uns die der Arbeit von FERNANDEZ (8) entnommene Fig. 192 schematisch dar.

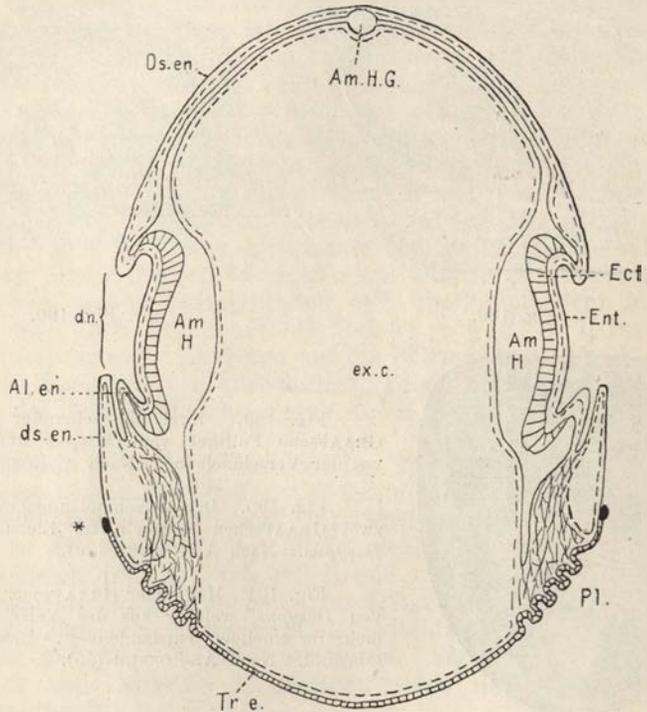


Fig. 192. Schema einer Keimblase von *Mulita*, an welcher sich zwei Embryonen absondern. Bei \* Verwachsungsring mit dem Uterus. Vom Träger ist nur eine an den Präparaten erhaltene Wand gezeichnet. Ekto- und Entoderm ausgezogen, Mesoderm gestrichelt, Trägerepithel = doppelte Linie. *Al.en.* entodermale Allantois, *Am.H.* Amnionhöhle, *Am.H.G.* gemeinsame Amnionhöhle, *dn.* Darmnabel, *ds.en.* Entoderm des Dottersackes, *Ect.* Ektoderm, *Ent.* Entoderm, *ex.c.* Exocöl, *Pl.* Placenta, *Tr.e.* Epithel des Trägers. Nach FERNANDEZ (8).

Man sieht, daß sich die Embryonen deutlich vom gemeinsamen Dottersack abheben, an dem sich rings um den Embryo eine Einfaltung zu bilden beginnt, die den Anfang eines Nabelstranges darstellt. FERNANDEZ, welcher auch die Analogie dieser Erscheinung mit der uns bereits bekannten Polyembryonie (vergl. p. 496) dis-

1) Als Träger wird derjenige Teil des Keimes bezeichnet, vermittelt dessen die Verwachsung mit dem Uterus zustande kommt.

kutiert, kommt zu dem Schluß, daß sämtliche Embryonen eines Wurfes von *Mulita* sich aus einem einzigen Ei entwickeln. „Man kann also — sagt FERNANDEZ — die Verhältnisse der *Mulita* auffassen als eine sehr langsame, isochrone Teilung einer noch jungen Larve in mehrere Individuen“. Ein ungefähr fertiges Stadium, in welchem die Embryonen bereits separiert sind, stellt uns Fig. 193 dar. Alle Embryonen stehen durch eigene Nabelstränge mit dem gemeinsamen Dottersack in Verbindung, jeder von ihnen ist von einem besonderen Amnion umhüllt, jede Amnionhöhle jedoch ist durch einen Amnionkanal mit der gemeinsamen kleinen Amnionhöhle verbunden.

Neuerdings wurde das Problem der Genese von monochorialen Mehrlingen sehr gründlich an umfangreichem Material (137 Weibchen von *Tatusia* [nine-banded Armadillo]) von H. H. NEWMAN und J. T. PATTERSON (17, 18) wieder untersucht. Die Untersuchungen der Autoren bestätigen ebenfalls die polyembryonische Herkunft der Mehr-

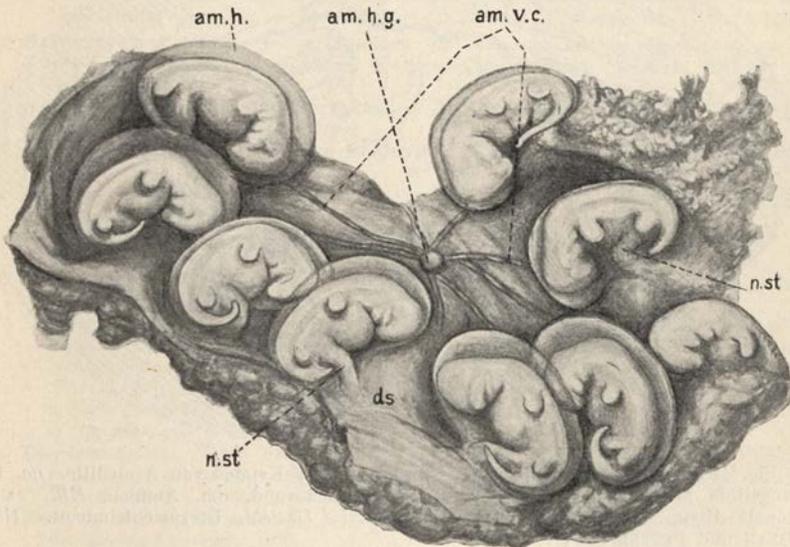


Fig. 193. Teil der ausgebreiteten Keimblase von *Tatusia hybrida* mit sechs Embryonen, vom extraembryonalen Cölon aus gesehen im auffallenden Lichte. *am.h.* Amnionhöhle, *am.h.g.* gemeinsame Amnionhöhle, *am.v.c.* Amnionverbindungskanal, *ds.* Dottersack, *n.st.* Nabelstrang. Nach FERNANDEZ (8).

linge bei Armadillo. Die Autoren fanden bei der Untersuchung des Ovariums stets nur ein einziges Corpus luteum. Bei dieser Tier-species findet man in 90 Proz. der Fälle stets vier sich gleichzeitig entwickelnde Früchte im Uterus und die Orientierung dieser Mehrlinge innerhalb des gemeinsamen Chorions zeigt, daß die vier Embryonen in spezifischer Weise zu zwei Paaren gruppiert sind. Diese charakteristische Orientierung der Keime wird von den Autoren auf vier erste Blastomeren zurückgeführt. Fig. 194, welche der Arbeit von NEWMAN und PATTERSON entnommen ist, gibt den Situs dieser Vierlinge im Cavum uteri wieder: die linke und die rechte Hälfte der

gemeinsamen Keimblase soll von der linken und der rechten Hälfte des Vierblastomerenstadiums herkommen.

Die Autoren haben auch die Keimblätterinversion bei diesen Tieren beobachtet. Das Studium dieses Prozesses, welcher hier nicht näher behandelt werden kann, da er eigentlich in das Gebiet der Embryologie gehört, hat die Autoren zu dem Schlusse geführt, daß die vier sich zusammen entwickelnden Keime absolut nicht durch Verschmelzung von vier Eiern entstehen konnten. Das Studium der Placentagenese soll ebenfalls für die eineiige Herkunft der Mehrlinge sprechen.

WIDAKOWITSCH (25) hat sich neuerdings auf Grund seiner Forschungen ebenfalls für die Annahme der eineiigen Genese der monochorialen Zwillinge erklärt.

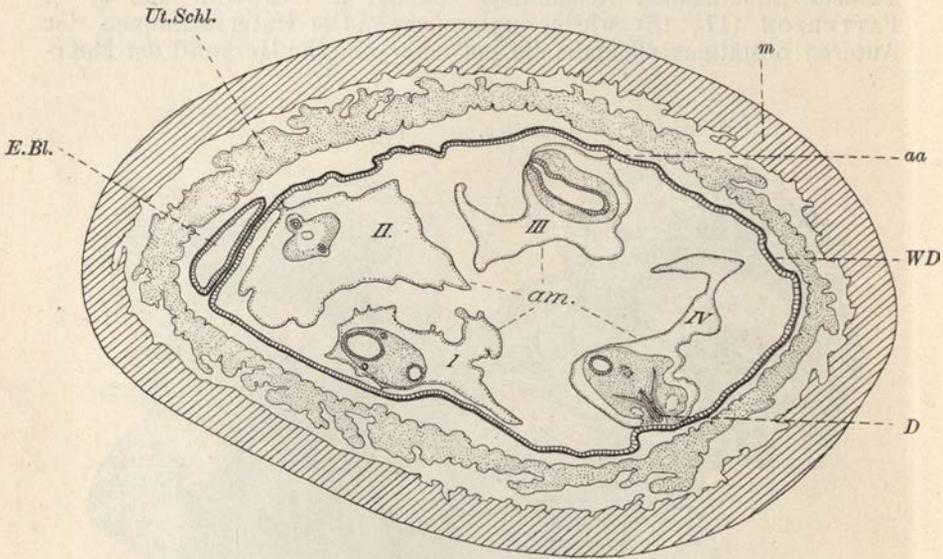


Fig. 194. Querschnitt durch den Uterus mit vier Keimen von Armadillo. *aa*. Berührungslinie zwischen dem Amnion und Dottersackwand, *am*. Amnion, *EBl*. extra-chorionale Blase, *D*. Darm, *m*. Muscularis uteri, *Ut.Schl.* Uterusschleimhaut. Nach NEWMAN und PETTERSON (18).

Aus allen hier angeführten Angaben geht also hervor, daß in der jetzigen Literatur die Genese der monochorialen Mehrlinge auf die Teilung des bereits angelegten Keimes zurückgeführt wird. Daß solche Keimteile ein Ganzes nach Ablauf einer Reihe von Regulations- und Bildungsvorgängen ergeben können, geht schon aus den entwicklungsmechanischen Studien von DRIESCH, WILSON u. a. hervor. Wir werden zu dem Problem der Bildungspotenz noch später zurückkehren. Aber diese Tatsache hat noch eine andere Bedeutung: wir sehen nämlich, daß sich hier der Keim auf vegetativem Wege fortpflanzt, so daß jedem geschlechtlichen Vermehrungsakt ein ungeschlechtlicher nachfolgt. Mit Recht behauptete also JHERING, daß auch bei höheren Tieren eine Metagenese stattfindet. Rein biologisch genommen stellt also eine jede geborene Generation der Gürteltiere, wahrscheinlich

auch eine jede Generation der monochorialen Zwillinge beim Menschen eigentlich eine Enkelgeneration der erwachsenen Individuen dar, die sie geboren haben. Die elterliche Generation existiert nicht mehr, sie hat sich gleich am Anfang ihrer Entwicklung geteilt und der neuen Generation Ursprung gegeben.

#### Literatur.

(Kapitel IV. I. 3. u. 4.)

1. **Ahlfeld**, Beiträge zur Lehre von den Zwillingen. Arch. f. Gynäkol., Bd. 9 (1876).
2. — *Idem*. Ebenda, Bd. 11 (1877).
3. — *Lehrbuch der Geburtshilfe*, 1894.
4. **Albrecht**, Künstliche Befruchtung. Wochenschr. f. Tierheilk. u. Viehzucht, Jahrg. 39.
5. **Boveri**, T., Zellenstudien, Heft 6, Jena 1907.
6. **Bumm**, E., Grundriß zum Studium der Geburtshilfe, Wiesbaden 1902.
7. **Celchowski**, Die Sterilität des Pferdes, Wien 1894.
8. **Fernandez**, M., Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere. 1. Zur Keimblätterinversion und spezifischen Polyembryonie der *Mulita (Tatusia hybrida Desm.)*. Morph. Jahrb., Bd. 39 (1909).
9. **Gautier**, La fécondation artificielle, Paris 1889.
10. **Gerhardt**, U., Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. Die Ueberleitung des Eies in die Tuben. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 39 (1904).
11. **Hoefer**, P. A., Beitrag zur Histologie der menschlichen Spermien und zur Lehre von der Entstehung menschlicher Doppel(miß)bildungen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 74 (1909).
12. **v. Jhering**, H., Ueber die Fortpflanzung der Gürteltiere. Sitz.-ber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wiss., Heft 47, 1885.
13. — Ueber Generationswechsel bei Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1886.
14. **Kehrer**, Die Zusammenziehungen des weiblichen Genitals. Beitr. z. vergl. u. exper. Geburtshilfe, 1864.
15. **Leopold**, G., Die Ueberwanderung der Eier. Eine experimentelle Studie. Arch. f. Gynäkol., Bd. 16 (1880).
16. **Marshall**, F., The physiology of reproduction. New-York, Bombay and Calcutta 1910.
17. **Newman**, H. H., and **Patterson**, J. T., The a case of normal identical quadruplets in the nine-banded Armadillo and its bearing on the problems of identical twins and of sex determination. Biol. Bull., Vol. 17 (1909).
18. — The development of the nine banded Armadillo from the primitive streak stage to birth; with especial reference to the question of specific polyembryony. Journ. of Morphology. Vol. 21 (1910).
19. **Powierza**, St., Ueber Aenderungen im Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus, während ihres postembryonalen Lebens. Bull. de l'Acad. des Sc. Cracovie, 1912.
20. **Rosner**, A., Sur la genèse de la grossesse gémellaire monochoriale. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1901.
21. — O powstawaniu ciąży bliźniaczej monochorialnej. Rozpr. Akad. Umiej. Wyzd. mat. przyr. Kraków, 1901.
22. **Rouget**, Ch., Recherches sur les organes érectiles de la femme, sur l'appareil musculaire dans leurs rapports avec l'ovulation et la menstruation. Journ. de Physiol. (Brown-Sequard), T. 1 (1858).
23. **Sobotta**, J., Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 45 (1895).
24. **Spallanzani**, Dissertations, London 1784.
25. **Widakowitch**, V., D'un cas de double formation embryonnaire pendant le stade de ligne primitive (rat). Rev. de la Clin. obst. et gynéc., Ann. 7, Venezuela 1912.

#### 5. Inzucht.

Im Kapitel über Begattung habe ich mehrmals darauf hingewiesen, daß neben den häufigsten Fällen, in denen das Ei des einen Individuums mit dem Samen eines anderen befruchtet wird, auch Fälle der Selbstbefruchtung vorkommen, in denen sich von einem

und demselben Individuum erzeugte Geschlechtselemente befruchten und dann den Ausgangspunkt für die Entwicklung bilden. Ein solcher Zeugungstypus kann als Inzucht bezeichnet werden. Im weiteren Sinne dieses Wortes sollten eigentlich alle diejenigen Fälle „Inzucht“ genannt werden, in denen keine Einmischung einer aus entfernterer Quelle stammenden Zeugungssubstanz stattfindet, und wo also die lebendige Substanz aufeinanderfolgender Generationen stets die kontinuierliche Fortsetzung einer bestimmten Partikel der lebendigen Materie bildet. Als Extrem in dieser Beziehung müßte demnach derjenige Fortpflanzungstypus gelten, welcher in der modernen Vererbungslehre als „reine Linie“ bezeichnet wird (JOHANNSEN). „Eine reine Linie“ ist der Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzelnen, absolut selbstbefruchtenden homozygotischen Individuum abstammen. Und dabei ist es selbstverständlich eine Voraussetzung, daß Selbstbefruchtung auch fortan geschieht — sonst hätte man Kreuzung“ (JOHANNSEN, 3, p. 133). Bei denjenigen Tiertypen, bei denen die Fortpflanzung durch konstante Parthenogenese oder Selbstbefruchtung vor sich geht, haben wir mit lange dauernder Inzucht zu tun. Im Pflanzenreiche kann die Fortpflanzung mit solcher Inzucht auch eine Reihe von Generationen umfassen, ohne daß hierdurch irgendwelche Kennzeichen von Entartung ausgelöst würden. Bei Tieren hat man auf Grund morphologischer Untersuchungen der Körperstruktur und des Verlaufes der Fortpflanzungsakte den Eindruck, als ob diese extreme, also z. B. durch beständige Selbstbefruchtung oder konstante Parthenogenese herbeigeführte Inzucht durch besondere Einrichtungen im Bau des Genitalapparates und dem Verlauf des Fortpflanzungsprozesses vermieden werde. Im Kapitel über Hermaphroditismus habe ich bereits darauf hingewiesen (vergl. p. 652 u. ff.): die Protandrie und Protogynäcie bei Hermaphroditismus, die Unmöglichkeit der Befruchtung der weiblichen Geschlechtselemente bei manchen Formen (aus dem Stamme der Tunikaten) durch die Spermatozoen eines und desselben Individuums, die anatomischen Einrichtungen, die die Selbstbegattung unmöglich machen (bei manchen Würmern, bei manchen Mollusken), die Auswanderung der neu erzeugten geschlechtsreifen Individuen aus dem heimatlichen Neste, was z. B. bei Ameisen, Termiten, Bienen, Wespen u. a. vorkommt — das sind alles Einrichtungen, welche als der Inzucht entgegenwirkende Faktoren gedeutet werden.

Aber der Begriff der Inzucht ist eigentlich noch weiter: er umfaßt auch diejenigen Fortpflanzungsakte, wo die geschlechtliche Zeugung sich zwischen blutsverwandten Individuen vollzieht. *Sensu stricto* haben wir es hier schon mit Kreuzung zu tun, diese Kreuzung findet jedoch entweder zwischen Eltern und Kindern oder zwischen Geschwistern statt, stets aber noch in einer Familie.

Wie die Inzucht auf die Beschaffenheit der nachfolgenden Generationen wirkt, kann nur durch ausgedehnte Zuchtulturen und Experimente ermittelt werden. Ein Teil solcher Versuche bezieht sich auf die extremen Fälle der Inzucht, d. i. auf die Beobachtung der durch konstante Parthenogenese erzeugten Generationen, die andere Serie der Versuche betrifft die Inzucht durch geschlechtliche Zeugung zwischen Blutsverwandten. Die Experimente über Inzucht müssen — wie bereits DARWIN hervorgehoben hat — durch eine Reihe von Generationen geführt werden. Die Wirkung der Kreuzung ist an

den Nachkommen sofort deutlich zu sehen, dagegen äußert sich die Wirkung der Inzucht erst nach Ablauf von vielen Generationen.

Zu der ersten Kategorie der Beobachtungen gehören die wertvollen Angaben von MAUPAS (6), welcher an parthenogenetisch sich fortpflanzenden Nematoden wie *Rhabditis elegans* und *Rhabditis Causanelli* arbeitete. Drei Kulturen umfaßten 41, 49 und 52 Generationen und der Wert so langer Beobachtungsreihen kann am besten beurteilt werden, wenn man sich solche Versuche am menschlichen Material ausgeführt denkt. Da durchschnittlich drei Menschengenerationen auf ein Jahrhundert gerechnet werden können, so könnten die schädlichen Wirkungen planmäßig fortgesetzter Versuche mit Inzucht beim Menschen erst nach 17 Jahrhunderten ein so eklatantes Resultat ergeben, wie es hier in verhältnismäßig kurzer Zeit erreicht wurde.

Aus den Studien von MAUPAS (5) hat sich ergeben, daß solche längere Zeit durch Inzucht fortgepflanzte Kulturen später oder früher zugrunde gingen. Diese Degeneration äußert sich entweder dadurch, daß die Embryonen abortiv werden („avortement des embryons“) und nicht einmal das Stadium des Ausschlüpfens erreichen, oder daß sie nicht imstande sind sich zu ernähren und deshalb nicht zur Geschlechtsreife kommen, oder endlich, daß sie vollkommene Sterilität der Geschlechtsdrüse aufweisen und deshalb keine weitere Nachkommenschaft erzeugen können.

An Rotatorien wurde neuerdings ebenfalls auf diesem Gebiete gearbeitet.

SHULL (7) hat kürzlich Experimente über Inzucht bei *Hydatina senta* durchgeführt. Bekanntlich kann die Zeugung entweder durch Befruchtung oder auf parthenogenetischem Wege bei diesem Tier zustande kommen (vergl. p. 537 u. ff.). Die ganze Kultur von SHULL stammte von einem einzigen Weibchen, welches aus Befruchtungszugung hervorging. Von diesem Weibchen wurden 12 Generationen parthenogenetisch erzeugt. Eine Anzahl von Männchen und Weibchen, welche zu diesen Generationen gehörten, wurden gepaart und auf diese Weise eine beträchtliche Menge von Befruchtungseiern gewonnen. Es stellte sich hierbei heraus, daß die Befruchtungseier verschiedener Familien nicht die gleiche Ausschlüpfungskraft besaßen; bei einer Familie gelangten nur wenige, bei einer anderen viele Eier zum Ausschlüpfen. Nun isolierte SHULL zwei von den am frühesten ausgeschlüpfen Individuen zu weiterer Kultur, und zwar eines aus einer solchen an lebensfähiger Nachkommenschaft armen und das andere aus einer an starker Nachkommenschaft reichen Familie, um von diesen zwei Weibchen zwei parthenogenetische Linien zu züchten. In jeder Linie ließ er hernach einige Weibchen mit Männchen von derselben Linie sich paaren und leitete aus jedem befruchteten Ei eine neue parthenogenetische Linie. In jeder Linie sorgte er stets für strenge Inzucht und beobachtete nun den Entwicklungsgang der Zeugungskraft in den nachfolgenden Generationen.

Als Kriterium der Fruchtbarkeit wurden von SHULL folgende Merkmale verwendet:

1) Die Größe der Familie des parthenogenetischen Weibchens. Die durchschnittliche Größe jeder Familie wurde nach der Größe einzelner parthenogenetischer Linien beurteilt.

2) Die Größe der Familie des Sexualweibchens. In dieser Hinsicht fand er, daß bloß die Weibchen und nicht die Männchen den Ausschlag geben.

3) Die Anzahl der an einem Tage abgelegten Eier.

4) Die Anzahl der Tage, welche zur Erreichung der Maturität nötig sind. Es kommt hier diejenige Zeit in Frage, welche vom Augenblick der Eiablage bis zum Zeitpunkt, in dem das daraus ausgeschlüpfte Weibchen die Eier abzulegen beginnt, verfließt.

5) Das Verhältnis der Fertilität der aufeinanderfolgenden Generationen. Der Experimentator hat nämlich darauf geachtet, diejenigen Exemplare, bei denen die Fruchtbarkeit als herabgemindert erschien, zur Zeugung nicht mehr zu verwenden, sondern durch ein Individuum der nächsten Generation mit größerer Fruchtbarkeit zu ersetzen. Mit der Abnahme der Fruchtbarkeit mehrten sich immer Fälle, in welchen die erste Tochtergeneration durch spätere Mitglieder der Familie ersetzt werden mußte.

6) Die Schwierigkeiten der Zucht.

Die Untersuchungen, welche von SHULL mit diesen Methoden durchgeführt wurden, ergaben, daß bei längerer Fortdauer der Inzucht die Fruchtbarkeit der Generationen in der Tat immer mehr herabgesetzt wird; dieses Resultat ergibt sich aus der Berücksichtigung aller hier aufgezählten Kriterien.

SHULL (7) zieht zur Erklärung der Fruchtbarkeitsverminderung bei Inzucht auch physiologische Ansichten aus dem Gebiete der Befruchtungslehre heran und greift vor allem auf die Theorie von F. R. LILLIE (5) zurück, nach welcher das Wesen der Befruchtung in der Erhöhung des Materiaustausches zwischen Kern und Protoplasma besteht. Er nimmt an, daß die Fertilität der Tiere von dem Tempo des Metabolismus im Organismus abhängt: ist nämlich in dem Protoplasma stets derselbe Kernapparat vorhanden, so muß der Reiz für den Stoffwechsel zwischen den Zellkomponenten viel schwächer sein als bei Erneuerung des Kernapparates. Darin liege eben die Abnahme der Fertilität durch Inzucht.

Diese Regel von einer durch Parthenogenese im Laufe der Generationen bewirkten Entartung ist jedoch nicht allgemein gültig, denn dagegen spricht schon der Umstand, daß im Bereich gewisser Arten die Parthenogenese als konstanter Fortpflanzungstypus auftritt. WEISMANN (8) hat männchenlose Zuchten von Muschelkrebsen (*Cypris repetans*) durch 16 Jahre fortgeführt und in dieser Zeit etwa 80 Generationen auf parthenogenetischem Wege erhalten, ohne daß die Tiere etwas von ihrer enormen Fruchtbarkeit und Lebenskräftigkeit eingebüßt hätten. Eine analoge Beobachtung kann man nach WEISMANN in freier Natur mit der Rosen-Gallwespe (*Rhodites rosae*) machen, die sich trotz rein parthenogenetischer Fortpflanzung der größten Fruchtbarkeit erfreut und deren weibliche Tiere nicht selten über 100 Eier in eine Knospe ablegen.

Zu wesentlich anderen Resultaten gelangten WEISMANN und GUAITA (8) in einer Reihe von Experimenten, in denen es sich um Kreuzung blutsverwandter Individuen handelte. Eine in strenger Inzucht geführte Mäusekultur ergab, daß die Fruchtbarkeit solcher Tiere sehr schnell herabgesetzt wird. Während bei den Mäusen gewöhnlich mehrere Junge bei einer Geburt geworfen werden, verminderte sich infolge der Inzucht die Anzahl der Mehrlinge rasch

von Generation zu Generation. Die folgende Tabelle illustriert die durch Inzucht bewirkte rasche Fruchtbarkeitsabnahme.

In der	1.—10. Generation	entfielen im	Durchschnitt	auf einen Wurf	6,1	Junge
„ „	11.—20.	„ „	„ „	„ „	5,6	„
„ „	21.—29.	„ „	„ „	„ „	4,2	„
„ „	30.—31.	„ „	„ „	„ „	3,5	„
„ „	32.—33.	„ „	„ „	„ „	3,6	„
„ „	34.—35.	„ „	„ „	„ „	2,9	„

Aehnliche mit Ratten von R. BOAS (1) ausgeführte Experimente ergaben dasselbe Resultat und es wurde dabei auch eine beachtenswerte Begleiterscheinung festgestellt; gleichzeitig mit der Abnahme der Fruchtbarkeit stieg bei den in Inzucht kultivierten Tieren die Sterblichkeit und das Gewicht der Tiere erreichte nicht die gewöhnliche Norm.

Man spricht oft auch von Entartungserscheinungen bei Menschen infolge von Inzucht. Hier ist allerdings zu beachten, daß die schädliche Wirkung der Begattung zwischen Blutsverwandten sich besonders bei bereits vorhandener Disposition zu gewissen krankhaften Zuständen in den betreffenden Familien so rasch äußern muß.

Die Unfruchtbarkeit, welche bei den sich durch Inzucht fortpflanzenden Tieren und Menschen auftritt, wurde bisher meines Wissens kausal nicht näher erforscht. Endlich möchte ich noch hervorheben, daß die schlimmen Folgen der Zeugung durch Inzucht auch außerhalb der parthenogenetischen Fortpflanzung durchaus nicht als eine allgemein gültige Regel hingestellt werden dürfen, denn die amerikanischen Autoren CASTLE, CARPENTER, CLARK, MAST und BARROWS (2) stellten auf Grund ihrer umfangreichen Versuche fest, daß bei einer kleinen Obst- oder Traubenfliege (*Drosophila ampelophila*) trotz streng durchgeführter Inzucht keine Abnahme der Fruchtbarkeit stattfindet. Dieses Material eignet sich ausgezeichnet zu derartigen Versuchen, da sich diese Insekten das ganze Jahr bei gewöhnlicher Zimmertemperatur vermehren. Der Entwicklungszyklus, von Anfang der Geschlechtsreife eines Individuums bis zur Geschlechtsreife der nächsten Generation gerechnet, dauert nur 12—20 Tage, so daß man in ungefähr 3 Wochen schon eine neue Generation haben kann. Durch  $3\frac{1}{2}$  Jahre erhielten die Autoren 59 Generationen, wobei beständig Geschwister gepaart wurden. Die Temperaturverhältnisse der äußeren Umgebung wurden bei Experimenten stets berücksichtigt. Trotz intensiver Inzucht wurde, abgesehen von unbedeutenden Schwankungen in Plus und in Minus, ungefähr dieselbe Fruchtbarkeit (280 Junge aus einem Paar) konstatiert. Das Nachlassen der Fertilität infolge der Inzucht trat hier also nicht auf.

Weitere Forschungen auf diesem Gebiete wären aber noch sehr erwünscht, und zwar sollten noch die zytologischen Verhältnisse in den Gonaden resp. die histologischen Veränderungen in der Funktion der akzessorischen Drüsen des Geschlechtsapparates, welche besonders bei Herabsetzung der Fertilität auftreten müssen, berücksichtigt werden.

#### Literatur.

##### Inzucht.

1. Boas, R., *Untersuchungen über die Folgen der Zucht in engster Blutsverwandtschaft.* Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894).
2. Castle, K. E., Carpenter, F. W., Clark, A. H., Mast, S. O. and Barrows,

- W. H., *The Effects of Inbreeding, Cross-Breeding and Selection upon the Fertility and Variability of Drosophila*. Proc. of the Americ. Acad. of Arts and Sciences, Vol. 41 (1906).
3. **Johannsen, W.**, *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*, Jena (Fischer) 1909.
  4. **Korschelt und Heider**, *Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere*, Jena (Fischer) 1902—1910.
  5. **Lillie, F. R.**, *Studies of Fertilisation Nereis*. IV. The fertilizing power of portions of the spermatozoon. Journ. of exp. Zool., Vol. 12 (1912).
  6. **Maupas, E.**, *Modes et formes de reproduction des Nématodes*. Arch. de Zool. expér. Sér. 3, T. 8, p. 190.
  7. **Shull, A. F.**, *The influence of inbreeding on vigor in Hydatina senta*. Biol. Bull., Vol. 24 (1912).
  8. **Weismann, A.**, *Vorträge über Deszendenztheorie*, Jena (Fischer) 1902.

## K. Der Befruchtungsvorgang, sein morphologischer Verlauf. Die Befruchtung als das die Entwicklung erregende Moment.

Im vorhergehenden haben wir gehört, daß die in der Nähe der weiblichen Geschlechtselemente sich befindenden Spermatozoen sich den Eiern nähern, in dieselben eindringen, um in dem sogenannten Befruchtungsvorgang mit ihnen zu verschmelzen. Dieser Prozeß der Befruchtung ist für die Zeugungsphysiologie von prinzipieller Bedeutung: im Befruchtungsvorgang sind in physiologischer Hinsicht zwei Hauptmomente zu unterscheiden: das erste besteht in der Anregung zur Entwicklung, welche durch diesen Prozeß ausgelöst wird, das andere in der Uebertragung der elterlichen Merkmale auf die aus dieser Verschmelzung der Keimzellen hervorgehenden Nachkommen. Die letztere Fähigkeit nennen wir bekanntlich Vererbung.

### 1. Morphologie der Befruchtung.

Um die Analyse der physiologischen Momente besser zu verstehen, müssen wir uns vorher mit den wichtigsten morphologischen Erscheinungen vertraut machen.

Die Befruchtung bei Protozoen wurde in morphologischer Beziehung vielfach gründlich untersucht. Es lassen sich da zwei Haupttypen des Befruchtungsprozesses bei Protozoen unterscheiden: vollständige Verschmelzung der beiden Partner bezeichnen die Protistologen als Kopulation, hingegen temporäre Vereinigung der beiden Individuen mit Austausch der Kernsubstanzen als Konjugation. Verschiedene Uebergangsformen kommen auch vor.

Der Kopulationsvorgang spielt sich bei entsprechend dazu angepaßten Protistenindividuen ab, und solche Exemplare nennen wir Gameten. Sind die beiden kopulierenden Individuen von gleicher morphologischer Beschaffenheit, so hat man es mit der sogenannten isogamen Kopulation zu tun. Einen solchen Typus in ganz einfacher Form finden wir z. B. bei dem von SCHAUDINN untersuchten *Trichosphaerium Sieboldi*. Fig. 195 A stellt die Gameten dieser Foraminifere dar, welche durch Zerfall eines Individuums in zahlreiche mit je zwei Geißeln versehene Elemente entstanden sind. Fig. 195 B illustriert den Verschmelzungsprozeß von zwei Gameten; hat sich dieser vollzogen, so werden die Geißeln abgeworfen (Fig. 195 C), die Karyogamie findet statt (Fig. 195 D), und auf diese Weise entsteht die sogenannte Zygote, welche sich durch neue Fortpflanzungskraft auszeichnet.

Die zweite Form der Kopulation bildet die sogenannte anisogame Kopulation, bei welcher die Gameten sich durch Größe, Bau oder sonstige morpho-

logische Eigenschaften voneinander unterscheiden. Es herrscht hier eine große Mannigfaltigkeit in dem Grade der Unterschiede zwischen den beiden kopulierenden Gameten. Als Beispiel dieser Befruchtungsform können die bereits beschriebenen (p. 681 und 682) Geschlechtsverhältnisse von *Adelea ovata* dienen, die wir aus der Arbeit von SIEDLECKI (200) kennen. In Fig. 117 (p. 681) ist ein Makro- und ein Mikrogametocyt abgebildet, und wir sehen, wie im letzteren sich einzelne Gameten (Mikrogameten) differenzieren. Fig. 118 stellt das Stadium dar, in welchem der männliche Gamet in den weiblichen Makrogametocysten eingedrungen ist und durch das der Befruchtungsprozeß eingeleitet wird. Die Karyogamie sehen wir in Fig. 119, in welcher die sowohl im männlichen als im weiblichen Vorkern eingetretenen Veränderungen wahrnehmbar sind.

Auch der Konjugationsprozeß kann als iso- und anisogame Konjugation verlaufen, je nachdem sich gleich aussehende oder morphologisch verschieden ausgestaltete Individuen temporär vereinigen.

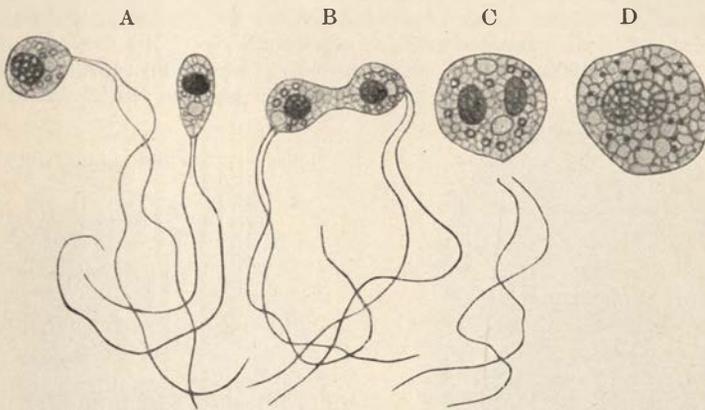


Fig. 195. (A) Isogameten von *Trichosphaerium Sieboldi* und ihre Kopulation (B—D). Nach SCHAUDINN aus DOFLEIN (46).

Die isogame Konjugation vollzieht sich z. B. bei den Infusorien. Bekanntlich zeichnet sich diese Protistengruppe durch den Besitz des sogenannten Makro- und Mikronucleus aus. Dem letzterwähnten Teil des Kernapparates fällt die aktive Rolle beim Fortpflanzungsvorgange zu. Fig. 196, welche der Arbeit von H. HOYER (96) entnommen ist, stellt die erste Phase der Konjugation bei dem Infusorium *Colpidium colpoda* dar. Die konjugierenden Individuen sind fast miteinander vereinigt. Der Mikronucleus teilt sich durch zweimalige Mitose, so daß aus dieser Vermehrung vier Mikronuclei in jedem Individuum resultieren. Sodann treten alle vier Mikronuclei jedes der beiden Individuen wieder in Spindelbildung ein, drei von ihnen erfahren jedoch während dieser Teilung eine Degeneration, so daß nur ein Mikronucleus (Fig. 197) in jedem Partner die Kernteilung zu Ende bringt. In jedem Infusor entstehen daraus zwei Tochterkerne (Fig. 198), von denen der eine als stationärer Kern, der andere als Wanderkern bezeichnet wird. Der erstere verbleibt im Ruhestadium in der Mitte des Zelleibes jedes der beiden Partner, der letztere hingegen nähert sich der Scheidewand der beiden Konjugierenden, es entsteht ein ovaler Spalt in dem Septum, durch welchen die beiden Kerne aneinander vorbei in das Nachbartier gleiten (Fig. 199). Nach der Mehrzahl der Autoren, welche auf diesem Gebiete gearbeitet haben, erfolgt jetzt eine weitere Verschiebung der in das Protoplasma des Partners eingewanderten Wanderkerne, und zwar soll

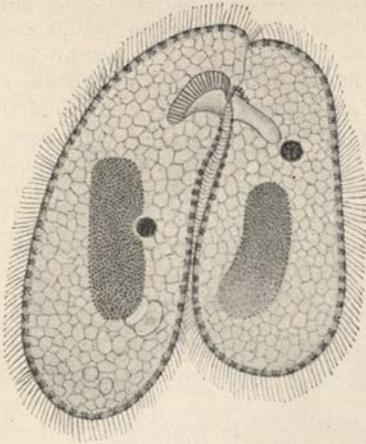


Fig. 196.

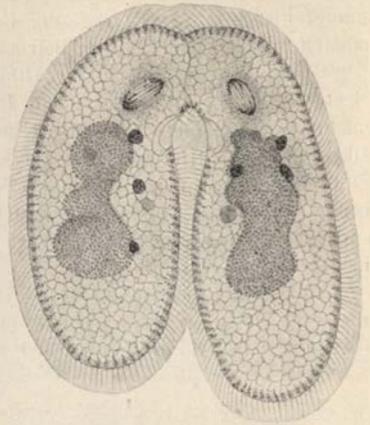


Fig. 197.

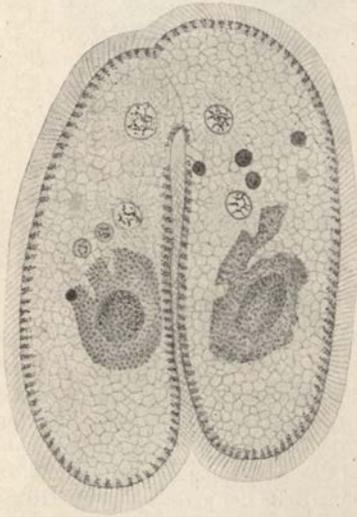


Fig. 198.

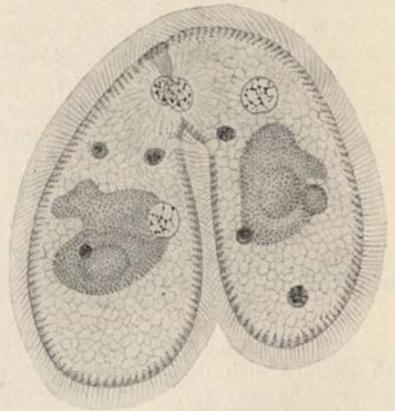


Fig. 199.

Fig. 196—199. Konjugation bei *Colpidium colpoda*. Nach HOYER (96). Fig. 196 Anfangsstadium der Konjugation. Tiefschwarz Mikronuclei. Punktirt und größer Makronuclei. Fig. 197. Oben Teilungsspindel der Mikronuclei: dritte Teilung in stationären und Wanderkern. Unten bei dem Makronucleus 3 Kerne in Reduktion begriffen. Fig. 198. Bei der Scheidewand Wanderkerne, unten bei dem Makronucleus stationäre Kerne und Reste der früheren Teilungen. Fig. 199. Wanderkerne im Durchtritt durch die Scheidewand.

jeder Wanderkern sich dem stationären Kerne des Gegenkonjugaten nähern und mit ihm verschmelzen, wodurch sich der eigentliche Befruchtungsprozeß vollzieht. In Fig. 200, die dem Werke von DOFLEIN entnommen wurde, sind bereits die Befruchtungs- ( $nb_1$ ) und Teilungsspindeln ( $nf_1$ ) dieses Kernapparates zu sehen. Jeder der beiden Konjugaten erhält dadurch nur einen Mikronucleus, es hat sich der Austausch eines Teiles der Kernsubstanz vollzogen, und die plasmatische temporäre Vereinigung beider Organismen wird jetzt aufgelöst. Die Reste der Mikro-

nuklei und des Makronucleus gehen durch Resorption zugrunde (Fig. 197—200). Erst später, oft in weiteren Generationen wird die völlig normale Struktur der Plasmaorganisation und des Kernapparates hergestellt.

Die anisogame Konjugation werden wir hier nicht besonders schildern, da sie in Hauptzügen so verläuft, wie eben auseinandergesetzt wurde, auch wenn die konjugierenden Individuen oft stark voneinander differieren.

Da die Befruchtung bei Metazoen in vielen Lehr- und Handbüchern der Embryologie gründlich geschildert wird<sup>1)</sup> wollen wir hier nur die allerwichtigsten Stadien kurz besprechen: Das Spermatozoon kann entweder in ein reifes oder in ein unreifes Ei, d. h. in die Ovocyte I. Ordnung eindringen. In letzterem Fall verlaufen die Reifungsteilungen, welche die Ovocyte in das reife Ei umwandeln, bei Anwesenheit des Spermatozoons. Wenn jedoch das Spermatozoon in das reife Ei eingedrungen ist, gestaltet sich der Verlauf der Befruchtung bedeutend einfacher, und deshalb möchte ich ihn zuerst besprechen. Als Beispiel mögen die Echinideneier dienen, und ich lasse hier an der Hand der aus der Arbeit v. KOSTANECKIS (94) reproduzierten Abbildungen eine Beschreibung der aufeinander folgenden Stadien folgen. Fig. 201 stellt ein Ei gleich nach dem Eindringen des Spermatozoons dar. Wir sehen, daß die Geißel in diesem Fall nicht eingedrungen ist. Nach der Mehrzahl der Autoren trennt sich die Geißel von dem Kopf ab und bleibt außerhalb des Eies. Neuerdings

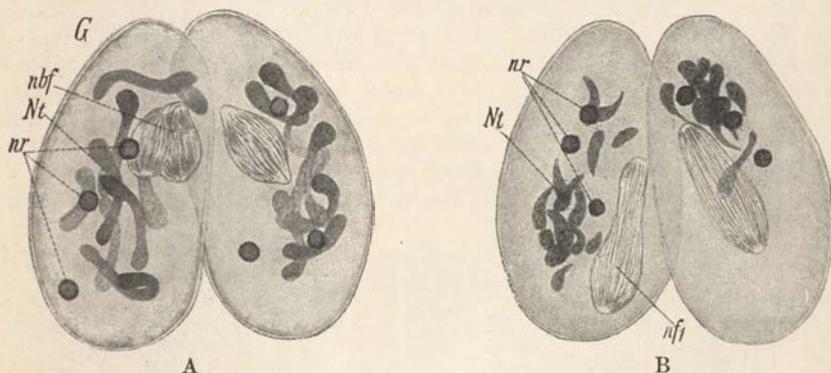


Fig. 200 A und B. Konjugation bei *Paramaecium putrinum*. Befruchtungsstadium. Die Wanderkerne haben mit stationären Kernen zusammen die Befruchtungsspindel (*nbf*) ausgebildet. *Nt* zerfallende Trümmer des Makronucleus, *nr* die drei zugrunde gehenden Mikronuklei, *nf<sub>1</sub>* Teilungsspindel der Kerne. Nach DOFLEIN (46).

wird aber berichtet, daß auch der Schwanz des Samenfadens in das Ei eindringt. Diese Anschauung hat zuerst nur RIESS vertreten. In neuester Zeit ist von DANTON (38) das Eindringen der Geißel in das Ooplasma genau beobachtet worden. Fig. 201 a stellt einen Teil des *Paracentrotus*-Eies dar, in welchem der ganze Samenfaden enthalten ist. Der Kopf des Spermatozoons, welcher samt dem Mittelstück und eventuell der Geißel in das Ooplasma eingedrungen ist, war zuerst mit seinem Perforatorium gegen das Eizentrum gerichtet. Sodann beginnt gewöhnlich eine Drehung<sup>2)</sup> des Kopfes; er wendet sich nämlich mit dem Mittelstück gegen den Eikern (Fig. 202). Gleichzeitig erscheint in dem Eiprotoplasma die Strahlung, welche auf das bekanntlich in dem Mittelstück liegende Zentriol des Samenfadens

1) Vergl. in dieser Beziehung R. HERTWIG (81), KORSCHOLT und HEIDER (93), BOVERI (23, 25), WILSON (210), GURWITSCH (65) u. a.

2) DANTON gibt an, daß sich eine solche Drehung nicht immer nachweisen läßt.

zentriert ist. Der Samenkopf verschiebt sich in dem Eiprotoplasma und nähert sich dem Eikern immer mehr (Fig. 203). Während dieser ganzen Wanderung schreitet das immer deutlicher wahrnehmbare Zentriol dem Kopfe voran, und mit ihm verschiebt sich die oben erwähnte plasmatische Strahlung in die unmittelbare Nähe des Eikerns. Die beiden Vorkerne, d. h. der weibliche und der männliche Geschlechtskern, legen sich aufeinander (Fig. 204) und verschmelzen, wie aus Fig. 205 ersichtlich ist zu einem ungefähr einheitlichen morphologischen Gebilde. Die Derivate einzelner Vorkerne lassen sich jedoch noch eine Zeitlang in dem neu entstandenen Kerne, welcher als Furchungskern bezeichnet wird, verfolgen. Nachdem die Vorkerne den Furchungskern ausgebildet haben, wird das vom Spermatozoon herstammende Zentriol geteilt. Die zwei aus dieser Teilung hervorgegangenen neuen Zentriolen rücken auseinander, zwischen ihnen erscheint eine aus achromatischen Fäden bestehende Spindel, und gleichzeitig beginnen die Veränderungen in der Struktur des

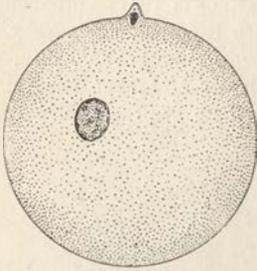


Fig. 201.

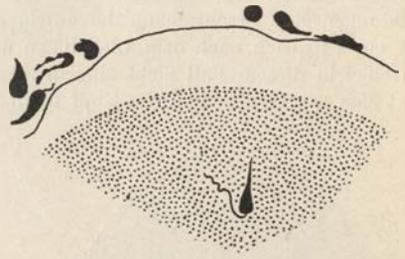


Fig. 201 a.

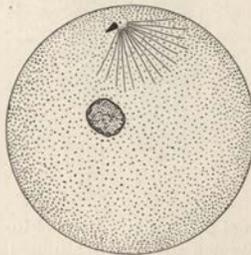


Fig. 202.

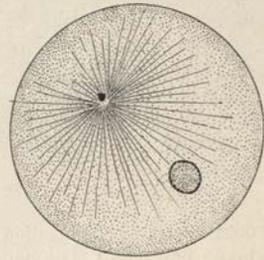


Fig. 203.

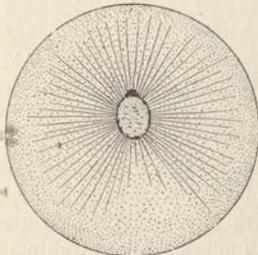


Fig. 204.

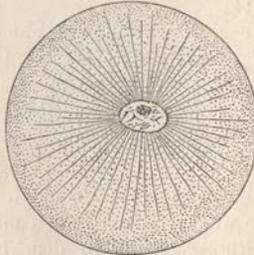


Fig. 205.

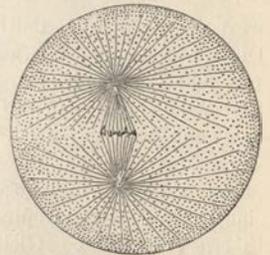


Fig. 206.

Fig. 201—206. Aufeinander folgende Befruchtungsstadien von *Echinus microtuberculatus*. Nach v. KOSTANECKI (94).

Fig. 201 a. Befruchtung von *Paracentrotus lividus*. Das ganze Spermatozoon (samt der Geißel) ist im Ei wahrnehmbar. Nach DANTON (38).

Furchungskernes. Die Kernmembran schwindet (ein Umstand, dem von gewissen Autoren prinzipielle Bedeutung zugeschrieben wird), die einzelnen Chromosomen s~~o~~ndern sich so, daß sie vollkommen voneinander abgetrennte Segmente bilden und in die Furchungsspindel einrücken. Jetzt beginnt der karyokinetische Prozeß (Fig. 206), den wir hier nicht speziell zu schildern brauchen; er verläuft nach dem allgemein aus den Prinzipien der Cytologie bekannten Schema. Als Resultat dieser Karyokinese ergibt sich die Ausbildung von zwei ersten Furchungszellen, die wir als Blastomeren bezeichnen. Der embryonale Organismus bildet sich durch die aufeinander folgenden Teilungen der primitiven Blastomeren.

Der Verlauf des Befruchtungsvorganges ist in dem zweiten Typus der Tiere, deren weibliche Geschlechtselemente erst nach dem Eindringen der Spermatozoen in die Ovocyten reifen, etwas mehr kompliziert. Diese Komplikation besteht darin, daß, nachdem der Samenfaden in das unreife Ei eingedrungen ist und gewisse Veränderungen in dem Eiprotoplasma hervorgerufen hat, der Eikern erst die Reifungsteilungen mit der Bildung der Richtungskörper durchmacht. Den Verlauf dieses Typus des Befruchtungsvorganges illustriert uns Fig. 207—216. Die Abbildungen sind der Arbeit v. KOSTANECKIS (97) entnommen und stellen den Befruchtungsvorgang dar. In Fig. 207 sehen wir die Ovocyte I. Ordnung vor dem Beginn des Reifungs- und Befruchtungsvorganges. Fig. 208 veranschaulicht die erste Karyokinese des weiblichen Vorkerns, welche der Bildung des ersten Richtungskörpers vorangeht, das Spermatozoon ist bereits in das Ei eingedrungen, sein Kopf ist links unter der Eioberfläche wahrnehmbar. In Fig. 209 ist das weitere Stadium der Bildung des I. Richtungskörpers sichtbar, die dazu bestimmte karyokinetische Figur hat sich so weit unter die Eioberfläche verschoben, daß sich am Ei ein plasmatischer Hügel erhob. Der Spermakopf verhält sich im Eiprotoplasma bis dahin passiv; ohne in das Ruhestadium überzugehen, tritt der weibliche Kern sofort nach dem Abschnüren des I. Richtungskörperchens in die nächste Mitose ein (Fig. 210), deren Zweck es ist, das II. Richtungskörperchen auszubilden. Um das Zentriol des Spermatozoons herum erscheint die deutliche

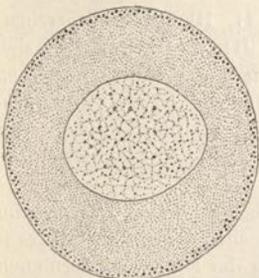


Fig. 207.

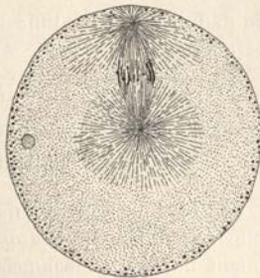


Fig. 208.

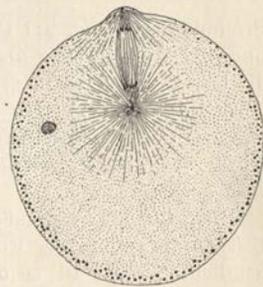


Fig. 209.

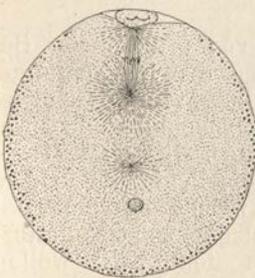


Fig. 210.

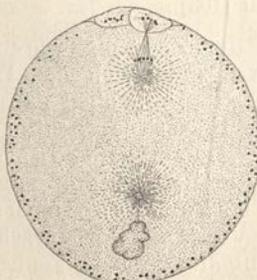


Fig. 211.

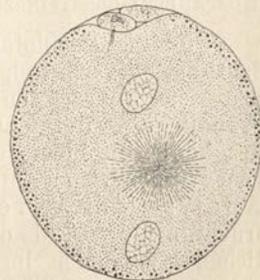


Fig. 212.

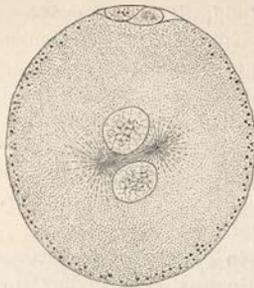


Fig. 213.

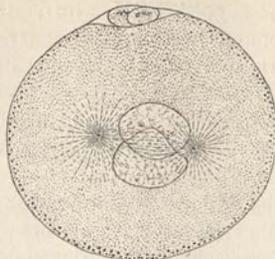


Fig. 214.

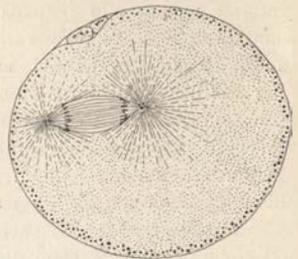


Fig. 215.

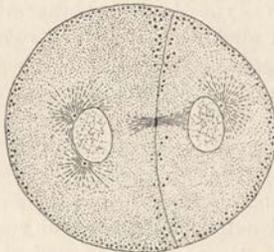


Fig. 216.

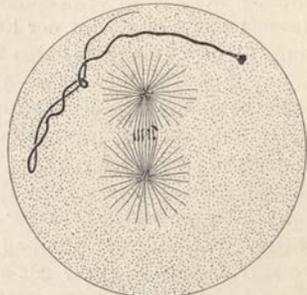


Fig. 217.

Fig. 207—216. Reifung, Befruchtung und erste Furchungsteilung bei dem Molusken *Maetra*. Nach v. KOSTANECKI (97).

Fig. 217. Befruchtung von *Physa fontinalis*. Das Spermatozoon mit der ganzen Geißel im Ei. Nach KOSTANECKI und WIERZEJSKI (103).

Strahlung. In Fig. 211 ist die definitive Ausbildung des II. Richtungskörperchens und das Aufschwellen des Spermakopfes zu sehen. Fig. 211—214 zeigen, wie sich die beiden Vorkerne in dem bereits reifen Ei einander nähern und aufeinanderlegen (Fig. 214), Fig. 214—215 gibt zwei karyokinetische Stadien der ersten Furchungsphase wieder, aus welcher das Zweiblastomerenstadium (Fig. 216) resultiert. Wir sehen, daß sich die Kerne der beiden Blastomeren zur nächsten Furchungsmitose anschicken.

Ergänzungsweise möchte ich noch erwähnen, daß bei manchen Tieren beim Befruchtungsprozeß das Eindringen auch des Spermatozoonschwanzes in das Ei recht deutlich zu sehen ist, so daß nicht nur die Verschmelzung der Kerne, sondern auch der plasmatischen Teil der Geschlechtselemente stattfindet. Das Eindringen der Geißel in das Ei ist z. B. bei *Physa fontinalis* (Fig. 217) sehr schön sichtbar (KOSTANECKI und WIERZEJSKI [103]).

Für die Physiologie der Zeugung wäre es von prinzipieller Bedeutung, zu ermitteln, was eigentlich das Wesen des Befruchtungsprozesses bildet. Ich habe bereits oben darauf hingewiesen, daß bei gründlicherer Betrachtung dieser so wichtigen Erscheinung uns zwei gesonderte Probleme entgegentreten: 1) das Wesen der Entwicklungserregung, der die Befruchtung zugrunde liegt, und 2) die Analyse der Vererbungserscheinung, welche mit dem Befruchtungsprozeß als dem Vorgange der Verschmelzung von zwei elterlichen Keimzellen im innigsten Zusammenhange steht. Wir wollen zuerst das erste Problem, also das Wesen der Entwicklungserregung näher analysieren.

## 2. Folgeerscheinungen der Befruchtung, entwicklungs-erregende Momente.

Die Erscheinungen, welche dem Befruchtungsprozeß nachfolgen, sind bei den Protozoen und Metazoen von verschiedenem Charakter. Bei den Protozoen folgt oft der Befruchtung ein Ruhestadium nach. Die Tiere einzystieren sich, und die Teilungsakte werden aufgehalten. Bei anderen Protozoengruppen, z. B. bei Flagellaten, jedoch tritt nach der Befruchtung ein Differenzierungsstadium ein, bei welchem Umgestaltungen des Körpers stattfinden, was schon an die Entwicklungserscheinungen bei Metazoen erinnert.

Wir haben bereits oben bei der Besprechung der Depressionserscheinungen im Laufe der vegetativen Fortpflanzung der Infusorien den Konjugationsakt als Auslösungsmoment für die weiteren Vermehrungsetappen kennen gelernt (vgl. p. 477 u. 77). Auch kann der Befruchtungsprozeß, wie DOFLEIN darauf hinweist, Entdifferenzierungsphänomene hervorrufen, welche allerdings zu den Gestaltungsakten zu rechnen sind. Solche Entdifferenzierungserscheinungen treten bei Infusorien nach der Encystierung, welche oft der Konjugation nachfolgt, auf.

Die Momente, welche bei dem Befruchtungsprozeß der Protisten im Spiele sind, wurden bisher leider von physiologischem Standpunkt zu wenig erforscht und analysiert, so daß wir gleich zu den Folgeerscheinungen bei Metazoen übergehen.

Bekanntlich bildet der Befruchtungsvorgang bei den Metazoen das Auslösungsmoment für die Entwicklungsvorgänge d. i. für den Ablauf derjenigen morphologischen Erscheinungen, welche zur Ausgestaltung der definitiven Organisation, ähnlich derjenigen der Elternorganismen, führen.

Bei der Analyse der kausalen Momente, welche dieser Umgestaltung, die sich zuerst durch Teilungsvorgänge des befruchteten Eies äußern, zugrunde liegen, drängt sich zuerst die Frage auf, ob der Anteil der ganzen Keimzellen an dem Befruchtungsprozeß unumgänglich notwendig ist, um die Embryogenese zu veranlassen. Es handelt sich nämlich darum, ob nach Eliminierung eines Teiles der Geschlechtselemente die Anregung zur Entwicklung noch möglich ist. Zu solchen Experimenten konnten nur Eier verwendet werden, da sich aus technischen Gründen solche Versuche mit Samenfäden nicht durchführen lassen, erst in neuester Zeit ist es F. R. LILLIE (113) gelungen auch an Samenfäden analoge Versuche anzustellen.

### a) Untersuchungen über die Entwicklungserregung vom morphologischen Standpunkt.

Die Forschungsmethode auf diesem Gebiete mußte natürlich experimentellen Charakter haben, sie war jedoch mehr morphologisch. Man hat zuerst an botanischem Material zu ermitteln gesucht, ob auch Eifragmente befruchtungsfähig sind. J. ROSTAFIŃSKI (191) hat nachgewiesen, daß Fragmente von *Fucus*-Eiern sich tatsächlich befruchten lassen. Eine analoge Erscheinung haben O. und R. HERTWIG (84) bei den Echiniden festgestellt; sie schüttelten die Eier der Echiniden in einem Reagenzglas stark durch und besamten sodann mit Sperma sowohl die Eier als auch die Eifragmente; aus den so angestellten Versuchen konnten sie erschließen, daß auch Fragmente von Echiniden-eiern sich befruchten lassen und daraus entwicklungs-fähige Keime re-

sultieren. Die wichtige Frage, ob auch kernlose Eifragmente befruchtungs- und entwicklungsfähig sind, hat aber erst T. BOVERI (24) entschieden, indem er seine Versuche an isolierten kernhaltigen und kernlosen Eifragmenten anstellte; es ist ihm gelungen, den Beweis zu liefern, „daß das Fragment des Seeigels bis herab zu einer Größe von  $\frac{1}{20}$  des ursprünglichen Eivolumens die formative Wichtigkeit des ganzen Eies besitzt“. Durch die Arbeit von DELAGE<sup>1)</sup> (40, 41) wurden die von BOVERI erhaltenen Resultate bestätigt und erweitert. DELAGE hat nämlich gezeigt, daß sich die durch Zerschneiden der Eier gewonnenen kernlosen Fragmente der Echinideneier auch befruchten lassen, er züchtete die Embryonen ebenso wie früher BOVERI bis zum Pluteusstadium und dehnte diese Experimente noch auf Anneliden- und Molluskeneier aus. Diese Erscheinung, daß kernlose Fragmente sich befruchten lassen und entwickeln können, bezeichnete er als Merogonie. Ähnliche Experimente wurden später auch von anderen Autoren (WINKLER, 216; WILSON, 213; KRAHELKA, 104, 105; YATSU, 217; PETRUNKEWITSCH, 185; GODLEWSKI, 60, u. a.) an verschiedenem Material ausgeführt, und es geht daraus zur Genüge hervor, daß die Entwicklungserregung auch dann stattfinden kann, wenn die Geschlechtselemente sogar morphologisch geschädigt worden sind. Aber diese Entdeckung gestattet uns noch weitere Schlüsse. Da sich nun auf solche Weise entstandene Keime, wie wir gesehen haben, auch aus kernlosen Eifragmenten entwickelt haben können, so ergibt sich daraus, daß die Verschmelzung der Vorkerne kein wesentliches Phänomen der Entwicklungserregung des Eies bildet. Daß die Entwicklung in Gang gesetzt werden kann, ohne daß vorher eine Kernverschmelzung stattfindet, geht auch aus einer anderen Experimentenserie hervor, welche wir ebenfalls den experimentellen Arbeiten von BOVERI (22) und seinen Schülern verdanken. BOVERI hat nämlich festgestellt, daß das Spermatozoon unter gewissen Bedingungen in das Ei eindringen kann, daß sein Kopf jedoch zunächst mit dem weiblichen Vorkern nicht kopuliert (Fig. 218), sondern, daß sich nur das Spermazentrum dem Eikerne anlegt, worauf nach erfolgter Teilung desselben die Chromosomen des Eikernes allein in die erste Furchungsspindel eintreten. Es kann also auch eine Entwicklung ohne Verschmelzung des Eikernes mit dem Spermakopfe beginnen. Die Verschmelzung kann erst in einem späteren Entwicklungsstadium (Fig. 219) zwischen dem Spermakern mit dem Kerne eines der Blastomeren stattfinden. Diese Befruchtungsabnormität hat T. BOVERI als partielle Befruchtung bezeichnet, und die ganze Erscheinung wurde später von TEICHMANN (201) noch einmal gründlich studiert und vollauf bestätigt. Die partielle Befruchtung bildet also außer der Merogonie einen Beweis, daß die Kernverschmelzung mit der Entwicklungserregung des Eies gar nichts zu tun hat: wir haben nämlich gesehen, daß die Entwicklung bereits begonnen hat, bevor noch die Kernverschmelzung stattgefunden hat. Wir haben bereits gesehen, daß sich der ganze Keim ganz normal entwickelt, und aus der oben angeführten Beschreibung des Verlaufes der partiellen Befruchtung geht doch klar hervor, daß

1) DELAGE vindiziert für sich die Priorität in dieser Hinsicht; wer jedoch die betreffende Literatur kennt, weiß, daß die ersten Versuche von BOVERI ausgeführt sind.

nur ein Teil des Keimes die Kerne enthält, welche aus der Verschmelzung des Spermakernes und eines Blastomerenkernes herkommen; die übrigen Keimteile enthalten ausschließlich Kerne rein weiblichen Ursprungs.

Die ältere Hypothese, daß das Wesen der Entwicklungserregung in der Verschmelzung der Vorkerne der sogenannten Karyogamie besteht, ist demnach vollkommen hinfällig geworden. BOVERI hat auf Grund seiner Beobachtungen und cytologischen Studien eine andere Hypothese aufgestellt, welche das Moment der Entwicklungserregung zu ermitteln suchte.

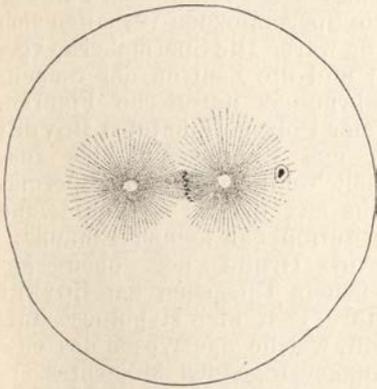


Fig. 218.

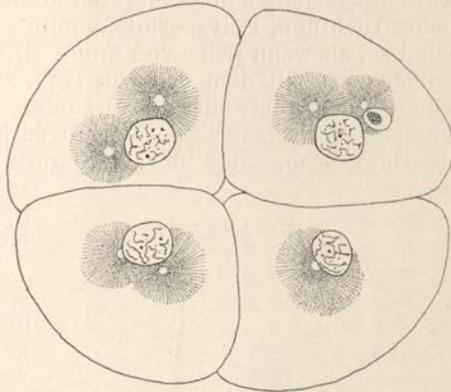


Fig. 219.

Fig. 218. Partielle Befruchtung von *Echinus microtuberculatus*. Der Spermakern kopuliert mit dem Eikern nicht. (Nach TEICHMANN, 201.)

Fig. 219. Der Spermakern kopuliert mit dem Kerne einer der vier Blastomeren. (Nach TEICHMANN, 201.)

Den Anschauungen von BOVERI (23, 25) liegen die Beobachtungen zugrunde, welche sich auf das Verhalten der Spermoozentren während der normalen und der anormalen Befruchtung beziehen. Wir haben bereits bei der Besprechung des normalen morphologischen Verlaufes des Befruchtungsvorganges gesehen, daß die erste Andeutung der Aktivität des zur Entwicklung angeregten Eies sich in dem Auftreten der plasmatischen Strahlungen äußert (vgl. p. 795), und daß diese Strahlungen zunächst in der Umgebung des Spermoozentrums auftreten. Dieser Umstand weist auf die Wichtigkeit des Spermoozentrums hin. Bei dem Zellteilungsprozeß, welcher doch der ganzen embryologischen Entwicklung zugrunde liegt, sollen die Zentriolen eine sehr wichtige Rolle spielen; sie bilden nämlich den Teilungsapparat der Eizelle. Die Zentriolen des befruchteten Eies, durch deren Teilung die Zentriolen der Blastomeren entstehen, stammen nach den Angaben VAN BENEDENS, BOVERIS und v. KOSTANECKIS vom Spermatozoon her, und so leiten sich alle Zentrosomen des neuen Individuums von dem Spermoozentrum her. „Das Ei ist an ihrer Konstituierung ganz unbeteiligt; sein Zentrosoma bildet sich, wie dies für einige Fälle direkt verfolgbar werden konnte, vor der Befruchtung zurück.“

Das Verhalten des Spermiozentrums in der oben beschriebenen partiellen Befruchtung, in welcher das Spermiozentrum sich von dem Spermakern abtrennte, von plasmatischer Strahlung begleitet, sich zum Eikern verschob und hier den Teilungsapparat für die weiblichen Chromosomen bildete, wurde von BOVERI als Argument für die Bedeutung des Spermiozentrums als entwicklungsregenden Faktors ins Feld geführt.

Endlich ist hier noch eine Befruchtungsabnormität zu erwähnen: In der Regel dringt nur ein Spermatozoon in das Ei ein, wir haben jedoch oben bereits darauf hingewiesen, daß zuweilen zwei Samenfäden bei gewisser Eiabschwächung in das Innere des weiblichen Geschlechtselementes hineingeraten können und daß es in diesem Fall zur Ueberfruchtung, Polyspermie, kommt. Die Spermatozoen verhalten sich dabei so, als wenn jedes von ihnen allein da wäre. Die Spermakerne vereinigen sich mit dem Eikerne (Fig. 220) und die Zentren der Samenfäden bilden entweder zwei- oder mehrpolige mitotische Figuren. Dieses Verhalten der Spermazentren bei der Polyspermie führt BOVERI als Beweis an, „daß die Konfiguration des Teilungsapparates ausschließ-  
 schließlich eine Funktion des Spermatozoons ist; das Ei hat auf seine Konstitution gar keinen Einfluß“.

Auf Grund der oben besprochenen Tatsachen hat BOVERI im Jahre 1887 eine Hypothese aufgestellt, welche das Wesen des entwicklungsregenden Momentes ermitteln sollte. Diese Hypothese faßt BOVERI folgendermaßen zusammen: „Das reife Ei besitzt alle zur Entwicklung notwendigen Organe und Qualitäten, nur sein Zentrosoma, welches die Teilung einleiten könnte, ist rückgebildet oder in einen Zustand von Inaktivität verfallen. Das Spermatozoon umgekehrt ist mit einem solchen Gebilde ausgestattet, ihm aber fehlt das

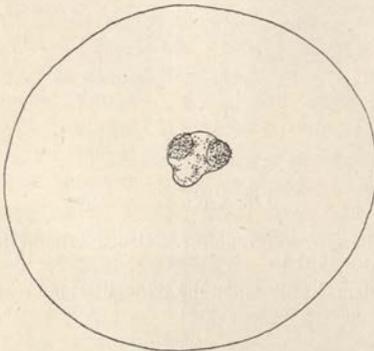


Fig. 220. Polyspermie von *Strongylocentrotus*. Mit dem Eikerne kopulieren zwei Spermakerne. Nach BALTZER (2).

Protoplasma, in welchem dieses Teilungsorgan seine Tätigkeit zu entfalten imstande wäre. Durch die Verschmelzung beider Zellen im Befruchtungsakt werden alle für die Entwicklung nötigen Zellenorgane zusammengeführt; das Ei erhält ein Zentrosoma, das nun durch seine Teilung die Embryonalentwicklung einleitet.“ Diese Hypothese bedarf jedoch sofort einer Hilfhypothese, wenn man nur an die Parthenogenese denkt. Dort können sich doch die Eier entwickeln, obwohl sie kein Zentriol vom Sperma erhalten. Man muß also zu der unbewiesenen Annahme Zuflucht nehmen, daß ein zur natürlichen Parthenogenese fähiges Ei imstande ist, einen solchen Teilungsapparat selbst zu bilden, resp. daß das Zentriol des Eies nicht zugrunde geht, sondern wieder aktiv werden kann.

Diese Hypothese konnte jedoch nur so lange Bedeutung haben, als die künstliche Parthenogenese noch nicht bekannt war; die Entdeckung der Erscheinung, daß Eier, welche sich unter gewöhnlichen Verhältnissen ausschließlich unter dem Einfluß des Samenfadens ent-

wickeln, bei künstlich veränderten Bedingungen sich auch parthenogenetisch entwickeln können, hat eine Aenderung der Ansichten verursacht. Ich möchte absolut nicht die Tatsachen, auf welche sich die Hypothese von BOVERI stützt und die ganz richtig sind, in Abrede stellen, nur bezüglich der Deutung dieser Tatsachen glaube ich, daß es sich nicht um Einführung des Zentriols als ergänzender Zellorganelle, sondern um Einführung gewisser chemischer, die Entwicklung auslösender Stoffe handelt, welche unter bestimmten Bedingungen von dem Ei selbst erzeugt werden können, und die möglicherweise im Samenfaden in der Zentriolgegend lokalisiert sind. Es scheint mir also, daß der morphologische Charakter dieser Hypothese im Sinne einer chemischen Entwicklungserregung modifiziert werden muß.

Die Lokalisation dieser Stoffe ist aber auch wahrscheinlich nicht bei allen Tieren auf die Zentriolgegend beschränkt. So hat F. R. LILLIE (113) bei dem Befruchtungsvorgang von *Nereis* festgestellt, daß das Spermatozoon in ganz eigentümlicher Weise in das Ei eindringt. Das Spermatozoon, welches in Fig. 221 abgebildet ist, zeichnet sich durch ein besonders langes Perforatorium aus. Mit diesem Perforatorium durchbohrt es die Eioberfläche (Fig. 222) und in diesem Moment erhebt sich unter der Eimembran ein kleiner plasmatischer Hügel (Fig. 223 a, b), welcher sich sodann retrahiert, so daß ein sogenannter Befruchtungskegel entsteht (Fig. 223 c, d), durch welchen der Spermakopf in das Eiinnere sich hineindrängt (Fig. 224). Die Oeffnung, welche der Spermakern passiert, ist sehr eng. Fig. 224, 225 veranschaulichen den Prozeß des Hineindringens des Spermakernes. Dabei ist aber von großer Bedeutung, daß das Mittelstück des Samenfadens, welches in der Regel das Spermatozoonzentrosoma enthält, außerhalb der Eimembran bleibt und in das Ei nicht eindringt. Die Strahlung, welche gewöhnlich auf das Mittelstück zentriert ist, ist hier auf den hinteren Abschnitt des Spermatozoonkopfes gerichtet.

F. R. LILLIE (113) hat seine hier geschilderten morphologischen Beobachtungen in scharfsinniger Weise für eine Reihe von sehr interessanten Experimenten verwendet. In dem Momente, als die Samenfäden mit ihren Perforatorien sich an die Eier hefteten resp. in verschiedenen Stadien des Eindringens in die Eier sich befanden, hat LILLIE die Eier mit den Spermatozoen sehr stark (7200 Rotationen in der Minute) zentrifugiert. Bei dieser starken Zentrifugierung wurden die Spermatozoen an verschiedenen Stellen des Kopfes gebrochen, so daß in den Eileib nur Fragmente von Spermatozoen eindringen (Fig. 226). Es zeigte sich, daß auch durch Fragmente der Spermatozoen die Eier befruchtet werden können. Je früher nach der Besamung das Ei zur Zentrifugierung kam, desto kleiner war die Spermakernportion, welche eingedrungen war. Auf diese Weise konnte man die Eier mit verschieden partial getheilten Spermaköpfen befruchten. Es zeigte sich, daß auch die Fragmente der Spermakerne die Astrosphären hervorrufen und das Ei zur Entwicklung erregen können. Wenn man berücksichtigt, daß oft nur das Vorderstück des Spermatozoons die Astrosphären erzeugt, so geht ohne weiteres hervor, daß der Spermaster nicht mit dem Mittelstück in Relation zu stehen braucht<sup>1)</sup>

1) „The sperm aster has therefore no necessary relation to the mittle piece of the spermatozoon, or to the centrosome of the spermatid.“ (F. R. LILLIE, 113, p. 437.)

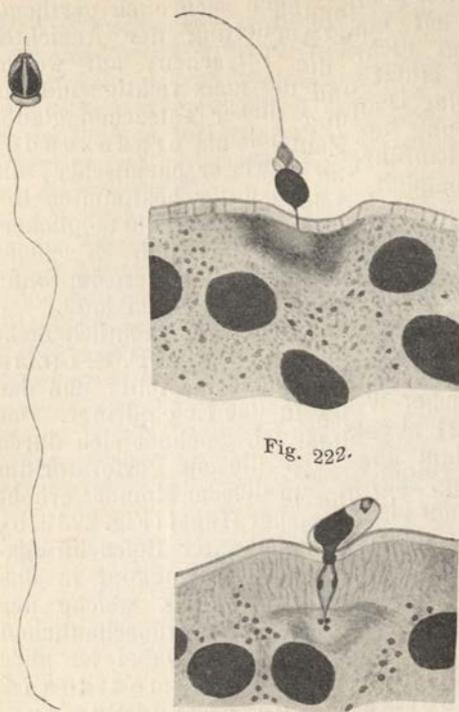


Fig. 221.

Fig. 222.

Fig. 224.

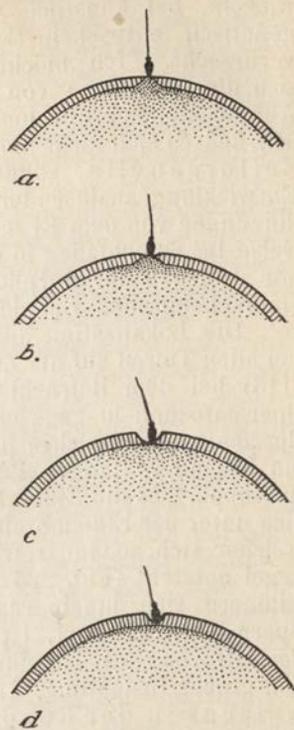


Fig. 223.

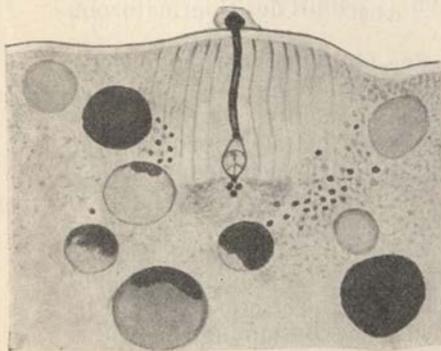


Fig. 225.

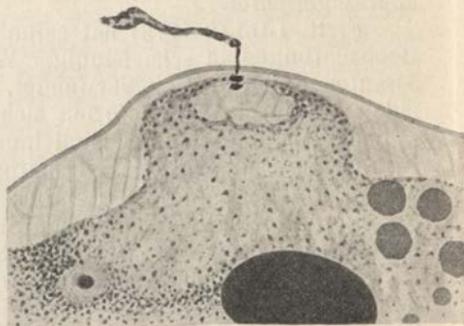


Fig. 226.

Fig. 221. Spermatozoon von *Nereis*. Nach F. R. LILLIE.

Fig. 222. Spermatozoon von *Nereis* im Momente des Durchbrechens des Eies. Nach F. R. LILLIE.

Fig. 223 a—d. Die Bildung des Empfängnishügels und Befruchtungskegels bei *Nereis*. Nach F. R. LILLIE.

Fig. 224 u. 225. Das Eindringen des Samenfadens in das *Nereis*-Ei. Nach F. R. LILLIE.

Fig. 226. Die Befruchtung des Eies mit einem Fragment des Spermatozoons. Ein Teil wurde durch Zentrifugieren entfernt. In das Ooplasma ist nur der vordere Teil eingedrungen. Nach F. R. LILLIE.

resp. mit dem Zentrosom der Spermatide. In Anbetracht dessen, daß die spermatische Astrosphäre regelmäßig in der Nachbarschaft des männlichen Vorkernes, und zwar an seiner basalen Seite, liegt, glaubt LILLIE, daß die Stelle, an der die Astrosphäre entsteht, durch die Polarität des Spermakernes determiniert ist. Infolgedessen glaubt LILLIE, daß die Hypothese von der Bedeutung des Zentrosoms nicht genügend begründet ist. Man könnte hier allerdings einwenden, daß im Fall von LILLIE, wo das Spermazentrosom in das Ei nicht eingeführt wurde, andere Spermakomponente es ersetzen können, daß aber bei gewöhnlicher Befruchtung das Spermazentrum entwicklungsregierend wirkt. Die Resultate der Untersuchungen von F. R. LILLIE (113) sind aber umso wichtiger, da sie mit den modernen biologischen Forschungsergebnissen gut in Einklang stehen.

Diese Forschungen lassen nämlich immer mehr die Ansicht begründet erscheinen, daß die morphologischen Veränderungen nur den äußeren Ausdruck der sich im Einnern abspielenden Prozesse darstellen. Die Lösung des Problems der Entwicklungserregung muß demnach auf einem anderen, nicht auf rein morphologischem Gebiete gesucht werden. Als Einleitung in diese moderne Richtung der Forschungen über die entwicklungsregenden Momente müssen einige Bemerkungen über künstliche Parthenogenese vorausgeschickt werden.

#### b) Die künstliche Parthenogenese und das Problem des Entwicklungsreizes.

Als künstliche Parthenogenese bezeichnen wir eine Erscheinung, welche darauf beruht, daß diejenigen Eier, welche in gewöhnlichen Verhältnissen erst durch Befruchtung mit dem Spermatozoon zur Entwicklung gebracht werden, durch gewisse Faktoren künstlich zur Aktivierung ihrer Entwicklungsfähigkeit veranlaßt werden können. Wir müssen uns hier selbstverständlich nur auf die Prinzipien dieses Problems beschränken und verweisen diejenigen Leser, die sich eingehender über dieses Thema orientieren wollen, auf das vor kurzem erschienene ausgezeichnete Buch LOEBS (149), der in vortrefflicher Weise alle bisherigen Studien auf diesem Gebiete zusammenstellt. Der Verfasser ist übrigens selbst als Begründer der ganzen Lehre zu betrachten und besitzt infolge seiner vieljährigen Beschäftigung mit diesem Studium eine so gründliche und genaue Kenntnis dieses Gegenstandes, daß seine scharfsinnige Darstellung wohl kaum von einem anderen Forscher übertroffen werden könnte.

#### α) Aeltere Untersuchungen.

Den Ausgangspunkt für diese Arbeiten bildeten die neuen Ergebnisse über die natürliche Parthenogenese. Die erste Arbeit, welche sich mit der künstlichen Parthenogenese beschäftigt, ist die von TICHOMIROW (205). Es war längst bekannt, daß die Eier von *Bombyx mori* sich parthenogenetisch entwickeln können; diese Parthenogenese ist hier jedoch nur fakultativ, der größte Teil der Eier entwickelt sich nur nach erfolgter Befruchtung. Um die Anzahl der sich ohne Befruchtung entwickelnden Eier zu vermehren, hat TICHOMIROW unbefruchtete Eier von Seidenwürmern in einer Serie in Schwefelsäure eingetaucht, in einer anderen wieder sie stark mechanisch mit einer Bürste gerieben, wodurch die Eier zur Entwicklung künstlich angeregt wurden.

Die Experimente von DEVITZ, welcher durch Sublimatbehandlung die Froscheier zur Entwicklung bringen wollte, beruhen wohl auf einem Irrtum. Von großer Bedeutung sind dagegen die von RICHARD HERTWIG (81, 82) an Seeigeln angestellten Experimente. Diesem Forscher gelang es, die Kerne unbefruchteter Eier durch Behandlung der Eier mit 0,1-proz. Strychninlösung zur Teilung anzuregen; die Zellteilung vollzog sich jedoch in diesen Versuchen nur ausnahmsweise.

Noch etwas weiter hat MORGAN (175) das Problem gefördert, indem er die Eier von Echiniden, und zwar von *Sphaerechinus* und *Echinus*, sowie auch die Eier der Ascidie *Phallusia* mit Seewasser behandelte, dessen Konzentration durch Zusatz von Kochsalz erhöht wurde. Uns interessiert hier nur die Reaktion bei unbefruchteten Eiern. Es hat sich nämlich herausgestellt, daß im Eiprotosoma mehrfache Strahlungsfiguren entstehen. Einzelne Strahlungen entsprechen vollkommen den Astrosphären, d. i. den Strahlungen, welche wir oben bei der Schilderung der Veränderungen im befruchteten Ei

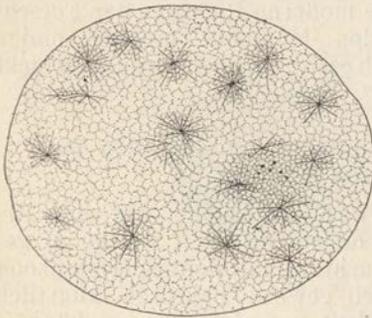


Fig. 227.

Fig. 227. Das Ei von *Sphaerechinus* mit künstlich hervorgerufenen Astrosphären. Nach MORGAN (175).

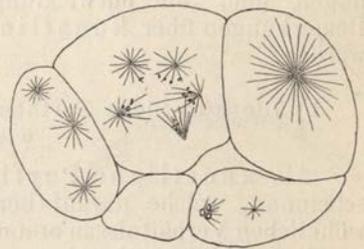


Fig. 228.

Fig. 228. Künstlich hervorgerufene parthenogenetische Furchung des Eies von *Sphaerechinus*. Nach MORGAN (175).

kennen gelernt haben. Die der Arbeit von MORGAN entnommene Fig. 227 zeigt einen Durchschnitt durch das Ei von *Sphaerechinus* mit den künstlich hervorgerufenen Astrosphären. Von großer Wichtigkeit ist auch die von MORGAN gemachte Beobachtung, daß die mit konzentriertem Seewasser behandelten Eier der Echiniden nach ihrer Uebertragung in gewöhnliches Seewasser die Furchung beginnen können. Eine aus der Arbeit MORGANS hier reproduzierte Fig. 228 zeigt das Bild des Furchungsprozesses. Der Verlauf der Furchung ist hier nicht ganz normal; dasselbe Resultat, nur mit gewissen Erweiterungen, haben die späteren Untersuchungen von MORGAN ergeben: Dieser Autor hat auch hier spätere, über den Anfang der Furchung hinausgehende Entwicklungsstadien nicht erreicht.

J. LOEB gebührt das dauernde Verdienst, die Bedeutung der biologischen Erscheinung, die heutzutage allgemein als künstliche Parthenogenese bekannt ist, entsprechend gewürdigt zu haben, und diesem Forscher verdanken wir auch den großen Fortschritt in der Erforschung des Wesens der entwicklungserrregenden Momente. Zu

seinen epochemachenden Entdeckungen über künstliche Parthenogenese wurde LOEB (125, 126, 139) durch die Resultate seiner früheren Experimente über die physiologische Wirkung des galvanischen Stromes auf die lebendige Materie geführt. Da der galvanische Strom als ein ausgezeichnetes Reizmittel bekannt ist, so hielt es LOEB für wahrscheinlich, daß Ionenwirkungen allen bis dahin nicht näher analysierten Reizwirkungen zugrunde liegen. Der weitere Gedankengang war der folgende: Versuche mit verschiedenen Salzen haben gezeigt, daß Lösungen von Natrium-, Lithium-, Caesium- und Rhubidiums Salzen die Skelettmuskeln zu rhythmischen oder fibrillären Zuckungen veranlassen, daß dagegen diese Wirkung durch Zusatz von Calcium-, Strontium- oder Magnesiumsalzen gehemmt wird. Daß unsere Muskeln nicht fortwährend zucken, verdanken wir dem Calciumgehalt unseres Blutes. Es war allgemein bekannt, daß die Eier befruchtungsbedürftiger Tiere sich in normalem Seewasser ohne Anregung durch Spermatozoen in der Regel nicht teilen. R. HERTWIG und MORGAN haben durch ihre Versuche festgestellt, daß bei Zusatz von Strychnin oder gewissen Salzen gelegentlich eine Furchung, wenigstens in den Grenzen ihrer ersten Stadien, möglich ist. „Das regte die Vermutung an, daß es sich mit dem Ei ebenso verhalten möge wie mit dem Muskel, nämlich, daß das Ei auch ohne Befruchtung sich entwickeln könne, daß aber etwas im Seewasser enthalten sei, das die Entwicklung hemme, ähnlich wie das im Blut enthaltene Ca und Mg für die fibrillären Zuckungen des Muskels hemmt.“ In seinen Versuchen veränderte also LOEB die Zusammensetzung des Seewassers, um zu erfahren, ob dadurch die unbefruchteten Eier sich nicht zu einer möglichst weitgehenden Entwicklung anregen lassen. Alle wichtigsten Experimente LOEBs wurden an Eiern von Echiniden ausgeführt. Da nun die Eier dieser Tiere sowohl bei der Erforschung des in Rede stehenden Problems als auch bei der Erforschung des Vererbungsproblems ein geradezu klassisches Material bilden, so glaube ich, daß es allen, mit der Entwicklung der Echinodermen weniger vertrauten Lesern nicht unerwünscht sein wird, wenn ich wenigstens eine möglichst kurze Beschreibung der für uns wichtigsten Entwicklungsstadien den weiteren physiologischen Erörterungen vorausschicke.

Das Ei der Echiniden zeichnet sich bei vielen Species durch besondere Durchsichtigkeit aus. Das Protoplasma ist körnchenhaltig; nach der Reifung ändert sich die Gruppierung der Protoplasmabestandteile; so hat BOVERI (24a) nachgewiesen, daß ein reifes Ei von *Strongylocentrotus lividus* eine Schicht des Pigmentes etwas unterhalb des Eiäquators zeigt. Das unbefruchtete Ei kann von dem unter gewöhnlichen Verhältnissen befruchteten Echinidenei sofort unterschieden werden: das befruchtete Ei ist nämlich von der sogenannten Befruchtungsmembran umgeben (Fig. 229, 230). Da durch nebenstehende Abbildungen (Fig. 231—235) der Prozeß der Membranbildung sehr gut veranschaulicht wird, so darf ich hier von einer näheren Beschreibung absehen. Wenn die Befruchtung bei Zimmertemperatur verläuft, sind gewöhnlich alle besamten Eier schon in wenigen Minuten mit einer Befruchtungsmembran umgeben. Der Verlauf des Befruchtungsprozesses ist uns schon bekannt. Wir wissen, daß nach der Kopulation der Vorkerne die erste Karyokinese beginnt und daß in 5—6 Viertelstunden das Ei gewöhnlich in zwei Blastomeren geteilt ist. Die weitere Teilung verläuft derart, daß sich bald an dem einen Pole die größeren (Makromeren), an dem anderen die kleineren Blastomeren (Mikromeren) ansammeln. Die Zellen in einzelnen Gruppen (also die Makro- und Mikromeren) sind untereinander von gleicher

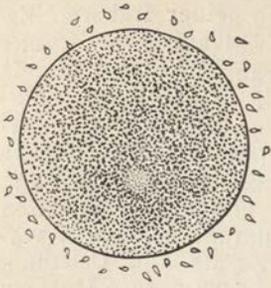


Fig. 229.

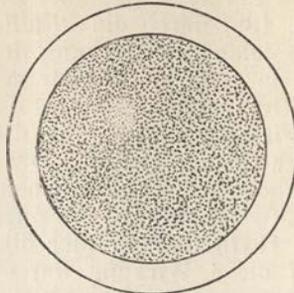


Fig. 230.

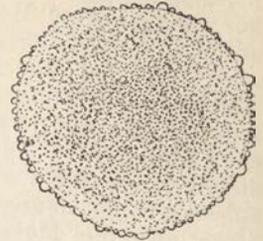


Fig. 231.

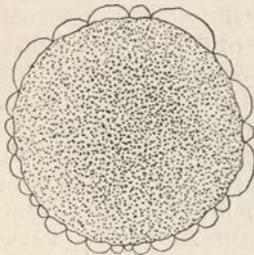


Fig. 232.

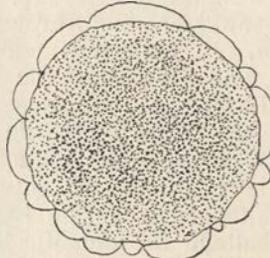


Fig. 233.

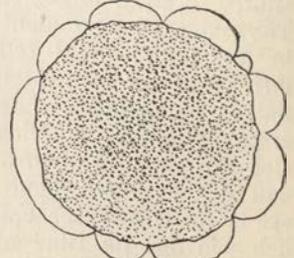


Fig. 234.

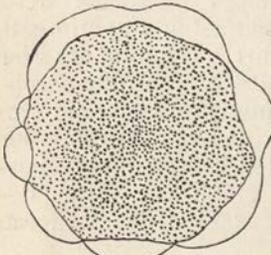


Fig. 235.

Fig. 229. Unbefruchtetes Seeigeei von Spermatozoen umgeben. Nach JACQUES LOEB (149).

Fig. 230. Dasselbe Ei nach dem Eindringen des Spermatozoons und der Bildung der Befruchtungsmembran. Nach JACQUES LOEB (149).

Fig. 231—235. Entstehung der Befruchtungsmembran durch die Bildung kleiner Bläschen an der Oberfläche des Eies. Nach JACQUES LOEB (149).

Größe. Die Blastomeren werden im Laufe der Entwicklung immer kleiner, und gleichzeitig bildet sich in der Mitte des Keimes eine Höhle, das sogenannte Blastocöl (Fig. 236). Aus der Wand des Keimes wandert eine Anzahl von Zellelementen aus (Fig. 236, 237) und diese Zellen, deren Zahl für bestimmte Arten konstant ist (BOVERI), bilden das sogenannte Mesenchym oder das skelettogene Gewebe. Die Mesenchymzellen sind zunächst ringförmig angeordnet, sodann bemerkt man bilaterale Gruppierung derselben (Fig. 237). Jetzt stülpt sich ein Teil der Keimwand, und zwar von der Seite desjenigen Poles, an welchem die Mikromeren (DRIESCH, BOVERI) lagen, in das Blastocöl hinein, diese eingestülpten Elemente bilden den primitiven Darm (Urdarm), dessen Wand aus Entoderm besteht. Dagegen werden die Zellen, aus welchen die äußere Körperwand zusammengesetzt ist, als Ektoderm bezeichnet. Die Öffnung des Urdarms in diesem Entwicklungsstadium nennt man Urmund (Prostoma). Dieses Stadium wird als Gastrula bezeichnet und den ganzen Gastrulationsprozeß illustrieren Fig. 237—239. Der Urdarm wächst jetzt binnen einem Tage zu einem schlauchförmigen Rohr aus; dieses biegt und neigt sich gegen die ventrale Wand des Keimes und verwächst mit dem Ektoderm. Nach dem Durchbruch dieser Verlötnungsstelle

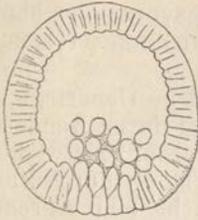


Fig. 236.

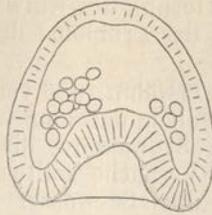


Fig. 237.

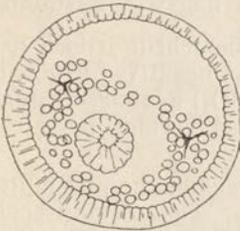


Fig. 238.

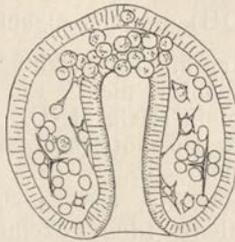


Fig. 239.

Fig. 236. Blastula von *Strongylocentrotus*. Mesenchymbildung. Nach BOVERI (24a).

Fig. 237. Beginn der Gastrulation von *Strongylocentrotus*. Beiderseits von der Urdarmanlage die Mesenchymzellen sichtbar. Nach BOVERI (24a).

Fig. 238. Beginn der Gastrulation von oben gesehen. Mesenchymring. Beiderseits Gruppen der Mesenchymzellen. Nach lebendem Objekt *Echinus microtuberculatus*.

Fig. 239. Spätes Gastrulastadium von *Strongylocentrotus*. Beiderseits Skelettanlagen. Nach BOVERI (24a).

Fig. 240. Pluteus von *Echinus microtuberculatus*. *S* Scheitelstab, *m* akzessorischer Skelettstab, sogenannter Mittelstab, *o* Oral-, *a* Analstab. Nach BOVERI (24).

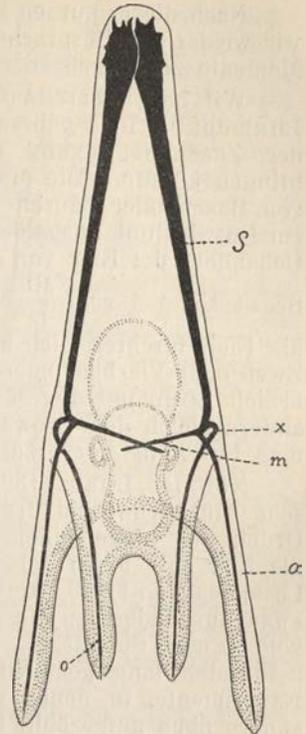


Fig. 240.

bildet sich der larvale Mund, der frühere Urmund funktioniert weiter als Afteröffnung. Jetzt ändert sich die Gestalt des Keimes. Er verliert die Rundung der Konturen und nimmt die Form eines Prismas an. Gleichzeitig bildet sich zwischen dem Ekto- und dem Entoderm das Skelett aus, welches als Produkt der mesenchymatischen Elemente betrachtet werden muß. Schon in diesem Prozeß der Skelettbildung sehen wir ganz deutlich die Bilateralität der daraus hervorgehenden Larve. Das Skelett besteht zunächst aus zwei zu beiden Seiten des Urdarmes liegenden Dreistrahlern, diese Gestalt ändert sich im Laufe der Entwicklung, und zwar in dem Stadium des Prismas und den späteren Entwicklungsstadien. In dem unmittelbar folgenden Pluteusstadium hat der Keim die Form einer Pyramide, deren Basis in einen vorderen, den Oral-, und in einen hinteren, den Anallappen auswächst. Der erstere liegt an jener Körperseite, an welcher sich auch die Mundöffnung befindet, der Anallappen entspricht der Seite der Afteröffnung des Darmes. Das Skelett bildet einige deutlich unterscheidbare Balken, die wir als Scheitelstäbe (Fig. 240 *S*), die gegen die Spitze der Pyramide laufen, als Analstäbe in den Armen des Anallappens (Fig. 240 *a*) und als Oralstäbe in den Armen des Orallappens (Fig. 240 *o*) unterscheiden.

Gewöhnlich lassen sich in den Kulturen spätere Entwicklungsstadien nicht erzielen. DELAGE hat in seinen besonders zu diesem Zwecke eingerichteten Züchtungskulturen auch noch spätere Metamorphosestadien erhalten, gewöhnlich aber sterben künstlich gezüchtete Echiniden bereits im Pluteusstadium.

Nach dieser kurzen Erörterung des Entwicklungsvorganges können wir wieder zur Besprechung des Problems der entwicklungserrregenden Momente zurückkehren.

Wir haben bereits oben erwähnt, daß verschiedene Ueberlegungen LOEB auf die Idee gebracht haben, daß man vielleicht durch Aenderung der Zusammensetzung des Seewassers die Eier zur Entwicklung bringen könnte. Die ersten Versuche sollten zeigen, ob durch Zusatz von Basen oder Säuren zu dem Seewasser vielleicht eine Anregung zur Entwicklung ausgelöst werden könne. Die Versuche mit 5-stündigem Behandeln der Eier von *Arbacia* mit alkalisiertem Seewasser (100 ccm Seewasser + 1 ccm  $\frac{10}{n}$  NaOH) ergaben eigentlich negative Resultate:

die Eier fürchten sich zwar, die Entwicklung überschritt jedoch das Zwei- oder Vierblastomerenstadium nicht. Ein ganz negatives Ergebnis erhielt LOEB mit angesäuertem (HCl, HNO<sub>3</sub>, H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) Seewasser, auch andere gleich dem Seewasser isosmotische Lösungen vermochten nicht eine Furchung hervorzurufen.

Nun ist LOEB (139) auf die, wie es sich später herausstellte, sehr glückliche und fruchtbare Idee gekommen, den osmotischen Druck des umgebenden Mediums zu steigern, mit anderen Worten, die Eier mit hypertonschen Lösungen zu behandeln. Dazu wurden Lösungen von MgCl<sub>2</sub>, CaCl<sub>2</sub>, NaCl, KCl verwendet. Anfangs gelangen zwar nur diejenigen Versuche, in welchen die Eier in eine Mischung von 50 ccm Seewasser + 50 ccm  $\frac{10}{8}$  n MgCl<sub>2</sub> gebracht und darin 2 Stunden lang gehalten wurden, später ergaben jedoch auch solche Experimente, in denen der osmotische Druck des Seewassers durch andere oben aufgezählte Substanzen erhöht wurde, positive Resultate; nachdem dann auch Versuche mit nicht-elektrolytisch wirkenden Substanzen wie Zucker, Harnstoff gelungen waren, unterlag es gar keinem Zweifel mehr, daß wir es hier mit der Wirkung hypertonscher Substanzen zu tun haben. Es ist nämlich LOEB zum erstenmal glücklich, mit allen diesen Lösungen unbefruchtete Eier so intensiv zur Entwicklung anzuregen, daß die Keime nicht nur die Furchungsstadien durchmachten, sondern sich in der Kultur nach einigen Tagen zu Gastrulen, Prismen und Plutei entwickelten. Notwendig war in diesen Versuchen eine Erhöhung des osmotischen Druckes des Seewassers um 50 Proz.

Aus diesen Versuchen glaubte LOEB damals folgenden Schluß ziehen zu können: „Da es unwesentlich ist, ob die Vermehrung des osmotischen Druckes durch Elektrolyten oder Nichtleiter bewerkstelligt wird, ist es zweifellos, daß der Hauptfaktor der Vermehrung des osmotischen Druckes der einschließenden Lösung ein Wasserverlust von seiten des Eies ist.“ Alle oben beschriebenen Versuche von LOEB waren so durchgeführt, daß die Eier nur eine Zeitlang (einige Stunden) in hypertonschen Lösungen verweilten, sodann in gewöhnliches Seewasser gebracht wurden, wo sie wieder Wasser aufnahmen.

Nun tauchte die Frage auf, ob die Entwicklungserregung hier ausschließlich durch Wasserentziehung in hypertonschen Lösungen veranlaßt wird, oder ob etwa auch das nach Einbringung des Eies in gewöhnliches Seewasser sofort erfolgende Wiederschwellen für die Entwicklungserregung von Bedeutung ist. Da es sich jedoch aus

späteren Versuchen ergeben hat, daß in schwach hypertonischen Lösungen die parthenogenetische Entwicklung bis zum Blastulastadium<sup>1)</sup> verlaufen kann, so geht daraus hervor, daß hier nur das Moment des Wasserverlustes, nicht aber das des Wiederschwellens in Betracht kommt. — Durch spätere Versuche von LOEB und seinen Mitarbeitern wurde festgestellt, daß seine an Echiniden gewonnene Resultate auch für andere Tiere Geltung haben; so fand man, daß sich die Eier des Wurmes *Chaetopterus*, der *Amphitrite* und des Seesternes (*Asterias Forbesii*) durch künstliche Veränderungen des Seewassers zur Entwicklung anregen lassen.

Indessen haben die von LOEB an der kalifornischen Küste ausgeführten Versuche ihn überzeugt, daß der Effekt der Einwirkung des hypertonischen Seewassers doch etwas komplizierter sein muß, als er ihm früher erschien. Die Experimente über die Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese gelangen in Pacific Grove lange nicht so gut wie an der atlantischen Küste. Eine genaue Untersuchung des Seewassers an den beiden Küsten ergab einen Unterschied im Gehalte an Hydroxylionen, und zwar erwies sich das Seewasser im Atlantischen Ozean als alkalischer. Ein Zusatz von NaOH ergab sofort eine Verbesserung der Versuchsergebnisse. Es war dabei auch auffallend, daß der erforderliche Betrag von Hydroxylionen von der Individualität der Weibchen abhängig ist. Daraus konnte der Schluß gezogen werden, „daß die rein osmotische Methode der Entwicklungserregung in Wirklichkeit eine Funktion von wenigstens zwei Variablen war, nämlich der Erhöhung des osmotischen Druckes und der Konzentration der Hydroxylionen“.

Daß diese Ansicht berechtigt war, ging auch aus einer anderen Versuchserie hervor. Es wurde nämlich eine neutrale Mischung von 100 ccm NaCl, 2 ccm KCl, 1,5 ccm CaCl<sub>2</sub> und 11,6 ccm MgCl<sub>2</sub> — alle Lösungen halb molekular — zu den Versuchen verwendet. Diese Lösung, welche als VAN'T HOFFSche Lösung bezeichnet wird, entspricht — mit geringer Modifikation — der Zusammensetzung des Seewassers und ist vollkommen neutral. Die Versuche, die künstliche Parthenogenese in den mit dieser Lösung behandelten Eiern hervorzurufen, mißlingen sämtlich trotz aller Erhöhung der Konzentration der Lösung. Wurde dagegen die Konzentration der Hydroxylionen in der VAN'T HOFFSchen Lösung durch Zusatz eines Quantum von  $\frac{1}{10}$  nNaOH erhöht, so verhielten sich die Eier vollkommen wie die durch hypertonisches Seewasser zur künstlichen Parthenogenese angeregten: eine ganze Anzahl von Eiern entwickelte sich bis zum Pluteusstadium.

Es steht demnach fest, „daß die osmotische Methode der Entwicklungserregung eine Kombination von zwei Agentien ist: nämlich der hypertonischen Lösung und dem Alkali“.

Da nun bewiesen worden ist, daß eine hypertonische Lösung durch Wasserentziehung wirkt, so drängt sich die Frage auf, wieso denn die Wasserentziehung die inneren Vorgänge im Ei zu beeinflussen vermag, daß daraus der Entwicklungsprozeß resultiert. Mit großem Scharfsinn hat LOEB die Analyse der hier zulässigen Möglichkeiten durchgeführt: der Prozeß kann entweder physikalisch oder

1) Die weitere Entwicklung kann nach LOEB in einer hypertonischen Lösung aus Rücksicht auf die Schädigung der Eier nicht verlaufen.

chemisch sein. Entweder handelt es sich hier um solche Prozesse, wie z. B. die Aenderung der Viskosität u. dgl., oder aber um Aenderung gewisser chemischer Reaktionen. Diese Alternative muß zuerst entschieden werden. LOEB hat zu diesem Behuf folgende Beobachtung ausgenützt: werden die Eier in hypertonsicher Lösung zu lange belassen und nicht rechtzeitig in normales Seewasser übertragen, so zerfallen sie vollständig. Die hier reproduzierten, dem Buche von LOEB (149) entnommenen Abbildungen (Fig. 241—245) veranschaulichen diesen Prozeß, den wir Cytolyse nennen. Nun

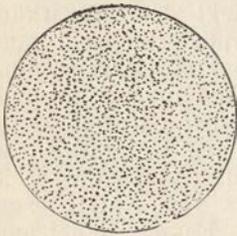


Fig. 241.

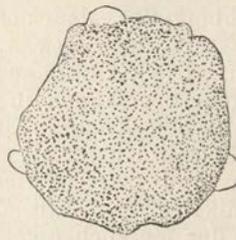


Fig. 242.

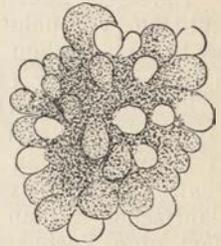


Fig. 243.

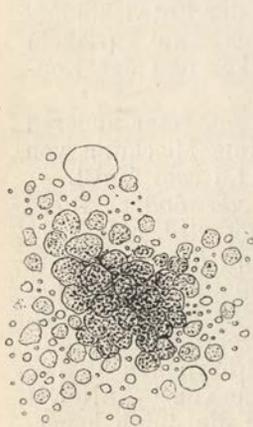


Fig. 244.

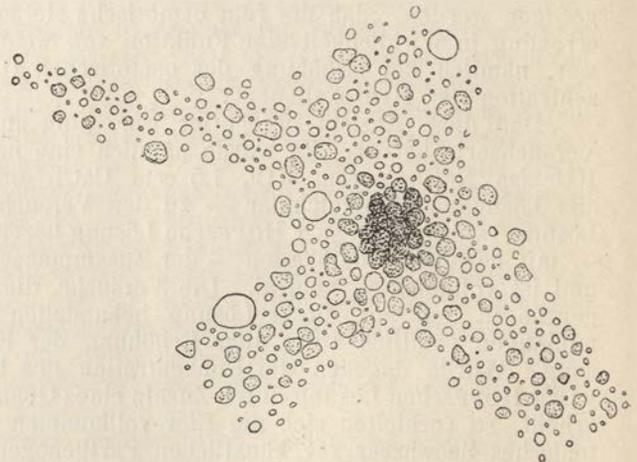


Fig. 245.

Fig. 241—245. Typische Degeneration eines *Strongylocentrotus*-Eies, das längere Zeit mit sauerstoffhaltiger hypertonsicher Lösung behandelt wurde. Nach J. LOEB (149).

hat LOEB die äußerst wichtige Tatsache festgestellt, daß dieser Prozeß durch die hypertonsiche Lösung nur in Anwesenheit des Sauerstoffes hervorgerufen werden kann. Wenn einer solchen Lösung KCN zugesetzt wird, welches bekanntlich die Oxydationsvorgänge hemmt, wenn durch die Lösung Wasserstoff durchgeleitet wird, so unterbleibt die Cytolyse der Eier. Daraus ist ersichtlich, daß die hypertonsiche Lösung auch toxisch wirken kann, daß jedoch diese toxische Wirkung nur in Anwesenheit von Sauerstoff stattfindet. Ist der Oxydationsvorgang gehemmt, so wird die toxische Wirkung aufgehoben.

Nun erhebt sich die Frage, ob die Oxydationsvorgänge, welche bei der toxischen Wirkung der hypertonischen Lösungen eine so wichtige Rolle spielen, nicht auch bei der entwicklungsregenden Tätigkeit der hypertonischen Lösungen wirksam sind. Die Versuchsergebnisse bestätigen diese Vermutung. Es wurde nämlich von LOEB bei Seeigeln festgestellt, daß, wenn man den Sauerstoff gründlich vertreibt oder durch Zusatz von KCN die Oxydation aufhebt, die hypertonischen Lösungen bezüglich der Entwicklungsregung auch wirkungslos bleiben. Die Eier können in einer solchen sauerstofffreien, resp. KCN-haltigen hypertonischen Lösung auch länger als gewöhnlich verbleiben und werden dadurch zur Entwicklung nicht angeregt.

Aus diesen Versuchsergebnissen und Erwägungen geht hervor, daß die Veränderungen, welche durch Wasserentziehung mittels hypertonischer Lösungen ausgelöst werden, von chemischer Art sind, und zwar daß sie in der Modifikation der im Ei sich abspielenden Oxydationsvorgänge bestehen.

Eine tiefere Einsicht in das Wesen der entwicklungsregenden Momente hat man jedoch erst durch die LOEBsche neue verbesserte Methode der künstlichen Parthenogenese gewonnen. Aufmerksame Beobachtung des morphologischen Verlaufes der künstlichen Parthenogenese zeigte nämlich, daß nicht nur wirklich weitgehende Analogien, sondern auch gewichtige Differenzen zwischen der durch Spermatozoen hervorgerufenen Entwicklung und der Entwicklung des zur künstlichen Parthenogenese angeregten Eies bestehen. Diese Untersuchungen wurden von vielen Autoren bei verschiedenen Tierformen ausgeführt. Ohne auf die morphologischen Details einzugehen, müssen wir uns doch mit den wichtigsten Ergebnissen dieser Forschungen vertraut machen. Einerseits haben die Resultate der morphologischen Studien der künstlichen Parthenogenese den Ausgangspunkt für die weiteren und eben für die wichtigsten physiologischen Forschungen gegeben, andererseits hat diese Forschungsrichtung ebenfalls große Bedeutung für die Beurteilung der oben besprochenen Hypothese von BOVERI, welcher durch morphologische Untersuchungen das Problem der Entwicklungserregung zu entscheiden suchte.

Die Beobachtungen über den morphologischen Verlauf der künstlich parthenogenetisch hervorgerufenen Entwicklung wurden zum Teil von LOEB selbst und außerdem cytologisch von WILSON (212a), WASILIEFF (211), KONOPACKI (91), PETRUNKEWITSCH (185), DRIESCH (47), HINDLE (85) bei Echiniden, von KOSTANECKI (96—99, 101, 102) bei der Molluske *Mactra*, ferner auch bei Würmern, und zwar von SCOTT (198) bei *Amphitrite*, von TREADWELL (206), bei *Podarke obscura*, von LEFÈVRE (110) bei *Thalassema mellita* von KOSTANECKI (100) bei *Aricia* usw. durchgeführt. Da für die Physiologie die wichtigsten Untersuchungen an Echinideneiern vorgenommen wurden, wollen wir uns hier auf die Resultate von WILSON (212a) und PETRUNKEWITSCH (185) beschränken. Diese Untersuchungsergebnisse lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen:

Die erste wahrnehmbare Veränderung in den zur künstlichen Parthenogenese angeregten Echinideneiern ist das Auftreten einer undeutlichen Strahlung, welche auf den Eikern zentriert ist. Bald darauf nimmt der Kern an Volumen zu, und es tritt im Innern desselben während dieser Volumenvergrößerung ein deutlicher großer Nucleus auf. Gleichzeitig erscheinen im Protoplasma des Eies zahlreiche

Strahlungssysteme (Cytastern von MORGAN); in solchen Fällen ist die primäre Strahlung weniger deutlich ausgeprägt. Darauf folgt eine Reduktion der Strahlungen, und man kann jetzt auch das Verschwinden der Kernmembran wahrnehmen. Nach der Auflösung der Kernmembran kommen wieder die Strahlen zum Vorschein, es bildet sich eine karyokinetische Figur, und von prinzipieller Wichtigkeit ist der Umstand, daß nicht nur die Kernstrahlungen, sondern auch die Cytastern hier als Teilungsapparat fungieren können. Das Zentrosom muß also nicht aus dem in der Eizelle persistierenden Zentrosom herkommen, sondern kann völlig neu entstehen. Kommt es zur Bildung von mehreren Zentrosomen im Ei, so resultiert daraus eine mehrpolige karyokinetische Figur. Die Chromosomen hingegen können ihre Entstehung entweder dem chromatischen Kernretikulum, oder dem Nucleolus des Eikernes verdanken.

Wir sehen aus dieser Beschreibung, daß bereits in den ersten Entwicklungsstadien der künstlichen Parthenogenese sehr deutliche Unterschiede zwischen dieser und der durch Befruchtung hervorgerufenen Entwicklung hervortreten. Wir haben aus der Beschreibung des normalen Befruchtungsprozesses gesehen, daß dort der Teilungsapparat vom Spermatozoon herkommt und nach Angabe der Autoren sich immer durch Zweiteilung vermehrt, um von einer Generation auf die nächste überzugehen. Diese Tatsache hat BOVERI seiner Hypothese über das entwicklungs-erregende Moment zugrunde gelegt. Jetzt ist durch die WILSONSche Entdeckung dieser Anschauung eigentlich der Boden entzogen. PETRUNKEWITSCH (185) wollte noch die frühere BOVERISCHE Hypothese aufrecht erhalten und suchte auf Grund seiner Präparate nachzuweisen, daß die als Teilungsapparat dienenden Zentrosomen nie neu im Protoplasma entstehen, sondern der Aktivierung des Eizentrosomas ihre Genese verdanken. Jedoch durch die spätere Arbeit WILSONS und besonders die seines Schülers YATSU (217) wurde nachgewiesen, daß die Zentrosomen sogar in kernlosen Eifragmenten künstlich hervorgerufen werden können, ja sogar dann, wenn die Fragmentation des Eies (*Cerebratulus*) während der Reifungsteilungen vorgenommen wurde, also zu der Zeit, wo die Eizentrosomen an der Bildung der karyokinetischen Figur der Reifungsmitose unter der Oberfläche des Eies beteiligt sind. Dadurch ist also ein wirklich positiver Beweis erbracht, daß die im Eifragment erscheinenden Zentrosomen de novo entstanden sind, und daß ein solches de novo entstandenes Gebilde in der Tat ein bei gewöhnlicher Befruchtung mit dem Samenfaden in das Ei eingeführtes Zentrosom ersetzen kann.

Jedoch in dem oben beschriebenen Verlauf der künstlich parthenogenetischen Entwicklung war eine Tatsache als Unterschied von der durch Befruchtung hervorgerufenen Entwicklung auffallend; BOVERI (25) hat auch darauf hingewiesen: „Ein sehr wichtiger Unterschied — sagt dieser Forscher — liegt vor allem darin, daß an dem eingedrungenen Spermatozoon nur eine einzige Sphäre auftritt, wogegen unter der Einwirkung der LOEBSCHEN Agenzien nach Feststellungen von MORGAN und WILSON eine ganz variable und oft sehr beträchtliche Anzahl entsteht.“ Mit Recht hebt BOVERI noch hervor, daß die ganz normale Zellteilung, mithin auch die normale Entwicklung nur dann eintreten kann, wenn in einer sich zur Teilung anschickenden Zelle nicht mehr als zwei Zentren vorhanden sind.

Es ist also zu erwarten, daß die Furchung in den zur künstlichen Parthenogenese angeregten Eiern nicht normal verlaufen wird.

Das ist auch wirklich der Fall. PETRUNKEWITSCH (185) hat in seiner Arbeit über künstliche Parthenogenese bei *Strongylocentrotus* sehr gut diese Abweichungen von dem normalen, uns bereits bekannten Furchungstypus charakterisiert. Diese Unterschiede bestehen nämlich darin, daß bei der parthenogenetischen Furchung 1) die Teilung der Kerne in den einzelnen Blastomeren nicht gleichzeitig erfolgt, 2) daß die Kernteilung ohne Zellteilung stattfindet und daß später simultan die Teilung in mehreren Blastomeren eintritt, 3) daß die aus der Eifurchung resultierenden Zellen ungleich groß sind.

Außerdem konnten noch andere Differenzen sogar bei der Beobachtung lebenden Materials festgestellt werden. Wir haben bei der Beschreibung der durch Befruchtung hervorgerufenen Entwicklung gehört, daß die erste fast momentan erfolgende Wirkung des Spermatozoons darin besteht, daß sich das Ei mit einer Membran, der sogenannten Befruchtungsmembran umgibt, vorausgesetzt, daß das Ei vor der Befruchtung nicht lange im Seewasser liegen geblieben war (O. u. R. HERTWIG). Dieser Prozeß der Membranbildung trat nie bei der künstlichen Parthenogenese ein, welche durch die Wirkung hypertotonischer Lösungen veranlaßt wurde. — LOEB machte ferner bei der Beobachtung der Kulturen die Wahrnehmung, daß die aus den befruchteten Eiern hervorgegangenen Larven gewöhnlich an der Oberfläche des Wassers schwimmen, daß sich dagegen parthenogenetische Larven oft nicht vom Boden erheben können. Endlich hängt bei der osmotischen Methode sehr viel von der Individualität des Weibchens ab. Es kommt sehr oft vor, daß man aus einer ganzen Kultur überhaupt gar keine Larven bekommt, während die Eier eines anderen Weibchens zum großen Teil zur Entwicklung gelangen. Auf verschiedenen Entwicklungsstadien sterben auch oft die Keime ab, oft stirbt eine große Anzahl vor Erreichung des Blastulastadiums ab.

Die Unterschiede zwischen dem Verlauf der Entwicklung der befruchteten und der zur künstlichen Parthenogenese durch osmotische Methode angeregten Eier bestehen also in 1) dem wesentlich anderen Verhalten der parthenogenetischen Eier vor der ersten Furchung (Mangel an Befruchtungsmembran, mehrere Zentren), 2) in dem anderen Verlauf der Furchung (ungleichzeitige Kernteilungen, Kernteilung ohne Zellteilung mit nachträglicher simultaner Plasmafurchung, unregelmäßige Zellgröße), 3) in dem anderen Verhalten der schwimmenden Larven (Unmöglichkeit, sich zur Oberfläche der einschließenden Lösung zu erheben, große Sterblichkeit der Larven).

### β) LOEB'S Methode der Hervorrufung künstlicher Parthenogenese bei Echiniden mit künstlicher Erzeugung der Befruchtungsmembran.

Um ganz richtige Schlüsse aus der künstlichen Parthenogenese auf das Wesen der Befruchtung ziehen zu können, müßte man vor allem dafür sorgen, daß bei der künstlich hervorgerufenen Entwicklung die Vorgänge der natürlichen Entwicklung möglichst genau imitiert werden. Da es ja auch ganz wahrscheinlich ist, daß der Prozeß der Befruchtung recht kompliziert ist, daß er aus mehreren Akten besteht und daß man bei der künstlich hervorgerufenen Entwicklung nicht ganz treu dem Entwicklungsverlauf der aus Befruchtung stammenden Eier folgt, so drängt sich gleich die Vermutung auf, daß

irgendein Glied aus dem komplizierten Faktorenkomplex hier einfach übersehen wurde.

J. LOEB hat seine ganze Energie darauf gerichtet, ein Verfahren zu finden, welches eine ganz exakte Nachahmung der natürlichen Entwicklung gestatten würde. Im Jahre 1905 gelang es ihm (135, 139 o. p, q) wirklich, eine solche Methode zu entdecken, welche alle Uebelstände beseitigt und eine vollständige Nachahmung der durch Befruchtung gewonnenen Entwicklung bildet, und zwar wurde er auf dieselbe durch folgende Beobachtungen geleitet. Wenn man die Eier bei etwa 16° C für 1—3 Minuten in eine Mischung von 50 ccm Seewasser + 2,8 ccm einer einbasischen  $\frac{n}{10}$  Fettsäure (Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure, Valeriansäure usw.) bringt und sodann mit so wenig saurem Wasser wie möglich in etwa 200 ccm normales Seewasser überträgt, so bilden hier die Eier die Befruchtungsmembran, vorausgesetzt, daß sie nicht zu lange und nicht zu kurz in dem angesäuerten Seewasser geblieben waren. Auch die Kohlensäure, resp. das mit Kohlensäure gesättigte Seewasser wirkt ganz ähnlich wie die Fettsäuren. Dieser der Membranbildung zugrunde liegende Vorgang ist der primäre entwicklungsregende Akt. Schon bei der Beobachtung in vivo, können die Veränderungen im Kern festgestellt werden, die Untersuchungen von HERBST (72, 73) haben auch auf cytologischem Wege den Anfang der Parthenogenese nachgewiesen. Ist die Temperatur sehr niedrig (2—5°), so entwickeln sich die Eier und können eventuell bis schwimmende Larven ausbilden. Das Blastulastadium überschreiten sie aber nicht. Bei höherer Temperatur (15—18°) bilden sich nur die Astrosphären, oder es teilt sich der Kern, aber die Entwicklung erreicht nicht einmal die ersten Furchungsstadien. In dem Falle aber, wo die Furchung stattgefunden hatte, verlief sie vollkommen normal, wie nach der Befruchtung. Es muß also ein Grund vorhanden sein, warum die so begonnene Entwicklung nie zu weiteren Entwicklungsstadien führt. LOEB beantwortet diese Frage dahin, „daß in diesen Eiern, bei denen man die künstliche Membranbildung hervorgerufen hat, zwar die Entwicklung eintritt, daß aber bald auch ein Zerfallsprozeß beginnt, der der Entwicklung des Eies ein Ende bereitet“. Es ist also für uns von Wichtigkeit, diesen Prozeß des Zerfalls kennen zu lernen. Die Untersuchung ergab, daß wir es in diesem Fall mit Cytolyse zu tun haben. Sehr charakteristisch ist es, daß das Ei in kleine Kügelchen aufgelöst wird, daß durch diesen Prozeß zuerst die oberflächlichen Schichten angegriffen werden und daß dieser destruktive Vorgang allmählich tiefer fortschreitet. Wir werden weiter unten die Argumente anführen, welche beweisen, daß der Membranbildung und der Cytolyse die nämlichen Prozesse zugrunde liegen. Wenn man diese Tatsache berücksichtigt, so leuchtet es ohne weiteres ein, warum die Anregung durch membranbildende Substanzen keine weiter-schreitende Entwicklung veranlassen kann. Der Grund dazu liegt darin, daß das die Membranbildung veranlassende Agens zwar dazu ausreicht, um das Ei zur Entwicklung anzuregen, daß es jedoch das Ei in einem pathologischen Zustande zurückläßt. Der Experimentierkunst LOEBs gelang es, die Eier aus diesem pathologischen Zustand zu befreien, und zwar verwendete er hierbei folgende Methoden:

1) Die Eier, bei denen man künstlich die Membranbildung hervorgerufen hatte, wurden entwicklungshemmenden Bedingungen ausgesetzt,

und zwar indem man durch die Kulturgläser Wasserstoff durchleitete oder die Eier in KCN-haltiges Seewasser übertrug (die optimale Expositionsdauer beträgt 2 Stunden, die Lösung: 50 ccm Seewasser + 2 ccm  $\frac{1}{20}$ -proz. KCN). In beiden Fällen wirkt also der Sauerstoffmangel. Wie die Erholung des geschädigten Eies in dem sauerstofffreien Medium stattfindet, läßt sich schwer positiv entscheiden. LOEB stellt hier die Hypothese auf: Wenn wir annehmen, daß die dem Leben des Eies drohende Cytolyse durch gewisse cytolytische Körper veranlaßt wird, „so können wir weiter annehmen, daß das Ei sich dieser Stoffe durch die Hydrolysen entledigt. Sind diese Stoffe zerstört, so kann nunmehr das Ei ungestraft sich entwickeln.“

2) Bedeutend leichter läßt sich jedoch der geschädigte Zustand, in welchem sich das Ei befindet, auf eine andere Weise beseitigen. Diese Methode beruht nämlich darauf, daß man die zur Membranbildung künstlich angeregten Eier in die hypertonsche Lösung überträgt und ihrer Wirkung eine Zeitlang aussetzt. Nun drängt sich die Frage auf, worin eigentlich die Wirkung der hypertonschen Lösungen besteht, durch welche der geschädigte Zustand derselben beseitigt wird. Daß man es hier mit einer rein chemischen Reaktion und nicht etwa allein mit einer rein physikalischen Erscheinung zu tun hat, geht schon daraus hervor, daß die Geschwindigkeit der Reaktion dem Gesetz VAN'T HOFFS und ARRHENIUS' entspricht. Bekanntlich haben diese Forscher festgestellt, daß die Geschwindigkeit des Reaktionsverlaufes bei einer Temperaturerhöhung eine andere bei chemischen Reaktionen als bei rein physikalischen Erscheinungen ist, daß nämlich der Temperaturkoeffizient für chemische Reaktionen ca. 2—3 für je  $10^{\circ}$  C beträgt, dagegen physikalische Vorgänge überhaupt einen niedrigeren Temperaturkoeffizienten aufweisen. LOEB hat durch seine Versuche nachgewiesen, daß die Expositionsdauer für die hypertonsche Lösung kürzer sein kann, um den gleichen Effekt zu erreichen, wenn die Lösung bei einer höheren Temperatur ihren Einfluß ausübt. Der Temperaturkoeffizient beträgt hier nämlich 3—5 auf je  $10^{\circ}$  C — es leuchtet also ein, daß wir es in diesem Fall nicht mit einer physikalischen Erscheinung, sondern mit einer chemischen Reaktion zu tun haben. Die Natur derselben ist auf Grund weiterer Untersuchungen LOEBs ebenfalls aufgeklärt; in einer ganzen Reihe planvoll angestellter Experimente hat dieser Forscher (139x) nachgewiesen, daß die hypertonsche Lösung sich nur in Anwesenheit des Sauerstoffes wirksam erweist, mit anderen Worten, daß nur durch sauerstoffhaltige Lösungen das Echinidenei von dem schädigenden Zustand, in welchen es durch den Prozeß der Membranbildung geraten ist, befreit werden kann. Dadurch ist also ein weiterer Beweis geliefert, daß die chemische Reaktion, welche durch die Wirkung hypertonscher Lösungen in den Eiern herbeigeführt worden ist, im Zusammenhang mit Oxydationsvorgängen steht. Wenn die Oxydationsvorgänge durch Zusatz von KCN zu den hypertonschen Lösungen verhindert werden, oder wenn man den Sauerstoff aus der Lösung vertreibt, indem man Wasserstoff durchleitet, so bleibt die Wirkung derselben auf den Zustand der Eier aus, und diese fallen bald der Cytolyse anheim. Enthält dagegen die Lösung Sauerstoff, so verläuft die Entwicklung vollkommen normal und unterscheidet sich nicht von der durch Befruchtung hervorgerufenen. Die Befruchtungsmembran wird gebildet, die Furchung verläuft nach dem gewöhnlichen, oben (vgl. S. 807) beschriebenen Typus, die Larven schwimmen unter der

Oberfläche der Flüssigkeit. Besondere Beachtung verdient aber auch die von LOEB beobachtete Tatsache, daß ein sehr hoher Prozentsatz (oft 100 Proz.) der Eier sich zu normalen Plutei entwickelt.

Fassen wir jetzt kurz die Ergebnisse der Forschungen über die neue Methode der künstlichen Parthenogenese zusammen, so stellt sich das Hauptresultat folgendermaßen dar:

Die künstliche Membranbildung genügt, um die Entwicklung in Gang zu setzen. Aber der Membranbildungsprozeß läßt das Ei in einem geschädigten oder abnormen Zustand zurück. Wenn es sich nun in diesem Zustand zu entwickeln beginnt, so geht es rasch an Cytolyse zugrunde. Es gibt zwei Verfahren, um das Ei von dieser schädlichen Nebenwirkung zu befreien: erstens, indem man es auf zwei bis drei Stunden in eine Lösung bringt, in welcher die Oxydationsvorgänge gehemmt sind (durch Zusatz von KCN oder Vertreibung des Sauerstoffes), in diesem Falle zerstört das Ei selbst die schädlichen Substanzen; zweitens, indem man das Ei der Wirkung von hypertonen, sauerstoffhaltigen Lösung auf einige Zeit aussetzt. Die Wirkung der hypertonen Lösung besteht im letzteren Fall darin, daß sie den Ablauf der Oxydationsvorgänge, welche durch die membranbildenden Substanzen in Gang gesetzt wurden, gewissermaßen rektifiziert, und durch diese Modifikation den normalen Gang der Entwicklungsvorgänge bedingt.

Das Verfahren bei der neuen kombinierten Methode der künstlichen Parthenogenese schildert LOEB folgendermaßen: „Die Eier werden zuerst mit einer Säure behandelt, welche Membranbildung verursacht. Zu diesem Zweck werden 3 ccm einer  $\frac{1}{10}$  Lösung einer Fettsäure, z. B. Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure oder Valeriansäure usw., zu 50 ccm Seewasser zugesetzt. Die Eier bleiben in dieser Lösung  $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  Minuten. Wenn sie in normales Seewasser zurückgebracht werden, bilden sie eine Membran, welche sich durch nichts von der Befruchtungsmembran unterscheidet. Die Eier bleiben dann 5—10 Minuten in normalem Seewasser und werden dann in eine Mischung von 100 ccm Seewasser + 15 ccm  $2\frac{1}{2}$  n NaCl-Lösung gelegt, worin sie 20—50 Minuten bleiben. Da die genaue Zeit, wann sie aus diesem hypertonen Seewasser herausgenommen werden sollen, nicht im voraus bestimmt werden kann und auch nicht allein von der Temperatur abhängig ist, ist es nötig, von Zeit zu Zeit, in 3—5 Minuten Portionen der Eier in normales Seewasser zurückzubringen. Wenn sie nur einige Minuten zu lange in dem hypertonen Seewasser gelassen werden, so kann die Entwicklung abnorm sein“<sup>1)</sup>.

1) Die hier nach J. LOEB angegebene Methode wurde von diesem Autor für das Material in Kalifornien ausgearbeitet. In Europa ergibt diese Methode nie so günstige Resultate in bezug auf den Prozentsatz der sich gut entwickelnden Keime. Ich habe sie in Triest und Neapel versucht. Warum gelingt sie nicht so gut wie in Kalifornien? Das muß entweder an dem Material oder an gewissen Abweichungen in der Konstitution des Seewassers liegen. Selbstverständlich gibt es oft sehr beträchtliche individuelle Unterschiede zwischen dem hiesigen und dem amerikanischen Material. Aber LOEB macht in seinem letzten Buche (149) noch auf eine weitere Wahrnehmung aufmerksam, daß die Resultate schlechter werden, wenn die Seeigel vorher an Sauerstoffmangel gelitten haben, oder wenn die Eier einige Zeitlang im Seewasser bei höherer Temperatur gelegen haben. Für seine Versuche nimmt er Tiere direkt von den Felsen an der Küste.

Die zweite Möglichkeit, auf die mich Prof. LOEB persönlich aufmerksam

γ) Methoden der Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese bei Echiniden von DELAGE, SHEARER und LLOYD.

Neben den Methoden von DELAGE, welche in innigem Zusammenhang mit dem von LOEB angegebenen Verfahren stehen, verdient noch die Methode von DELAGE Beachtung, welche in neuerer Zeit von diesem Forscher veröffentlicht worden ist. Mit dieser Methode ist es nämlich DELAGE (42) gelungen, sehr weit vorgerückte Entwicklungsstadien zu gewinnen. Sein neues Verfahren war folgendes: Auf je 50 ccm einer Stammlösung, deren Zusammensetzung wir bald besprechen werden, wurden 28 Tropfen  $\frac{n}{10}$  Tanninsäure zugesetzt und in dieser Lösung die Eier 5 bis 6 Minuten belassen. Sodann wurden der Lösung (auf 50 ccm) 30 Tropfen  $\frac{n}{10}$  Ammoniaklösung hinzugefügt, wovon 28 dazu dienen, die Tanninsäure zu neutralisieren, so daß in der Lösung 2 Tropfen Ammoniak verbleiben und die Alkaleszenz der Lösung entsprechend erhöhen. In dieser Lösung blieben die Eier 1 Stunde lang liegen. Die Stammlösung selbst bestand in einer Serie von Experimenten aus Salzen, wie NaCl, KCl, also aus im Seewasser enthaltenen Salzen, und DELAGE verwendete sie in gewissen Versuchen in verschiedenen Gemischen, z. B. NaCl + Mg Br<sub>2</sub>. Außer diesen Salzen benutzte er in anderen Experimentenserien Stoffe, welche im Seewasser nicht vorkommen, wie Zuckerlösungen und Gemische von Zucker und verschiedenen Salzen, wie Zucker + NaCl, Zucker + KCl, Zucker + MgCl<sub>2</sub>, Zucker + CaCl<sub>2</sub>, Zucker + Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, Zucker + MgBr<sub>2</sub>, Zucker + Na<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>. Außer diesen Gemischen wurden als Stammlösungen auch noch in ihrer Zusammensetzung geänderte Flüssigkeiten wie Seewasser und Zuckerlösungen benützt. Besondere Beachtung verdient dabei selbstverständlich die Konzentration dieser Substanzen. DELAGE gibt an, daß die Lösungen, welche mit Zusatz von Tanninsäure und Ammoniak als Mittel zur Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese gedient haben, nicht nur hypotonisch, sondern iso- und hypertonisch sein können.

DELAGE (42) hat mit dieser Methode und ihren Modifikationen wichtige Resultate bekommen, da es ihm gelang die Entwicklung der Echiniden bis über die Metamorphose zu führen. Er hat bei diesem Ver-

---

machte, ist die, daß das Seewasser an europäischen und an amerikanischen Küsten einen verschiedenen Gehalt an Hydroxylionen aufweisen kann, ein Unterschied, den man selbstverständlich durch Zusatz von alkalischen oder sauren Substanzen ausgleichen kann. Ich verweise hier auf diese möglichen Fehlerquellen, die bei künftigen Untersuchungen in Europa berücksichtigt werden können.

Ich möchte hier nur noch hervorheben, daß die in Europa mißlungenen Versuche der Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese den Wert, die Tragweite und Beweiskraft der mit so glänzendem Erfolg durchgeführten Experimente LOEBs gar nicht beeinträchtigen. Durch vielleicht unbedeutende Modifikation dieser Methode wird man wahrscheinlich mit ihr auch in Europa die gleichen Resultate erzielen. Wenn dagegen die Ursache vielleicht in der individuellen Beschaffenheit des Materials liegt, so bleiben doch die an dem dortigen Material gewonnene Resultate nicht weniger beweiskräftig.

Es ist auch weiter zu beachten, daß, wenn auch die Dottermembran sich auf der Eioberfläche nach der Behandlung der Eier mit Fettsäuren nicht abgehoben hat, die Natur des Eies derart geändert ist, daß durch Einwirkung hyperthionischer Lösung sich die Anregung zur künstlichen Parthenogenese bewerkstelligen läßt.

fahren sechs metamorphosierte Exemplare von *Strongylocentrotus lividus* bekommen, von denen zwei beträchtliche Dimensionen erreichten und rudimentäre Gonaden ausgebildet haben (DELAGE, 43).

Auf die nähere Besprechung der Methode von DELAGE werde ich noch weiter unten eingehen. Hier möchte ich nur bemerken, daß sie ebenfalls nicht absolut zuverlässig ist. Ich habe sie in Neapel verwendet, selten ist es mir aber gelungen, weiter vorgerückte Stadien zu gewinnen; gewöhnlich entwickelten sich die *Sphaerechinus*-Keime nur bis zum Blastulastadium. Es ist leicht möglich, daß das bereits über das LOEBSCHE Verfahren Gesagte auch hier zutrifft, daß also die Qualität des Materials und des Seewassers den Ausschlag gibt, daß man also für verschiedene Verhältnisse gewisse Modifikationen einzuführen hätte.

SHEARER und LLOYD (199) haben in ihrer soeben erschienenen Arbeit über eine große Anzahl von Experimenten über künstliche Parthenogenese von *Echinus esculentus* berichtet die in der englischen zoologischen Station in Plymouth ausgeführt wurden. Sie arbeiteten zum Teil mit der oben beschriebenen Methode von DELAGE und erhielten verhältnismäßig günstige Resultate. Die größte Zahl der am weitesten vorgerückten Stadien, in denen die parthenogenetisch zur Entwicklung angeregten Tiere ihre Metamorphose durchgemacht haben, wurde bei Anwendung der LOEBSCHE Methode erzielt. Fig. 246 zeigt einen parthenogenetischen Pluteus, in Fig. 247 und 248 sind zwei Tiere nach bereits zurückgelegter Metamorphose in weit vorgerücktem Entwicklungsstadium dargestellt. Die künstliche Parthenogenese aller hier abgebildeten Tiere wurde mit der LOEBSCHE Methode erreicht, die Tiere wurden aber vom Pluteusstadium an mit Diatomeenkulturen nach der von ALLEN und NELSON (1) angegebenen Methode gefüttert.

Sehr interessant ist die Tatsache, daß die durch Parthenogenese entstandenen Larven sich in ihrer Organisation von den spermatisch erzeugten unterscheiden. Die Länge der Arme, das Wachstumstempo, die Dislokation des Pigmentes wie auch die Differenzen in der Durchsichtigkeit des Protoplasmas lassen nach den Angaben von SHEARER und LLOYD den Unterschied zwischen den parthenogenetischen und den durch Befruchtung erzeugten Tieren auf den ersten Blick erkennen. In dieser Beziehung weichen die Angaben dieser Autoren von denjenigen von DELAGE ab. Sowohl bei Anwendung der Methode von J. LOEB wie auch derjenigen von DELAGE war in den Kulturen von SHEARER und LLOYD die Mortalität der parthenogenetischen Keime ziemlich groß, so daß nur ein kleiner Prozentsatz spätere Stadien erreichte. Aus diesem Grunde stellten die Autoren auch Versuche an, in denen die beiden Methoden kombiniert wurden; sie suchten durch Behandlung mit Fettsäuren (Buttersäure) die Dottermembran an den Eiern hervorzurufen und behandelten sodann die Keime mit der Flüssigkeit von DELAGE<sup>1)</sup>.

1) Das Verfahren war hier also folgendes: 1) Die Eier wurden 1,5 Minuten mit 3 ccm  $\frac{n}{10}$  Buttersäure behandelt, 2) in gewöhnlichem Seewasser gut ausgewaschen, 3) sodann übertragen in: 10 ccm Seewasser + 40 ccm 1,13 m Zuckermilch + 1,4 ccm  $\frac{m}{60}$  Tanninsäure. Hier wurden die Eier 6 Minuten liegen gelassen, und bald darauf wurde dieser Flüssigkeit 1,5 ccm  $\frac{10}{n}$  Ammoniak hinzugesetzt. In so veränderter Flüssigkeit blieben die Eier 1 Stunde lang, sodann wurden sie ausgewaschen und in normales Seewasser übertragen.

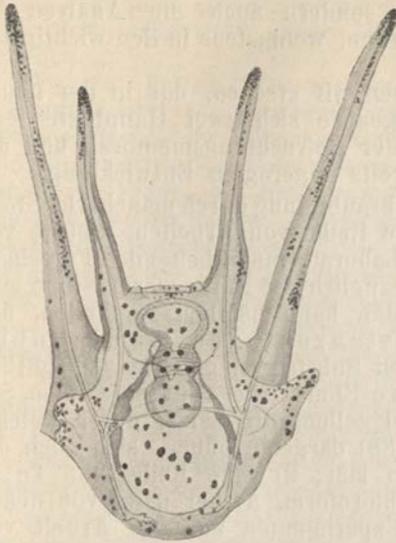


Fig. 246.

Fig. 246. Pluteus von *Echinus esculentus*, erhalten auf dem Wege der künstlichen Parthenogenese. Methode von J. LOEB. Nach SHEARER und LLOYD (199).

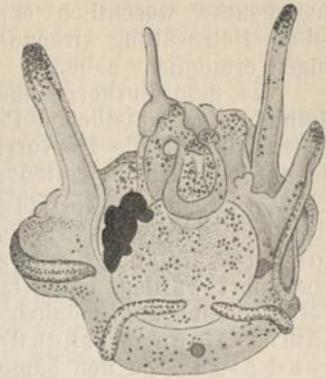


Fig. 247.

Fig. 247 — 248. Parthenogenetisch erzeugte (Methode von J. LOEB) *Echinus esculentus* nach der Metamorphose. Nach SHEARER und LLOYD (199).

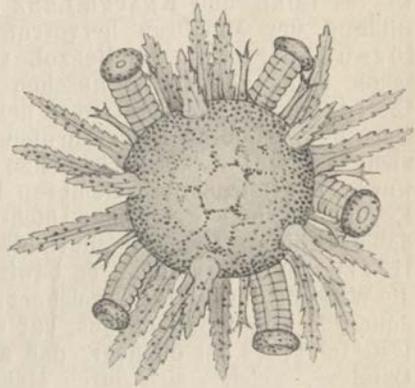


Fig. 248.

Bei Anwendung dieser Methode ließ sich ein bedeutend größerer Prozentsatz der sich entwickelnden Eier erzielen.

Viel ungünstiger waren die Erfolge, wo es sich darum handelte, mit der letzterwähnten Methode spätere Stadien zu erhalten, welche auch die Metamorphose überstehen; die Autoren erklären dies durch Veränderung des Entwicklungstempos. Die parthenogenetischen Kulturen entwickeln sich hier zuerst bedeutend schneller und diese Beschleunigung findet, auch in dem intensiveren Wachstum der Plutei ihren Ausdruck.

δ) Weitere Forschungen über künstliche Parthenogenese bei Echiniden und Analyse der entwicklungs-erregenden Momente vom Standpunkte dieser Forschungsergebnisse.

Die Entdeckung der Methode der künstlichen Parthenogenese durch J. LOEB, bei welcher der Befruchtungsvorgang genau imitiert wurde und sich die Dottermembran künstlich hervorrufen ließ, hat die Anregung zu zahlreichen neuen Forschungen gegeben, welche nicht nur unsere Kenntnisse auf dem Gebiete der künstlichen Par-

thenogenese wesentlich erweitert, sondern auch die Analyse der bei der Befruchtung wirkenden Faktoren, wenigstens in den wichtigsten Zügen ermöglicht haben.

Aus dem Vorhergehenden haben wir ersehen, daß in der neuen Methode der künstlichen Parthenogenese sich zwei Hauptakte feststellen lassen: die Hervorrufung der Befruchtungsmembran und die Regulierung der im ersten Akt bereits angeregten Entwicklung.

Wir haben gesehen, daß die Membranbildung durch mancherlei Stoffe veranlaßt werden kann; eine ganze Reihe von Arbeiten, welche von LOEB (149, 150) und den in seinem Laboratorium arbeitenden Forschern ausgeführt wurden, beweist, daß bezüglich der Natur dieser Stoffe eine Verallgemeinerung möglich ist. Man kann nämlich feststellen, daß hämolytisch wirkende Substanzen auch membranbildend sind. Zu den hämolytischen Substanzen gehören bekanntlich (KÖPPE): 1) gewisse spezifische Stoffe, wie Glukoside, also Saponin, Digitalin, Solanin usw. und gallensaure Salze, durch welche, wie es LOEB und KNAFFL-LENZ (88) dargetan haben, sich auch die Bildung der Membran hervorrufen läßt; 2) eine Reihe von fettlösenden Stoffen, wie Benzol, Chloroform, Aether usw., von denen schon lange vor den LOEBschen Experimenten aus der Arbeit von C. HERBST (71) bekannt war, daß sie auch imstande seien, eine Befruchtungsmembran hervorzurufen. Die Cytolyse beschränkt sich hier nicht nur auf die oberflächlichen Schichten, was, wie oben erwähnt wurde, die Befruchtungsmembran hervorrufen, sondern greift die ganze Eizelle an, und wenn man nicht genug rasch arbeitet, geht das Ei dabei bald an Cytolyse zugrunde; 3) hierher gehört auch destilliertes Wasser, denn es bewirkt die Cytolyse noch schneller, und die Wirkung dieses Mittels zeichnet sich durch eine verhältnismäßig lange dauernde Latenzperiode aus, auf welche ein rapider Ablauf der Cytolyse folgt; es ist offenbar, daß man hier dieses Anfangsstadium der Cytolyse, welches sich durch Membranbildung auszeichnet, nicht gut erfassen kann. 4) Die Wirkung der Wasserstoffionen, welche hämolytisch wirken, habe ich schon besprochen; wir wissen, daß LOEB bei seiner neuen Methode die Fettsäuren zur Hervorrufung der Membran anwendet. 5) Es ist endlich aus den Arbeiten aus dem Gebiete der Hämatologie bekannt, daß das Blutserum fremder Species stark hämolytisch wirkt.

Inbezug auf den letzterwähnten Punkt stellte J. LOEB eine ganze Reihe von Experimenten an, über die er in mehreren Mitteilungen (144, 158, 168) berichtet. Es ist ihm zuerst gelungen die Membranbildung durch das Blut der Sipunculiden und Säugetiere auszulösen. Es zeigte sich also dabei, daß nicht nur die Spermatozoen, sondern das Blut und auch die Gewebeextrakte Stoffe enthalten, welche die Membranbildung hervorrufen. Wie ich bereits in dem methodischen Teil hervorgehoben habe, waren die Eier sehr vieler Weibchen (90 Proz.) gegen Ochsenserum unempfindlich, d. i. sie ließen sich zur Membranbildung durch Behandlung mit diesem Stoff nicht anregen. LOEB (153) hat jedoch festgestellt, daß man die Wirksamkeit des Blutserums erheblich steigern kann, wenn man demselben etwas  $\text{SrCl}_2$  zusetzt, oder noch besser, wenn man die Eier mit einer Lösung dieses Salzes <sup>1)</sup>

1) Das Verfahren der Empfindlichkeitserhöhung der Seeigeleier gegen artfremdes Serum besteht also darin, daß man erst die Eier in einer mit Seewasser is-

einige Minuten vorbehandelt. Nach diesem Sensitivierungsprozeß werden die Eier für andere Körpersäfte und Gewebeextrakte empfindlich.

Es war ferner sehr wichtig, zu erforschern, ob die Eier von Echiniden sich so weit sensitivieren lassen, daß Blutserum oder Gewebeextrakte der eigenen Art imstande wären, sie zur Membranbildung anzuregen. Damit steht nämlich im innigsten Zusammenhange die Frage, ob diese Immunitäterscheinung auf der Existenz von Antikörpern in dem betreffenden Ei beruht, oder aber durch eine spezifische Undurchlässigkeit der Zellen für die Lysine des eigenen Körpers bedingt ist. Die letzte Vermutung hat sich als richtig erwiesen, da die Experimente von J. LOEB ergeben haben, daß sich die Echinideneier durch Strontiumchloridlösung gegenüber Gewebssäften der eigenen Art nicht sensitivieren lassen<sup>1)</sup>.

Weitere Forschungen über die Wirksamkeit von Blutsera verdanken wir den neuen Untersuchungen von T. B. ROBERTSON (187 bis 190), welcher sowohl das Problem der Sensitivierung, wie auch der Entwicklungserregung durch Blutsera studiert hat. Er hat zuerst gefunden, daß die sensitivierende Wirkung nicht ausschließlich dem  $\text{SrCl}_2$ , sondern auch  $\text{CaCl}_2$ , obschon in schwächerem Grade, zukommt und daß diese Eigenschaften der Salze der alkalischen Erde aller Wahrscheinlichkeit nach darauf beruht, daß diese Substanzen die Präzipitation der entwicklungsregenden Materie auf dem Ei herbeiführen.

Das war auch der Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen, in welchen ROBERTSON die Isolation der entwicklungsregenden Substanzen aus dem Blutserum durchzuführen suchte. Ich muß sogleich am Eingang der Schilderung dieser Untersuchungen bemerken, daß nach meiner Beurteilung die von ROBERTSON (187—190) stets angewandte Bezeichnung dieser Substanz „the fertilizing agent“ (der befruchtende Faktor) absolut nicht berechtigt ist. Wir wissen bereits und werden noch bei weiterer Analyse des Befruchtungsprozesses darauf eingehen, daß die Membranerzeugung mit dem Befruchtungsprozeß noch nicht identisch ist. Es muß noch ein anderer Faktor dazu kommen, welcher auf der Regulierung der bei Membranerzeugung in Gang gesetzten Vorgänge beruht. Alles also, was ROBERTSON als befruchtendes Moment bezeichnet, bildet eigentlich nur den ersten Teil der Entwicklungserregung d. i. die künstliche Membranerzeugung. Der Begriff der Befruchtung in unserem Problem des Entwicklungsreizes setzt die Anregung zur normalen Entwicklung voraus, was in den Versuchen von ROBERTSON nicht erreicht wurde. Aber auch bei dieser Einschränkung sind die Versuchsergebnisse von ROBERTSON von großer biologischer Bedeutung.

osmotischen Lösung von  $\text{NaCl}$  wäscht und sie dann in eine  $\frac{8}{20}$  m Lösung von  $\text{SrCl}_2$  bringt. Nach 5—10 Minuten (oder, wenn nötig, noch später) wird je ein Tropfen Eier aus dieser Lösung in eine Mischung von 1 ccm Seewasser und 1 ccm Blutserum gebracht. Das letztere muß durch Zusatz von  $\text{NaCl}$  mit dem Seewasser isosmotisch gemacht werden (LOEB 153).

1) Es ist aber zu beachten, daß die Sensitivierung der Eier gegenüber Blut resp. Körpersäften anderer Species nicht immer nötig ist. So hat GODLEWSKI (63, 64) nachgewiesen, daß man durch Behandlung unbefruchteter Echinideneier mit dem Blute des Anneliden *Chaetopterus* in allen Eiern immer die Membranbildung veranlaßt.

ROBERTSON ist es nämlich gelungen, die Substanz, welche die Membranbildung veranlassen kann, aus dem Blutserum zu isolieren. Was das Technische betrifft, muß ich auf die Arbeiten von ROBERTSON (189, p. 342 u. 77; 187, p. 98) verweisen, hier möchte ich nur bemerken, daß das Prinzip darin bestand, daß man im Ochsen Serum zuerst die Präzipitation der in Rede stehenden Substanz durch Baryumchlorid hervorrief, sodann die Lösung dieses Präzipitates in Säuren und endlich Repräzipitation dieser Substanz durch Aceton bewirkte. Diese Substanz, welche die Eigenschaft der Membranerzeugung besaß, wurde durch diese Prozeduren aus dem Blutserum isoliert und von ROBERTSON zuerst „Oocytase“, später „Oocytin“ genannt.

Mit Oocytin konnte man bei entsprechender Verdünnung nicht nur die Membranerzeugung, sondern auch die Cytolyse (bei längerer Exposition) und die Agglutination<sup>1)</sup> der Eier hervorrufen. Diese Substanz zeigt thermostabile Eigenschaften, d. h. sie büßt ihre Wirksamkeit auch bei 58° C nicht ein, auch wenn die Exposition 19 Stunden dauert.

ROBERTSON (188) untersuchte ferner die Eigenschaften des Oocytins, und zwar wollte er entscheiden, ob es enzymatischen Charakter aufweist, verglich es mit Trypsin, Pepsin und Lipase, Emulsin und Peroxydasen und gelangte zu der Ueberzeugung, daß wir es hier nicht mit einem Enzym zu tun haben. Die chemischen Reaktionen weisen wieder darauf hin, daß „Oocytin“ kein Protein ist.

Aus allen diesen Forschungen geht zur Genüge hervor, daß die Blutsera ihre membranerzeugenden Wirkungen dem Oocytin verdanken. Es wurde nun hierbei die Beobachtung gemacht, daß verschiedene Sera verschiedene Wirksamkeit aufweisen und daß ihre Wirkungskraft in hohem Grade von der Verdünnung abhängt, und zwar wirkt das Serum in bezug auf Membranerzeugung und Cytolyse in verdünntem Zustande viel energischer als in unverdünntem. ROBERTSON hat in einer sehr geistreich angestellten Experimentenserie nachgewiesen, daß diese Erscheinung sich folgendermaßen erklären läßt: Im Blutserum finden sich neben Oocytin, welches bekanntlich agglutinierend, membranerzeugend und cytolysierend wirkt, auch andere Substanzen, welche dieser Aktion des Oocytins entgegenwirken. Wird das Blutserum verdünnt, so treten die dem Oocytin entgegenwirkenden Substanzen in geringerer Konzentration im Blutserum auf, deshalb vermag das Oocytin bedeutend energischer zu wirken. Es gibt Sera, welche auch ohne Verdünnung ihre membranerzeugende Wirkung äußern, und wahrscheinlich fehlen in denselben jene hemmenden Substanzen, sodaß in ihnen durch Verdünnung auch die eigentümliche membranerzeugende Wirkung herabgesetzt würde.

Daß die hemmend wirkenden Substanzen tatsächlich vorhanden sind, ersehen wir aus Experimenten von ROBERTSON, in denen er die Eier mit Blutserum und noch anderen Proteinsubstanzen behandelte. Die nur mit Ochsenblutserum behandelten Eier bildeten die Befruchtungsmembran, während bei Zusatz von verschiedenen Proteinen zum Seewasser, in welches die Eier übertragen worden waren, die Membranbildung ausblieb. Die Proteine vermochten auch die Membranbildung zu verhindern, welche der Forscher durch Fettsäuren,

1) Agglutination beruht auf Zusammenrinnen der Eier zu größeren einheitlichen Klumpen.

Saponin oder sogar durch Sperma hervorrufen wollte. Von den Proteinen erwies sich in dieser Hinsicht Ovomukoid als besonders wirksam.

Durch Proteine läßt sich auch die künstliche Cytolyse verhindern, welche man bekanntlich mit Saponin oder Blutserum leicht veranlassen kann.

Die Eigenschaft der Membranerzeugung wird in dem Blutserum, welches längere Zeit stehen gelassen wurde, sehr langsam herabgesetzt, wenn sich keine Blutkörperchen im Blute befinden. Ein längerer Kontakt des Serums mit Blutkörperchen dagegen bewirkt, daß es seine membranerzeugende Eigentümlichkeit bedeutend schneller einbüßt.

Nachdem wir nun die die Membranbildung auslösenden Substanzen, sowie auch deren Eigentümlichkeiten und Wirkungsverhältnisse kennen gelernt haben, wollen wir zur weiteren Analyse dieses ersten Aktes der Entwicklungserregung schreiten. Die erste Frage, welche hier ermittelt werden muß, lautet:

Was für Veränderungen werden durch den Prozeß der Membranbildung hervorgerufen, und wie können diese Veränderungen den Anlaß zum Beginn der Entwicklungserregung liefern?

Den Mechanismus der Membranbildung habe ich bereits oben (p. 807 u. 808) von morphologischem Standpunkte aus geschildert. Was die physikalischen Eigenschaften der Zelle betrifft, so war E. N. HARVEY (67, 68) auf Grund seiner Studien bei *Toxopneustes variegatus* und *Arbacia pustulata* zu dem Ergebnis gelangt, daß die Membranbildung einer gewissen im Eiinnern enthaltenen membranogenen Substanz ihre Genese verdankt. Diese Substanz kann jedoch die äußerliche Ooplasmanschicht des reifen Echinideneies unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht passieren, da diese äußere Schicht für sie impermeabel ist. Die die Membranbildung hervorrufenden Substanzen verändern die Permeabilität dieser äußeren Schicht für die membranogene Substanz, und nachdem sie mit Seewasser in Berührung gekommen ist, muß die letztere sofort erstarren.

J. E. ELDER (49), welcher sich neuerdings mit diesem Problem befaßte, kommt zu dem Schluß, daß die künstlich oder durch den Befruchtungsakt hervorgerufene Dotterhaut als Niederschlagsmembran an der Eioberfläche entsteht, und zwar als Ergebnis einer Reaktion, welche zwischen der aus dem Protoplasma austretenden Flüssigkeit einerseits und der in gelösten Zustand übergehenden inneren Lamelle der äußeren Schicht (sogenannte Zona pelucida) andererseits vor sich geht.

Nach J. LOEB (160) findet während der Membranbildung an der Eioberfläche eine Verflüssigung statt, welche durch die Wasserabsorption bedingt ist. Diese Wasserabsorption faßt J. LOEB als einen Imbibitions- oder Lösungsvorgang einer kolloidalen Substanz auf, welche die Oberflächenschicht des unbefruchteten Eies bildet. Dieser Prozeß hat nach J. LOEB den Charakter einer Cytolyse, welche die oberflächlichen Eischichten betrifft.

J. LOEB stellt ferner die Hypothese auf, daß die Rindenschicht des unbefruchteten Eies einen Stoff enthält, der in das Ei dringen muß, um dasselbe zur Entwicklung anzuregen. Man könnte sich dabei vorstellen, daß die Rindenschicht eine Art fester Kruste ist, die erst

erweicht resp. verflüssigt werden muß, um die Stoffe, die sich an der Eioberfläche befinden, in das Eiinnere hineindiffundieren zu lassen.

Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß die genannten Forscher in dieser recht wichtigen Frage des Mechanismus der Membranentstehung bezüglich der physikalischen Veränderungen des Eies im ersten Akt der Befruchtung resp. der Parthenogenese noch lange nicht einig sind. Denn die einen nehmen ein Hineindringen gewisser Substanzen in das Eiinnere an, die anderen halten das Hervortreten der Substanzen aus dem Eiinneren auf die Oberfläche des Eies und den Kontakt derselben mit dem umgebenden Medium für unerläßlich.

Sehr wichtig und lesenswert scheint mir auf diesem Gebiete die soeben erschienene Arbeit von L. V. HEILBRUNN (68a) zu sein, welcher auch eine genauere Diskussion der diesbezüglichen Literatur durchführt. Der genannte Autor weist nach, daß alle diejenigen Substanzen, welche die Dottermembran an den Eiern künstlich zu erzeugen vermögen, sich durch niedrige Oberflächenspannung auszeichnen. Wenn das Ei mit solchen Substanzen behandelt wird, so werden dadurch seine physikalischen Eigenschaften besonders hinsichtlich der Oberflächenspannung verändert. HEILBRUNN (68a) stellt den ganzen Prozeß folgendermaßen dar: Ein unbefruchtetes Ei ist mit einer Substanz umgeben, die als Gel oder Semigel bezeichnet werden könnte. Einzelne Abschnitte dieser Schicht zeigen wie sonst jede Oberflächenschicht ein deutliches Bestreben, sich auf eine möglichst kleine Fläche zusammenzuziehen, wodurch die Oberflächenspannung dieser Schicht bedingt ist. Die inneren Eischichten befinden sich demnach unter einem gewissen Drucke, welcher aber durch den Quellungsdruck der Protein-substanzen des Ooplasmas kompensiert ist. Wird die Oberflächenspannung der äußeren Gelschicht des Eies durch Uebertragung des Eies in Flüssigkeiten von geringerer Oberflächenspannung herabgesetzt, so kann sich jetzt der innere Quellungsdruck äußern und die unter der Oberfläche liegenden Substanzen können aufquellen, was dem Membranbildungsprozeß zugrunde liegt. Bleibt die Oberflächenspannung beständig herabgesetzt, so kann das ganze Ei cytolisieren.

Die Ansichten von L. HEILBRUNN scheinen mir vollkommen berechtigt zu sein und die Dottermembranbildung am besten zu interpretieren. Sie erklären auch am besten den innigen Zusammenhang der Membranbildung und der Cytolyse. Und dieser innigste Zusammenhang der beiden Erscheinungen scheint auch durch andere Beobachtungen bestätigt zu werden. Es ist z. B. bekannt, daß der Vorgang der künstlichen Membranbildung direkt in den der Cytolyse übergeht. Eine Reihe von Substanzen, welche die Membranbildung hervorrufen, können auch die Cytolyse veranlassen<sup>1)</sup>. Auch das neuerdings von ROBERTSON aus dem Blutserum isolierte Oocytin ruft nicht nur die Membranbildung hervor, sondern vermag auch die Cytolyse zu veranlassen. Auch wenn z. B. unter dem Einfluß fremdartiger Spermatozoen sich die Dottermembran bildet, kann oft binnen recht kurzer Zeit Cytolyse des ganzen Eies eintreten, so daß das Ei vollständig zerfällt (GODLEWSKI, 64). Es scheint mir also

1) Vgl. in dieser Beziehung LOEB (160) und KONOPACKI (92), welcher den Prozeß der Cytolyse auch morphologisch untersuchte und zwei Arten der Cytolyse unterscheidet: eigentliche Cytolyse, welche bei der Membranbildung eine Rolle spielt und Cytoschise, die oftmals bei der Einwirkung von verschiedenen Agenzien auftritt. Diese Hypothese bedarf aber noch weiterer Prüfung.

recht wahrscheinlich zu sein, daß während der Membranbildung auf der Eioberfläche dieselben physikalischen Vorgänge stattfinden, welche bei der Cytolyse im ganzen Ei verlaufen, d. i. die künstliche Zerstörung der Emulsionsstruktur, resp. die künstliche Trennung der losen chemischen Verbindung von zwei Bestandteilen dieser Emulsion, was mit der Aufquellung der oberflächlichen Eischicht verbunden sein muß.

Jedoch den wichtigsten Punkt dieser Frage bildet der kausale Zusammenhang zwischen den chemischen Vorgängen im Eiinnern und der Membranbildung.

Zur Ermittlung dieser Frage sind zwei Tatsachen von Wichtigkeit:

1) Das Ei, welches die Dottermembran erzeugt hat, zeigt deutlich die Entwicklungstendenz; wenn die Eier einige Zeit lang sich in sauerstofffreiem Medium befinden, resp. wenn sie mit sauerstoffhaltigen hypertonen Lösungen behandelt werden, so entwickeln sie sich ganz normal.

2) Die Eier, welche zur Membranbildung angeregt wurden, zeigen aber auch die Tendenz zum Zerfall. Wir haben gehört, daß sie, in gewöhnlichem Seewasser gelassen, einer Cytolyse, also dem Zerfall anheimfallen.

Es unterliegt also keinem Zweifel, daß im Eiinnern gewisse chemische Prozesse begonnen haben, welche die Natur des Eies verändern. Die Tatsache, daß in den hypertonen Flüssigkeiten, welche die eventuelle weitere Entwicklung regulieren, Sauerstoff vorhanden sein muß, legte den Gedanken an Oxydationsvorgänge nahe. LOEB betrachtet also auf Grund dieser und anderer Tatsachen die Momente, welche die Oxydationsprozesse auslösen als diejenigen, welche auch der primären Entwicklungs-erregung zugrunde liegen. Diese Faktoren treten sowohl bei künstlicher Membranbildung zutage, als auch bei der Membran-erhebung, welche die Befruchtung begleitet.

Den ausgezeichneten Forschungen von O. WARBURG (209, 210) verdanken wir die endgültige Bestätigung der Richtigkeit dieser Vermutung. WARBURG hat mit der WINKLERSchen Methode die Sauerstoffabsorption der unbefruchteten und der befruchteten Eier der Echiniden gemessen, selbstverständlich an einer großen Eierzahl. Hierbei wurden von dem Forscher die Eier nicht gezählt, sondern zweckmäßigerweise nach KJELDAHL verascht und hierauf die Sauerstoffwerte auf gleiche Stickstoffmengen bezogen. Die Bestimmungen haben ganz deutliche und sehr wichtige Resultate ergeben. Es zeigte sich z. B., daß unbefruchtete Eier von *Strongylocentrotus*, deren N 28 mg betrug, pro Stunde 0,7, 0,7, 0,6, 0,6 Sauerstoff verbrauchten. Wenn dagegen befruchtete Eier desselben Tieres zu Experimenten genommen wurden, so betrug die Absorption von Sauerstoff bei gleicher Eierquantität pro Stunde 4, 4,2, 4,4, 4,9, 5,3 4,0, 4,8, 5,2 usw., d. h., daß der Sauerstoffverbrauch nach der Befruchtung auf das 6—7-fache steigt. In ähnlicher Weise hat WARBURG in seinen weiteren Experimenten die Richtigkeit der LOEBschen Hypothese festgestellt, daß durch Hervorrufung der künstlichen Membran eine Steigerung der Oxydationsprozesse veranlaßt werden kann, und gefunden, daß eine gewisse Menge befruchteter Eier 10,5 mg Sauerstoff, ein gleiches Quantum unbefruchteter in derselben Zeit

9,0 mg Sauerstoff absorbierte. Die Oxydation ist also in Eiern mit künstlichen Membranen genau so stark wie in Eiern die in Seewasser befruchtet wurden.

Dieses von O. WARBURG gewonnene Resultat ist für die Biologie der Entwicklungserregung von prinzipieller Bedeutung, da dadurch das Wesentliche der Veränderungen in dem künstlich zur Membranbildung angeregten Ei nachgewiesen wurde.

Man könnte aber noch einwenden, daß die Oxydationsvorgänge nicht als wesentlicher Entwicklungs-, sondern als gewöhnlicher Lebensfaktor aufzufassen sind, daß sie sich also mit dem Entwicklungsgeschehen und mit den Gestaltungsphänomenen nicht in direkten kausalen Zusammenhang bringen lassen. Zwecks Entscheidung dieser Frage wurden von J. LOEB und H. WASTENEYS (165—167) eine Reihe von Versuchen mit *Arbacia*-Eiern angestellt, um die sogenannten Temperaturkoeffizienten, d. i. die Geschwindigkeit der Oxydation und der Entwicklung zu bestimmen. Es wurde nämlich die Zeit zwischen dem Befruchtungsmoment und dem Auftreten der ersten oder der zweiten Furche bei verschiedenen Temperaturen, sowie auch der Sauerstoffverbrauch bei der Entwicklung der Eier in verschiedenen Temperaturen bestimmt und auf diese Weise der Temperaturkoeffizient der Entwicklung und der Atmung berechnet. Es zeigte sich daraus, daß z. B. für das Temperaturintervall

13—23°	Temp.-Keoffiz. für 10°	für Oxydations-Geschw.	2,45	für Entwickl.-Geschw.	3,3
15—25°	„	„ 10°	„	2,24	„
20—30°	„	„ 10°	„	1,96	„

usw. betrug. Es folgt also daraus, daß der Temperaturkoeffizient sowohl für die Oxydations-, als auch für die Entwicklungsgeschwindigkeit für die Temperaturlage, in der diese Eier sich normal entwickeln, nahezu der gleiche, nämlich gleich 2 und ein wenig höher ist.

Einen weiteren Beweis des Zusammenhanges zwischen der Entwicklungserregung und Oxydationsvorgängen bilden die Resultate der Beobachtungen, welche LOEB und WASTENEYS (168a) über den Einfluß der Alkalien auf unbefruchtete Eier gemacht haben. Aus den Versuchen von LOEB (140) war bekannt, daß man durch Einwirkung von NaOH und KOH die Eier zur künstlichen Parthenogenese anregen kann, und daß in dieser Hinsicht die schwächere Alkalinität wirksamer ist, als die stärkere. Die Erklärung dieser Tatsache liegt in den Diffusionsverhältnissen. Die schwächeren Basen diffundieren nämlich leichter in das Eiinnere. LOEB und WASTENEYS (168a) haben neuerdings festgestellt, daß die schwächeren Basen auch das Oxydationstempo beschleunigen.

Diese Resultate bestätigen also die LOEBsche Vermutung, daß die Entwicklungserregung mit dem Anstoß zur Oxydation in innigster Verbindung steht.

Eine andere von R. S. LILLIE (117—122) aufgeworfene Frage ist die, auf welche Weise die Oxydation in den Eiern durch Membranerzeugung veranlaßt wird. Der genannte Autor hat festgestellt, daß künstliche Membranerzeugung durch Behandlung der Eier mit verschiedenen neutralen Salzen veranlaßt werden kann. Nach ihrem Wirkungsgrade lassen sich die Salze in eine Reihe zusammenstellen. LILLIE stellte seine

Experimente an *Arbacia*-Eiern an, da sich diese bekanntlich durch ihren Gehalt an tief rotem Pigment auszeichnen, welches unter dem Einfluß neutraler Salze aus den Eiern austritt. R. S. LILLIE hat nun gefunden, daß sich in dieser Hinsicht die Wirksamkeit der Salze auch verschieden zeigt und daß die Reihe, welche daraus gebaut werden kann, vollständig der Reihe der Wirksamkeit derselben Salze auf die Membranbildung entspricht. Der Pigmentverlust ist durch die Erhöhung der Permeabilität der äußeren Eischicht bedingt. Man kann also daraus den Schluß ableiten, daß die Membranerzeugung resp. die Initiative zu der Furchung sich ebenfalls auf Steigerung der Permeabilität der äußeren Eischichten zurückführen lasse. Dieser Schluß stände also mit den J. LOEBschen Forschungsergebnissen über die Erhöhung der Oxydationsvorgänge im Einklang. Man weiß nämlich, daß zwischen den Oxydationsprozessen der lebendigen Substanz und den Permeabilitätsverhältnissen oft ein Zusammenhang besteht.

Um seine Vermutung besser zu begründen, stellte R. S. LILLIE eine Serie Versuche an und prüfte die antagonistische Wirkung der Salze. Sein Gedankengang war hier folgender: Besteht das Wesen der Wirksamkeit der neutralen Salze auf die Entwicklungserregung in der Erhöhung der Permeabilität der äußeren Eischicht, so muß der Einfluß dieser Faktoren durch antagonistisch wirkende Salze herabgesetzt werden. Aus den Arbeiten von J. LOEB und seiner Schüler ist bekannt, daß z. B. Ca-Salze den Na-Salzen entgegenwirken. Nun behandelte R. S. LILLIE in einer Versuchsserie Eier von *Arbacia* 5 Minuten lang mit isotonischen Lösungen von Na- und K-Salzen und brachte sie sodann wieder in gewöhnliches Seewasser zurück. Die Folge dieser Prozedur war Pigmentverlust und Anregung zu der Membranbildung und den ersten Phasen der künstlichen Parthenogenese. Dagegen war in einer anderen Experimentenserie von LILLIE das Ergebnis ein völlig negatives, wenn zu den Lösungen der oben genannten Salze etwas  $\text{CaCl}_2$  hinzugesetzt wurde: es ließen sich in diesem Falle weder Veränderungen im Pigmentgehalt, noch Erscheinungen der Entwicklungserregung konstatieren.

Aus diesen Versuchsergebnissen ist ersichtlich, daß R. S. LILLIES Vermutung bestätigt worden ist. Diese Tatsache steht selbstverständlich in keinem Gegensatz zu den J. LOEBschen Entdeckungen, bildet hierzu vielmehr eine Ergänzung. Während J. LOEB gezeigt hat, daß die Membranerzeugung, mag sie künstlich oder durch Befruchtung hervorgerufen werden, eine Steigerung der im Ei stattfindenden Oxydationsprozesse bewirkt, erklärt LILLIE diese Oxydationssteigerung durch größere Permeabilität der äußersten Eischicht.

Die Interpretation von LILLIE wurde nicht ohne weiteres von J. LOEB angenommen, da nach ihm eine Schwierigkeit sich bei der Annahme dieser Hypothese aufdrängt, nämlich, „daß Sauerstoffmangel und NaCN auch die Giftwirkung von solchen Stoffen auf das Ei aufhebt, welche wie Alkohol ohnehin leicht in das Ei diffundieren“ (160, p. 253). Ferner glaubt er (151a, p. 1–2) aus verschiedenen Beobachtungen schließen zu können, daß sich vor und nach der Befruchtung die Permeabilität nicht verändert, und zwar bei Einwirkung von Salzen und Alkalien wie auch von Säuren. Nach ihm wird die Membranbildung nicht durch die Veränderung der Permeabilität und hierdurch bedingte Steigerung der Oxydation veranlaßt, sondern diese oxydativen

Prozesse werden dadurch ausgelöst, daß bei der oberflächlichen Verflüssigung, Cytolyse, gewisse Substanzen von der Eioberfläche in das Eiinnere dringen und die chemischen Prozesse im Ei beschleunigen.

Nach LOEB'S Ansicht enthält das befruchtete Ei alle zur Einleitung des Entwicklungsprozesses nötigen Stoffe, aber einer oder mehrere dieser Stoffe liegen (gewissermaßen in einer Kante) an der Oberfläche des Eies. Erst wenn diese Rindenschicht verflüssigt oder sonstwie durchbrochen wird, können diese Rindensubstanzen in das Innere des Eies diffundieren und hier die Entwicklung anregen.

Die beiden Anschauungen, von denen jede etwas für sich hat, müssen noch weiter geprüft werden. Allerdings ist bisher absolut sicher, daß in der ersten Phase der Anregung zur Entwicklung die Oxydationsprozesse energisch eingeleitet werden.

Die Faktoren aber, welche die Oxydation der Eier einleiten, gleichzeitig die Entwicklungserregung auslösen und vielleicht noch mit den Permeabilitätsveränderungen im Zusammenhang stehen, sind jedoch, wie oben (p. 822) erwähnt wurde, mit den cytolytischen Vorgängen aufs innigste verwandt. Infolgedessen muß die künstliche Membranerzeugung gleichzeitig auch im Ei eine Tendenz zum automatischen Zerfall, zur Cytolyse, hinterlassen. Das Ei befindet sich also in einem für die Weiterentwicklung ungünstigen Zustand, welcher erst durch besondere Behandlung beseitigt werden kann. Diese Prozedur beruht, wie wir aus dem methodischen Teil wissen, entweder auf Exposition des Eies in einem sauerstofffreien Medium für 2—3 Stunden oder auf Behandlung des Eies mit hypertonen, sauerstoffhaltigen Lösungen. Es taucht hier also für die Analyse der Entwicklungserregung die prinzipiell wichtige Frage auf, was eigentlich in diesem zweiten Befruchtungsakt geschieht, welche Veränderungen im Ei eintreten müssen, damit dieser schädliche Zustand, in welchen das Ei bei der Membranerzeugung versetzt wurde, beseitigt werde.

In seinen früheren Arbeiten hat J. LOEB darauf hingewiesen, daß die im Ei angeregten Oxydationsvorgänge nicht in richtigen Bahnen verlaufen, daß sie absolut rektifiziert werden müssen, ein Vorgang, der die Transformation des Protoplasmas zur Kernsubstanz zur Folge hat.

Diese Angabe von J. LOEB erklärt indessen noch nicht, warum die Eier an Cytolyse sterben, wenn die Oxydationsprozesse nicht modifiziert werden. Erst in letzter Zeit ist es J. LOEB (151) gelungen, nachzuweisen, daß bei Sauerstoffentziehung zahlreiche ungünstige Bedingungen vom Ei besser ertragen werden, als wenn der Sauerstoff freien Zutritt hat.

Zu den Experimenten, die zu den vorstehenden Resultaten führten, wurde LOEB durch folgende Beobachtung veranlaßt. Er hatte nämlich bereits früher gefunden, daß die Eier von *Strongylocentrotus* durch gewisse Salzlösungen getötet werden können, vorausgesetzt, daß diese Lösungen schwach alkalisch wirken und die Eier der Wirkung des Sauerstoffes ausgesetzt sind. Werden die Lösungen neutral oder sauer, resp. wird das Ei in sauerstofffreie Atmosphäre gebracht, oder wird der Verbrauch des Sauerstoffes durch Zusatz von KCN gehemmt, so wirken dieselben Salze nicht mehr giftig, oder es ist der Giftigkeitsgrad abgeschwächt.

J. LOEB (151) stellte ferner noch fest, daß die giftige Wirkung der Narkotika und Hydroxytionen auf das befruchtete Seeigeli durch Unterdrückung der Oxydationen aufgehoben werden könne. Auch Zuckerlösungen wirken bei Sauerstoffzutritt giftiger als bei Oxydationsunterdrückung.

Diese Tatsachen können bei der Interpretation der entwicklungs-erregenden Faktoren herangezogen werden. Es ist ohne weiteres klar, daß die toxischen Oxydationsprodukte, wenn solche bei der Anregung zur Entwicklung, resp. zum intensiveren Sauerstoffverbrauch (vgl. p. 818) ausgeschieden werden, bei Hemmung des Sauerstoffzutritts schwächer wirken müssen. Wir haben gehört, daß Exposition des Eies in sauerstofffreiem Medium für die Dauer von einigen Stunden das Ei vor dem Zerfall retten kann. Gleichen Erfolg erzielt man durch Behandlung des Eies mit KCN-haltigem Seewasser, welches bekanntlich die Oxydation unterdrückt. In diesem Fall vermag das Ei diesen schädlichen Zustand, in welchen es durch künstliche Membranerzeugung versetzt wurde, zu überdauern, sich inzwischen von den toxischen Ausscheidungsprodukten der in ihm stattfindenden chemischen Prozesse zu befreien und sich sodann normal zu entwickeln.

Wir haben oben gesehen, daß sich Eier vor dem ihnen nach der Membranerzeugung drohenden Zerfall auch durch Behandlung mit hypertonen Lösungen retten lassen. Dies wird jedoch nur bei Verwendung einer entsprechenden Konzentration der Lösung, richtiger Expositionszeit und passender Temperatur, und wenn die Lösung sauerstoffhaltig ist, erreicht. Welchen Einfluß kann diese Prozedur auf die Eier ausüben? Durch hypertone Lösungen wird das Wasser den Eiern teilweise entzogen, und diese Veränderung kann die chemischen Reaktionen im Ei regulieren. J. LOEB (149 p. 90) war früher der Meinung, daß es sich hier offenbar um Regulierung der Oxydationsvorgänge handelt, was schon daraus hervorgehen scheint, daß die Lösungen sauerstoffhaltig sein müssen.

Ich muß gestehen, daß mir diese Interpretation des Einflusses der hypertonen Lösungen nicht befriedigend erscheint. Die Erklärung, wie die Exposition der Eier im sauerstofffreien Medium, resp. im KCN-haltigen Seewasser wirkt, scheint ganz plausibel zu sein, sollten jedoch die hypertonen Lösungen wirklich die Oxydationsvorgänge regulieren, so sollte der Sauerstoffverbrauch in Eiern, die künstlich nur zur Membranbildung angeregt wurden, ein anderer sein als in denjenigen, die nach der Membranerzeugung zur normalen Entwicklung angeregt worden sind. Als solche müssen wir entweder die Eier mit Membran nach der Behandlung mit hypertoner Lösung oder die befruchteten Eier betrachten. Dieser Unterschied tritt uns jedoch in WARBURGS Angaben (210, p. 323) über die Sauerstoffabsorption bei befruchteten Eiern und bei Elementen, welche zur künstlichen Membranbildung angeregt wurden (ohne Behandlung mit hypertoner Lösung!), nicht entgegen, denn erstere verbrauchten 10,5, letztere 9,0 Teile. „Die Oxydationen der Eier mit künstlichen Membranen sind fast von derselben Größe, wie die befruchteter Eier in Seewasser“ (WARBURG, 210, p. 323). Ich glaube also, daß die Wirkung der hypertonen Lösung den Oxydationstypus quantitativ nicht verändert. Es wird sich wohl vielleicht um den Einfluß der Wasserentziehung auf die sich im Ei abspielenden Spaltungs-

prozesse handeln, allerdings um qualitative Regulierung der chemischen, im Ei verlaufenden Reaktionen.

In der neuesten Arbeit, welche LOEB und WASTENEYS (168b) soeben veröffentlicht haben, berichten sie über Versuche, welche von ihnen über den Einfluß der hypertonischen Lösungen auf das Tempo der Oxydationsvorgänge befruchteter und unbefruchteter Eier ausgeführt wurden. Wie nach den oben besprochenen WARBURGSchen Studien zu erwarten war, hat sich aus diesen Untersuchungen ergeben, daß bei unbefruchteten Eiern, an denen die Membranbildung künstlich veranlaßt wurde, sich durch Einwirkung von hypertonischen Lösungen das Oxydationstempo nicht verändert. LOEB und WASTENEYS (168b) glauben, daß der die Entwicklung rektifizierende Einfluß der hypertonischen Lösungen entweder auf der Destruktion der schädlichen Substanzen beruht, welche nach der Membranbildung im Ei entstanden sind, oder daß dadurch eine Ergänzung des Eies mit einer Substanz, die ihm noch fehlt und zur normalen Entwicklung nötig ist, bewerkstelligt wird.

R. S. LILLIE ist auf grund seiner bereits eben besprochenen Versuche zu dem Ergebnis gelangt, daß bei der Membranerzeugung die Permeabilität erhöht, dagegen bei der nachfolgenden Behandlung mit hypertonischen Lösungen wieder herabgesetzt wird. R. S. LILLIES Hypothese über den Einfluß der hypertonischen Lösungen kann jedoch nur in dem Falle aufrecht erhalten werden, wenn es sich bestätigen sollte, daß in dem ersten Akte der Entwicklungserregung die Steigerung der Permeabilität stattgefunden hat, wogegen J. LOEB gewisse Bedenken erhob. Ich glaube jedoch, daß in bezug auf Permeabilitätsveränderungen noch weitere Forschungen sehr erwünscht wären.

Obschon wir also nach meiner Beurteilung darüber noch nicht vollständig im klaren sind, auf welche Weise die hypertonischen, sauerstoffhaltigen Lösungen den schädlichen Zustand, welcher im Ei nach der Membranbildung zurückgeblieben ist, beseitigen, so unterliegt es keinem Zweifel, daß nach dieser Behandlung, resp. nach der Exposition in sauerstofffreiem Medium die chemischen Reaktionen in normalen Bahnen zu verlaufen beginnen. Als Ausdruck dieser normalen Verhältnisse ist die Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz des Keimes zu betrachten.

Hiermit kommen wir auf eine äußerst wichtige Erscheinung, welche wenigstens den ersten Entwicklungsphasen zugrunde liegt. Die direkte Beobachtung des Entwicklungsprozesses belehrt uns, daß die Kernsubstanz in den Furchungsstadien, im ganzen Keim berechnet, schnell an Menge zunimmt. Die Arbeiten von GERASSIMOW an pflanzlichen Zellen, von R. HERTWIG <sup>1)</sup> und T. BOVERI <sup>1)</sup> an tierischen Zellenelementen haben die Wichtigkeit des Massenverhältnisses zwischen Kern und Protoplasma nachgewiesen. Die Zunahme der Kernsubstanz muß als das wesentlichste Moment in den Entwicklungsprozessen betrachtet werden. Früher erblickte man das Wesen der Entwicklung in der Zellteilung, die neueren Untersuchungen (von NORMANN, 181; LOEB, 123; LILLIE, 111, MORGAN, KOSTANECKI, von mir und anderen) haben jedoch gezeigt, daß die ersten Entwicklungsphasen auch ohne

1) Diesbezügliche Literatur wurde bereits früher (vergl. p. 515 u. ff.) zusammengestellt.

Plasmateilung verlaufen können. Es ist ferner bewiesen, daß in manchen Fällen sogar Differenzierungserscheinungen ohne Absonderung der Plasmateritorien sich feststellen lassen, und so ist die Bildung der Kernsubstanz, nicht die Teilung des Protoplasmas, als jene Erscheinung zu betrachten, welche als Kriterium des Entwicklungsstadiums angesehen werden kann.

Bis vor kurzem faßte man den Fortschritt in der Kernsubstanzproduktion nicht ganz richtig auf. Man glaubte nämlich, daß sich ihre Menge von einem Stadium zum anderen verdoppelt, und diese Anschauung wird von BOVERI (27), sowie auch von LOEB (155) in seinem letzten Buch vertreten. Indessen bedarf diese Behauptung einer Berichtigung, und neue Angaben über diesen Punkt bringen die Arbeiten von GODLEWSKI (61), ERDMANN (49a), KÖHLER (87) und CONKLIN (37). GODLEWSKI (61) hat auf Grund seiner Untersuchungen über die Echinidenkeime den Prozeß der Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz bestimmt und auch die Produktion der chromatischen Substanz dabei berücksichtigt. Diese Untersuchungen ergaben: Der ganze Furchungsprozeß zerfällt in zwei Hauptphasen. In der ersten Furchungsphase, welche sich bei den Echiniden bis zum 64-Zellenstadium erstreckt, wird Kernsubstanz produziert, und ihre Quantität wächst von Stadium zu Stadium in geometrischer Progression mit Ausnahme der letzten Zellgeneration (64 Zellen), in welcher dieser Zuwachs schon schwächer ist. In dieser Periode wird fast die ganze im Blastulastadium vorhandene Menge der Kernmasse bereits ausgebildet. Die zweite Periode umfaßt die Furchungsstadien nach dem 64-Zellenstadium bis zur Ausbildung der Blastula. Während der Kernteilung dieser zweiten Furchungsperiode wird die in der ersten Phase ausgebildete Kernsubstanz als Ganzes auf eine sukzessiv von Stadium zu Stadium anwachsende Zahl von Kernen verteilt, wobei sich die Kernsubstanz an Chromatin bereichert. Diese Regel, daß in der ersten Phase der Furchung die absolute Chromatinmenge des Keimes zunimmt, erscheint richtig auch wenn man die von ERDMANN<sup>1)</sup> festgestellte Tatsache der Abnahme des Volumens der Chromosomen in den aufeinanderfolgenden Furchungsstadien annimmt. Es ist ohne weiteres klar, daß bei diesem Prozeß der Chromatinzunahme das Material dazu aus dem Protoplasma geschöpft wird. Die nahe Beziehung, welche sich zwischen den Chromosomen und dem Protoplasma während der Karyokinese nach der Auflösung der Kernmembran gestaltet, bildet eine günstige Gelegenheit dazu, daß manche Plasmabestandteile von Chromosomen eingenommen werden.

1) Diese letzte These, daß durch Verteilung der Kernsubstanz auf mehrere Kerne sich diese Kernsubstanz an Chromatin bereichert, wurde unter der Voraussetzung gemacht, daß die Größe einzelner Chromosomen sich im Laufe der Entwicklung nicht verändert. Fast gleichzeitig mit der Arbeit von GODLEWSKI ist die Arbeit von ERDMANN erschienen, in welcher die Verfasserin die Behauptung aufstellt, daß das Volumen einzelner Chromosomen während der Entwicklung abnimmt. Trotzdem ist GODLEWSKI nach den auf Grund der von R. ERDMANN (49a) mitgeteilten Angaben durchgeführten Berechnungen zu der Ueberzeugung gelangt, daß er seine Behauptung vollauf aufrecht erhalten kann. Die Abnahme der Chromosomengröße ist lange nicht so beträchtlich, daß die oben ausgesprochene Regel dadurch eine Beeinträchtigung erfahren könnte. Die neueren Forschungen von BALTZER (3) ergaben ebenfalls, daß die Chromosomenverkleinerung nicht so bedeutend ist.

Die Veränderungen der Kernplasmarelation während der Furchung der Echiniden wurde vor kurzem von O. KÖHLER (87) noch einmal gründlich untersucht, wobei der Autor auch den Einfluß der Temperatur<sup>1)</sup> auf das quantitative Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma studierte. KÖHLER hat ebenfalls wie GODLEWSKI gefunden, daß in Anbetracht dessen, daß im Laufe der Furchung zwar das Kernvolumen abnimmt, doch stets der Tochterkern größer ist, als die Hälfte des Mutterkerns, die Gesamtsumme der Kernvolumina ( $\Sigma K$ ) infolgedessen in der ersten Furchungsperiode steigen muß. Dieses Steigen der absoluten Menge der Kernsubstanz dauert nach KÖHLER länger, als GODLEWSKI angibt, also über das 64-Zellenstadium hinaus. Sodann konnte ein Absinken der Kernplasmarelation konstatiert werden.

Aus den hier besprochenen, an Echinidenmaterial ausgeführten Arbeiten<sup>2)</sup>, wie auch aus den Forschungen, bei denen die Kernplasmarelation während der Entwicklung an anderen Tiertypen studiert wurde, wie z. B. aus der ausgezeichneten neuen Arbeit von CONKLIN (37) an *Crepidula*<sup>3)</sup> geht ohne weiteres hervor, daß während der ersten Entwicklungsphasen eine sehr intensive Zunahme des Kern-

1) Auf den Einfluß der äußeren Agenzien auf die Kernplasmarelation bei dem Entwicklungsprozeß können wir hier nicht näher eingehen. Ich möchte bloß anhangsweise bemerken, daß dieses Problem von MARCUS (169), GODLEWSKI (61) und neuerdings von KÖHLER (87) untersucht wurde. Schon MARCUS ist auf Grund seiner Studien zu dem Schluß gekommen, daß sich die Kernplasmarelation durch die Temperatur beeinflussen läßt, und zwar in der Kälte zuungunsten, in der Wärme zugunsten des Plasmas. MARCUS hat auf die Analogie zu den Ergebnissen der diesbezüglichen Forschungen HERTWIGS an Protozoen hingewiesen. Die Zahl und Größe der Zellen eines bestimmten Stadiums können durch verschiedene Temperatur so beeinflusst werden, „daß von einer fixierten Zellgröße nicht die Rede sein kann“.

GODLEWSKI hat die Entdeckung von MARCUS bestätigt und dahin erweitert, daß nicht nur die erhöhte Temperatur, sondern auch die größere Konzentration der Salze und der erhöhte Alkalinitätsgrad des umgebenden Mediums die Kernplasmarelation verändern.

Nach O. KÖHLERS Forschungen verändert die Temperatur, wenn wir gleiche morphologische Stadien vergleichen, die Intensität der Zunahme und Abnahme der Volumina, die Zahl der Teilungsschritte sowie die Entwicklungszeiten. Die Volumina (der Kerne und der Plasmaleiber) müssen direkt von zwei oder drei Faktoren abhängen: 1) von der Ausgangsgröße, d. h. vom Volumen des reifen Eies, sowie des Furchungskerns, 2) von der Anzahl der Teilungen, 3) vielleicht von der Temperatur, welche nach KÖHLERS Befunden nur indirekt die Volumina beeinflusst.

Berücksichtigt man die Anzahl der abgelaufenen Zellgenerationen, so ist nach gleich viel Zellteilungen ein Kältekern größer als ein Wärmekern, die beiden zugehörigen Plasmen unterscheiden sich nicht der Größe nach.

Ich verweise hier auch auf das Original der interessanten Arbeit von KÖHLER, da der Verfasser dort auch das Verhältnis zwischen den Befunden hinsichtlich der Kernplasmarelation bei Zellteilungen der Metazoen und den betreffenden Tatsachen bei Protozoen (vgl. auch p. 472 u. ff. dieses Buches) bespricht.

2) Ich kann hier unmöglich die Literatur über Kernplasmarelation ausführlich besprechen; ich verweise in dieser Hinsicht auf das neue gründlich und gewissenhaft bearbeitete Sammelreferat von RHODA ERDMANN (51), welche auch die experimentelle Seite des Problems eingehend und kritisch behandelt.

3) Die Arbeit von CONKLIN (37) bezieht sich nicht auf die Echiniden, sie enthält aber sehr wichtige Angaben, welche auch das Problem der Kernplasmarelation in etwas anderem Lichte erscheinen lassen. Die Kerngröße soll nach CONKLIN von drei Hauptfaktoren abhängen: 1) von der ursprünglichen Quantität des Chromatins, 2) vom Plasmavolumen und 3) der Dauer der Ruheperiode des Kernes.

CONKLIN (37) stimmt auch mit R. HERTWIG und BOVERI nicht überein, daß die Initiative zu der Zellteilung von der Kernplasmaspannung abhängt; er führt sie auf „die Koinzidenz zwischen dem zentrosomalen, chromosomalen und cytoplasmatischen Rhythmus“ zurück. Bezüglich anderer wichtiger Angaben muß auf das sehr lesenswerte Original hingewiesen werden.

apparates stattfindet, welche im 70-Zellenstadium ihr Maximum erreicht. Es ist sehr interessant, daß dieses Gesamtvolumen des Kernapparates der Größe des Keimbläschens des unreifen Eies entspricht. Diese Zunahme beruht zweifellos auf der Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz. Der ganze Prozeß der Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz findet nur bei Sauerstoffzutritt statt. Bekanntlich hört die Furchung nach Abschluß des Sauerstoffzutrittes auf resp. verläuft nicht regelmäßig. Die Oxydationsvorgänge bilden demnach die Grundreaktion bei dem Zuwachs der Kernsubstanz.

e) Entwicklungserregung beim Befruchtungsprozeß  
(Hypothese von J. LOEB mit Berücksichtigung neuester  
Forschungsergebnisse anderer Autoren).

Durch das Studium der künstlichen Entwicklungserregung gewinnt man den Boden zu der Analyse des durch den Befruchtungsprozeß erfolgenden Entwicklungsreizes. Das Spermatozoon, welches, wie wir gesehen haben, bei der Befruchtung in das Ei eindringt, regt den Entwicklungsvorgang des weiblichen Geschlechtselementes nach der LOEBschen Auffassung durch zwei verschiedene Eingriffe oder Stoffe an: der erste Eingriff beruht darauf, daß der im Spermatozoon enthaltene Stoff das Ei zur Membranerzeugung veranlaßt; dadurch werden schon die Oxydationsprozesse im Ei angeregt, es wird jedoch gleichzeitig ein abnormer Bedingungskomplex im Ei geschaffen, welcher erst durch den zweiten Eingriff resp. durch den zweiten im Spermatozoon enthaltenen und mit ihm ins Ei eingedrungenen Stoff beseitigt werden kann.

Durch diese beiden mit dem Samenfaden in das Ei eingeführten Stoffe wird das Ei aus den anaeroben in den aeroben Zustand zurückversetzt, wodurch erst der Entwicklungsprozeß eingeleitet wird.

Nun fragt man, welche Beweise sich auf Grund der bisherigen Forschungsergebnisse zugunsten der Anschauung anführen lassen, daß der Befruchtungsprozeß tatsächlich in diesen zwei verschiedenen Phasen verläuft.

Sowohl in den Untersuchungen über sogenannte heterogene Befruchtung als auch in den neuen Untersuchungsergebnissen von ROBERTSON (187—190) finden wir dafür zahlreiche Anhaltspunkte.

1) Als heterogene Befruchtung wird der Kreuzungsprozeß zwischen zwei sehr weit entfernten Formen, also z. B. zwischen zwei Tierklassen, aufgefaßt. Wir werden später noch ausführlicher darauf eingehen; hier genügen nur einige diesem Forschungsgebiet entnommene Tatsachen. Die ersten Entdeckungen stammen von J. LOEB, welcher die Kreuzung zwischen Echiniden und Asteriden versuchte. Wenn Echinideneier mit *Asterias*-Sperma besamt werden, bilden sie eine Befruchtungsmembran, und sodann beginnt eventuell der Furchungsprozeß. Auf J. LOEBs Veranlassung stellte ELDER ähnliche Versuche mit Eiern von *Strongylocentrotus purpuratus* an und fand, wenn er die mit Seesternsamen befruchteten Eier cytologisch untersuchte, daß nur ein kleiner Prozentsatz auch einen Spermakern, der übrige Teil dagegen nur den weiblichen Vorkern enthielt, und daß nur letzterer sich weiterentwickelte.

J. LOEB (149) deutet diese Beobachtung folgendermaßen: „Bei der Entwicklungserregung durch das Spermatozoon treten mindestens zwei Stoffe in Wirksamkeit, der eine wirkt wie die Fettsäure und regt nur die Membranbildung an. Dieser Stoff ist offenbar nur an der Oberfläche oder an der Spitze des Kopfes des Spermatozoons gelegen, da das letztere nicht tief in das Ei einzudringen braucht, um die Membranbildung hervorzurufen. Ferner trägt das Spermatozoon einen zweiten Stoff ins Ei, der es in den Stand setzt, die kräftigen Oxydationen zu ertragen, welche durch die Membranbildung angeregt sind. Dieser Stoff muß im Inneren des Spermatozoons liegen oder kann jedenfalls nur dann dem Ei zugänglich werden, wenn das letztere völlig in das Ei eindringt“.

Dieser zweite Stoff, der im Spermatozoon ebenfalls enthalten sein soll, spielt bei der Befruchtung die nämliche Rolle, wie z. B. bei der künstlichen Parthenogenese die hypertonische Lösung.

Sehr deutlich trat die Sonderung dieser zwei Befruchtungsphasen in den Versuchen zutage, welche von KUPELWIESER (106) bei der Kreuzung der Echiniden mit der Molluske *Mytilus*, in den Versuchen von TENNENT (203) bei der Bastardierung der Echiniden mit Holothurien ausgeführt wurden, und in den neuen Experimenten von GODLEWSKI (69) bei der Kreuzung der Echiniden mit der Annelide *Chaetopterus*. In allen diesen Versuchen entstand unter dem Einfluß des fremdklassigen Spermias die Befruchtungsmembran, die Entwicklung setzte aber oft nicht ein, wenn die Eier nicht gleichzeitig mit hypertonischen Lösungen behandelt wurden (KUPELWIESER, TENNENT, GODLEWSKI). In den Experimenten von GODLEWSKI fand sogar die Karyogamie statt, die Eier gingen aber stets an Cytolyse zugrunde. Behandlung der Eier mit hypertonischen Lösungen hatte normale Entwicklung zur Folge.

Mir erscheint für diese Erscheinung folgende Erklärung am wahrscheinlichsten: Die Spermatozoen fremder Tierklassen enthalten den zur Membranerzeugung nötigen Stoff, welcher für verschiedene Tierklassen von gleicher Beschaffenheit sein kann, d. i. das sogenannte Oocytin (ROBERTSON). Der andere Stoff dagegen, welcher die Regulation der Entwicklung bewirkt, muß bedeutend spezifischer sein. Infolge seiner Beschaffenheit eignet sich das im *Chaetopterus*-Sperma enthaltene Oocytin dazu, auf jedem Echinidenei die Dottermembran hervorzurufen; unfähig erweist sich aber hierzu der andere im *Chaetopterus*-Sperma befindliche Stoff, dessen Aufgabe es ist, das Ei von *Chaetopterus* in den Stand zu setzen, die kräftigen, durch die Membranbildung angeregten Oxydationen zu ertragen. Das kann entweder von der Eiverschiedenheit abhängen, oder von der Qualität dieses im Sperma enthaltenen Stoffes. Doch gehen wir darauf hier nicht näher ein, es möge die Bemerkung genügen, daß der Entwicklungsreiz auch bei der Befruchtung aus zwei verschiedenen Eingriffen zusammengesetzt ist.

2) Sehr wichtige Beweise wurden in dieser Hinsicht von B. ROBERTSON (188, 189) erbracht, dem es — wie wir bereits wissen — gelungen ist, aus dem Blutserum eine Substanz zu isolieren, welche er Oocytin nannte, und welcher das Blutserum die Eigenschaft verdankt, an Echinideneiern die Befruchtungsmembran hervorzurufen.

Im weiteren Verlauf seiner Untersuchungen isolierte er auch aus dem Sperma die membranerzeugende Substanz.

Schon früher waren zahlreiche Versuche gemacht worden, die Befruchtungssubstanz aus dem Sperma zu gewinnen. Zuerst hat WINKLER (215) den Extrakt von Spermatozoen von *Sphaerechinus* und *Arbacia* präpariert, indem er das Sperma mit destilliertem Wasser behandelte, sodann mehrmals filtrierte und die Konzentration durch Zusatz von eingedampftem Seewasser wieder regulierte. Die Befruchtungsmembran trat hier aber nicht auf, sondern es konnten nur die ersten Furchungsstadien konstatiert werden. Jedoch sind diese Versuchsergebnisse nicht vollständig einwandfrei, da man nicht ganz sicher sein kann, ob die Furchung nicht etwa durch Konzentrationsveränderung des Seewassers veranlaßt wurde (vgl. J. LOEB, 149, p. 194).

KUPELWIESER (106) tötete das Sperma von *Mytilus*, *Chiton*, *Asterias*, *Strongylocentrotus* durch Erhitzen auf 70—100° und filtrierte es sodann. Mit diesem Filtrat gelang es ihm, die Dottermembran an den Eiern der Echiniden hervorzurufen, allerdings nur bei jedem fünften Weibchen.

J. LOEB (149, p. 196), in dessen Laboratorium diese Arbeit ausgeführt wurde, vermutet, „daß die Membranbildung in den Versuchen KUPELWIESERS mit artfremdem Sperma durch das dem Samen beigemischte Serum bedingt war“. Die Wiederholung dieser Experimente von KUPELWIESER ist LOEB nicht gelungen.

In seinen Versuchen schlug T. B. ROBERTSON (187, 190) einen anderen Weg ein: Er ging von der Beobachtung aus, daß die größten Schwierigkeiten bei der Erhaltung der entwicklungsregulierenden Substanz durch das Seewasser verursacht werden. Sogar in starker Verdünnung verhindert das Seewasser die Extraktion aus dem Sperma der membranbildenden Substanz. Das Prinzip der ROBERTSONSchen Methode<sup>1)</sup> bestand im genauen Auswaschen der Spermatozoen in destilliertem Wasser, in der Präzipitation der membranerzeugenden Substanz durch BaCl<sub>2</sub>, der Lösung derselben in HCl<sup>2)</sup> und Repräzipitation durch Azeton. Diese Substanz hat die Eigenschaft, die Membran an den Echinideneiern hervorzurufen, dieselben zu agglutinieren, resp. die Cytolyse der Eier zu veranlassen. ROBERTSON betrachtet diese Substanz als identisch mit Oocytin.

Ich muß hier wieder bemerken, daß die ROBERTSONSche Bezeichnung dieses Stoffes als „fertilizing agent“ nicht richtig ist. In keinem Fall gelang es ROBERTSON, die Entwicklung der Eier durch Behandlung mit diesem Stoff auszulösen, sondern im besten Fall nur die Bildung der Membran an den Eiern hervorzurufen. Aber gerade dieser Umstand bildet für mich den Beweis, daß noch ein anderer, zur normalen Entwicklung unumgänglich nötiger Stoff in den Spermatozoen enthalten sein muß. Dieser Stoff, welcher also gewiß nicht Oocytin ist, wird die angeregten Oxydationen regulieren und bildet ein wesentliches Moment des Befruchtungsprozesses. Wie bei der künstlichen Parthenogenese die hypertonen Lösungen, so wird dieser Stoff einen solchen Einfluß auf das in Entwicklung begriffene Ei aus-

1) ROBERTSON scheint die Arbeit von WINKLER nicht gekannt zu haben.

2) Ein Teil der durch BaCl<sub>2</sub> präzipitierten Substanz hat sich nicht in HCl, sondern in KOH gelöst; diese Substanz blieb jedoch den Eiern gegenüber wirkungslos.

üben, daß die inneren chemischen Reaktionen die Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz und Zuwachs des organisierten Kernapparates zur Folge haben.

J. LOEB (147) war nun der Ansicht, daß die Oxydationsprozesse, welche sich gleich nach der Befruchtung im Ei abspielen, die Synthese des im Protoplasma enthaltenen Materials zu Nukleinsäure der Kerne bewirken.

In dieser Hinsicht bedarf jedoch die LOEBsche Hypothese einer gewissen Modifikation in Anbetracht der neuerdings veröffentlichten äußerst wichtigen Studien von E. MASING (170). Dieser Autor suchte nämlich auf chemischem Wege den Prozeß der Umarbeitung des Protoplasmas in Kernsubstanz zu ermitteln. Da der chemisch am besten charakterisierte Kernbestandteil die Nukleinsäure ist, und LOEB in seiner Hypothese die Synthese der Nukleinsäure postulierte, so erschien es angezeigt, zu ermitteln, woher die Nukleinsäure der neugebildeten Kernsubstanz kommt. Ist die Annahme richtig, daß das Nuklein durch Synthese aus dem plasmatischen Material erst während der Furchung entsteht, so muß das abgefurchte Ei mehr Nukleinsäure enthalten als das ungefurchte. „Aus der dann zu erwartenden Abnahme anderer Substanzen — es kommen in erster Linie phosphorhaltige in Betracht — müssen sich auch Hinweise auf die Herkunft der Nukleinsäure ergeben.“

MASING (170) stellte seine Untersuchungen an Eiern und Keimen von *Arbacia pustulosa* an. Die Bestimmungen des Nukleinphosphors und der Purinbasen wurden von dem Autor bei den unbefruchteten, ferner bei befruchteten aber ungefurchten Keimen *Arbacias*, sowie endlich auch bei solchen, die sich bereits 9 Stunden entwickelten und auf spätem Morulastadium befanden, vorgenommen. Das Hauptresultat war folgendes: die unbefruchteten Eier enthielten pro 0,1 g N 3,6 mg Nuklein-P, befruchtete ungefurchte 4,1 und 4,1 mg, gefurchte annähernd im 500—1000-Zellenstadium stehende 3,9, 3,7, 4,1 mg Nuklein-P; ferner sowohl ungefurchte als gefurchte pro 0,1 g N 4,6 mg Purin-N.

Daraus zieht MASING folgende Schlüsse:

1) Das ungefurchte Ei des Seeigels enthält eine relativ bedeutende Menge Nukleinsäure, und sie ist aller Wahrscheinlichkeit nach im Protoplasma enthalten.

2) Die so kolossale Vermehrung der Kernmasse, wie sie bei der Furchung stattfindet, hat keine wahrnehmbare Zunahme des Nukleingehaltes im Keime zur Folge.

In Anbetracht dieser äußerst wichtigen Befunde läßt sich die Auffassung der Transformation der Plasmasubstanz im Kernapparat als Synthese der Nukleinsäure (J. LOEB) wenigstens in den ersten Entwicklungsstadien nicht aufrecht erhalten. Wir müssen vielmehr annehmen, daß der ganze zum Aufbau des gesamten Kernapparates des Keimes nötige Vorrat an Nukleinsäure bereits im Ooplasma präformiert war<sup>1)</sup>.

1) Diese Tatsache hat auch für die Entwicklungsmechanik große Bedeutung, da man darauf auch die Regulation der Sistierung des Furchungsprozesses zurückführen kann. Schon GODLEWSKI (61) ist auf Grund seiner Messungen der Kernvolumina und der Zelleiber während der Entwicklung zu dem Schluß gekommen, daß für den Aufbau des Kernapparates des Keimes die Materialsubstanzen im Protoplasma enthalten sind, „welche von den sukzessiv aufeinanderfolgenden Kerngenerationen ver-

MASING (170) bringt diese Erscheinung mit der von WARBURG vor kurzem entdeckten Tatsache in Zusammenhang, daß der Sauerstoffverbrauch im Verlaufe der Furchung keineswegs proportional der Zahl der Kerne zunimmt. Aus diesem Grunde ist auch der von J. LOEB postulierte autokatalytische Charakter der Kernsynthese nicht ohne weiteres so anzunehmen, wie es LOEB angibt.

J. LOEB (155) behauptet nämlich, daß „die Masse der Kernsubstanz in der Reihe der aufeinander folgenden Zellteilungen (anfangs wenigstens) in geometrischer Progression zunimmt; ja daß man geradezu sagen kann, daß (in dieser Entwicklungsperiode) die während der Zeiteinheit gebildete Kernsubstanz der schon vorhandenen Kernmasse jedesmal annähernd proportional ist“. Er nimmt ferner an, „daß die Kernsubstanz, das Reaktionsprodukt, selbst wieder als Katalysator auf die Kernsubstanz wirkt; daß also mit anderen Worten die Synthese der Kernsubstanz eine autokatalytische Reaktion ist“.

Ist diese Ansicht von J. LOEB richtig, so muß man erwarten, daß der Sauerstoffverbrauch stets während der Entwicklung zunimmt; damit stehen aber die Untersuchungen von WARBURG (210) in Widerspruch. Die Hypothese von J. LOEB berücksichtigt jedoch die Ergebnisse der cytologischen Forschungen nicht genügend. Der Zuwachs der katalytischen Substanzen soll entweder mit dem Zuwachs der Kernsubstanz im Keime oder mit der Zunahme der chromatischen Substanz gleichen Schritt halten. LOEB nimmt an, daß die katalytischen Substanzen in geometrischer Progression zuwachsen. Was den Zuwachs der absoluten Kernsubstanzmenge betrifft, so habe ich (61) nachgewiesen und KÖHLER (87) hat es bestätigt, daß sich rapide Zunahme des Kernmaterials nur in den ersten Entwicklungsstadien feststellen läßt (64-Zellenstadium), also höchstens in 4—5 Furchungsstadien, demnach im ganzen bei *Strongylocentrotus* ungefähr  $1\frac{1}{2}$  Stunden dauert. Hierauf folgt die Verteilung des in diesem Stadium produzierten Kernmaterials auf eine größere Kernanzahl; die absolute Kernsubstanzmasse nimmt bis zum Blastulastadium nicht mehr zu.

Hält also die Menge der katalytischen Substanz mit der Masse der Kernsubstanz gleichen Schritt, so müßte sie nur durch 4—5 Furchungsstadien zunehmen.

Sollte man wieder annehmen, daß der Zuwachs der katalytischen Substanzen von der Menge der chromatischen Substanz (nicht der ganzen Kernmasse) abhängt, so dauert die Zunahme des Chromatins länger in der Entwicklung, wächst aber doch nicht in geometrischer Progression. Die Angaben von ERDMANN (49 a), welche allerdings nach meiner Beurteilung die Zunahme des Chromatins, sogar in Anbetracht der immer kleiner werdenden Chromosomen, nicht ausschließen, sprechen jedoch entschieden dagegen, daß das Chromatin von Stadium zu Stadium in geometrischer Progression zuwachsen.

Und ferner, wir müssen doch die positiven Ergebnisse der MASINGSchen Forschungen berücksichtigen, daß der ganze Nukleinvorrat für den Kernapparat des Keimes bis zum Blastulastadium bereits im

wendet werden“. „Die Furchung sistiert von selbst, wenn ein bestimmtes Teil des Protoplasmas sich zum Chromatin transformiert hat.“ Durch die Forschungen von MASING ist die Qualität dieser Substanz, um die es sich hier handelt, ermittelt worden. MASING hat nach meiner Beurteilung vollkommen Recht, wenn er vermutet, daß der Nukleinsäurevorrat des Eiplasmas hierbei in Betracht kommt; „die Furchung würde demnach so lange dauern, als dieser Vorrat reicht“.

Ei vorhanden, präformiert ist, obschon er nicht im Kernapparat organisiert war, sondern im Ooplasma zerstreut sich vorfand.

Die Befunde über den Oxydationsverlauf der Keime (WARBURG) scheinen mir also sowohl mit chemischen Untersuchungsergebnissen (MASING), wie cytologischen Ergebnissen im Einklang zu stehen.

Die MASINGschen Entdeckungen haben in den neuesten cytologischen Untersuchungen des Krakauer embryologischen Institutes Bestätigung gefunden. JANINA BURY (36) hat nämlich festgestellt, daß man mit der HEIDENHAINschen Färbung im Protoplasma der unbefruchteten Echinideneier und in den ersten Furchungsphasen derselben viel Substanz nachweisen kann, welche sich wie Chromatinsubstanz färbt. Schreitet die Furchung vor, so nimmt dieses „Chromatoplasma“ stetig ab, so daß im Blastulastadium das Protoplasma von diesen Chromatinkörnchen fast frei erscheint. Man kann vermuten, daß diese Substanz eben das Material darstellt, welches im Laufe der Furchung zur Organisation des Kernapparates verbraucht wird.

Diese von LOEB erhobene, biologisch sehr wichtige Frage, ob die Kernsynthese wirklich autokatalytischen Charakter hat, wird sich sicher bei Verbindung der cytologischen und der gasanalytischen Forschungsmethoden aufklären lassen, doch vorläufig scheint mir diese Hypothese noch nicht gesichert zu sein.

Ich habe bei der Schilderung der Untersuchungen über den Entwicklungsreiz an erster Stelle die Forschungsergebnisse von J. LOEB und seine Theorie der Entwicklungserregung dargestellt, weil die Wissenschaft diesem Forscher die Anregung zur Arbeit auf diesem Gebiete verdankt, und weil nach meiner Ueberzeugung seine Verallgemeinerungen und Schlüsse tiefere Einblicke in den Zusammenhang der beobachteten Erscheinungen gestatten; viele neu entdeckte Tatsachen, z. B. auf dem Gebiete der heterogenen Befruchtung, lassen sich sehr gut mit dieser Theorie in Einklang bringen und bestätigen dieselbe in befriedigender Weise.

Ehe wir zu den Forschungen über Entwicklungserregung bei anderen Tiergruppen übergehen, möchte ich noch in kurzem andere Hypothesen der Entwicklungserregung skizzieren, welche sich ebenfalls hauptsächlich auf die Untersuchungen des Entwicklungsreizes bei den Echiniden stützen.

#### c) Die Hypothese von M. FISCHER und W. OSTWALD über die entwicklungserregenden Momente.

Die im vorhergehenden geschilderte Hypothese von J. LOEB über die Entwicklungserregung behandelt das ganze Problem vom rein chemischen Standpunkte. Wir haben gesehen, daß J. LOEB auf Grund seiner epochemachenden Forschungen zu der Ueberzeugung gelangt ist, daß das Wesen der Anregung zur Entwicklung in den chemischen Prozessen besteht, welche sich im Ei abspielen.

Nachdem bereits zahlreiche Erscheinungen auf dem Gebiete der künstlichen Parthenogenese bekannt geworden waren, wurde von M. FISCHER und W. OSTWALD (54) eine Arbeit veröffentlicht, in welcher die Verfasser die Entwicklungserregung von einem ganz anderen Standpunkte betrachten, und zwar von der Annahme ausgehen, daß die

Veränderungen der kolloidalen Substanzen in physikalischer Hinsicht die Hauptrolle bei der Entwicklungserregung spielen. Die plasmatische Substanz des Eies ist als eine kolloidale Materie zu betrachten, die aus zwei Haupttypen: aus Sol und Gel besteht. Die erste Kolloidart ist löslich, die andere unlöslich. Sol kann durch Gerinnung in Gel übergehen, Gel sich durch Verflüssigung in Sol umwandeln. Wenn man diejenigen Mittel, durch welche Sol in Gel übergeführt wird, aufmerksam betrachtet, so kommt man zu der Ueberzeugung, daß sie gerade diejenigen Reize bilden, welche die künstliche Parthenogenese zu veranlassen vermögen. Temperaturveränderungen, Wirkung der Säuren, Alkalien, Salze, sowie anderer Kolloide sind eben als jene Mittel bekannt. Bei solchen Gerinnungen, auf denen die Umwandlung von Sol in Gel beruht, gruppieren sich diejenigen Partikelchen, in denen sich die Gerinnung bereits vollzogen hat, in Form von sternförmigen Gebilden, welche an die bei der Parthenogenese und Befruchtung sich bildenden Strahlungen, Astrosphären, erinnern. Die Astrosphärenbildung, welche wir bei Beginn der entweder als künstliche Parthenogenese oder durch Befruchtung ausgelösten Entwicklung bemerken, soll eine konstante Begleiterscheinung sein, ein sichtbarer Ausdruck derjenigen Veränderungen, welche das Wesen der Entwicklungserregung, der Ueberführung des Sols in Gelsubstanzen bilden.

Der Befruchtung soll nach OSTWALD und FISCHER die nämliche Erscheinung zugrunde liegen. Das Spermatozoon führt in das Ei gewisse Salze und gewisse Kolloidsubstanzen ein; diese Substanzen veranlassen die Umwandlung von Sol in Gel und führen eo ipso auch die Entwicklungserregung herbei.

Die Hypothese von FISCHER und OSTWALD berücksichtigt aus der ganzen Reihe wahrnehmbarer Entwicklungsphänomene fast nur und allein die Astrosphärenbildung bei den ersten Entwicklungsstadien. Es ist daraus überhaupt nicht ersichtlich, wie sich eigentlich die Kernveränderungen in dem sich entwickelnden Ei erklären lassen, worauf diese Prozesse beruhen und wie sie in Gang gesetzt werden. Das ganze Wechselverhältnis zwischen diesen elementaren Zellkomponenten, auf welche die moderne Cytologie, Entwicklungslehre und celluläre Physiologie das Hauptgewicht legt, wird hier überhaupt unberücksichtigt gelassen. Man hat sodann keine Erklärung für den retrogressiven Prozeß, d. h. für die Ueberführung der Gel- in Solsubstanzen, mit anderen Worten, man weiß überhaupt nicht, wie die Verflüssigung der vorher geronnenen Kolloidsubstanz stattfindet, durch welche Mittel sie veranlaßt worden ist. Es unterliegt doch keinem Zweifel, daß am Ende der Mitosen auch diese Prozesse stattfinden müßten.

J. LOEB weist in seiner Kritik (138, 149) dieser Hypothese mit Recht darauf hin, daß die Astrosphärenbildung nicht während der Wirkung der die Parthenogenese auslösenden Faktoren stattfindet, sondern erst später, oft einige Stunden nach der Uebertragung in gewöhnliche Entwicklungsbedingungen. Diese Veränderungen sind demnach nicht primäre, sondern sekundäre Phänomene der Entwicklung.

Die Ergebnisse der neueren Forschungen bezüglich der Membranbildung durch Momente, welche die Cytolyse veranlassen, die Bedeutung des Sauerstoffes für die Wirksamkeit hypertonischer Lösungen, bilden

wieder neue, zur Zeit der Abfassung der Arbeit von FISCHER und OSTWALD noch unbekannte Argumente, welche aber die von diesen Autoren aufgestellte Hypothese heutzutage hinfällig machen. Wir werden aber später sehen, daß ein ganz ähnlicher Gedanke wie der Hypothese von FISCHER und OSTWALD später der Entwicklungshypothese von DELAGE zugrunde gelegt wurde; der genannte Autor vertritt nämlich ebenfalls die Ansicht, daß das Wesen der Entwicklung in der Umwandlung der Beschaffenheit der Kolloidsubstanz besteht.

η) Die Untersuchungen von DELAGE über die künstliche Parthenogenese bei Echiniden; seine Hypothese über die entwicklungs-erregenden Momente.

Ungefähr ein Jahr nach den ersten klassischen Arbeiten J. LOEBs stellte DELAGE an Asterideneiern Versuche über künstliche Parthenogenese an und ging hierbei von den Resultaten dieses Forschers aus. In einem der nächsten Kapitel werde ich darüber näher berichten, hier möchte ich nur bemerken, daß DELAGE (41 d) schon im Jahre 1901 in dem auf dem internationalen Kongreß in Berlin gehaltenen Vortrag eine von LOEB abweichende Auffassung der entwicklungs-erregenden Faktoren ausgesprochen hat. In jener Zeit schrieb LOEB die Hauptrolle bei dem Prozeß der Entwicklungs-erregung dem osmotischen Druck zu. Demgegenüber gelangte DELAGE auf grund seiner Experimente mit Asterideneiern, bei welchen er durch Säuren und Temperatur-erhöhung künstliche Parthenogenese anregte, zum folgenden Ergebnis: „Daraus geht hervor, daß außer dem osmotischen Drucke auch verschiedene andere Faktoren fähig sind, die künstliche Parthenogenese hervorzurufen. Ich fasse seine Wirkung in anderer Weise auf als LOEB. Für mich ist das unbefruchtete Ei im Zustande des inkonstanten Gleichgewichtes. Ohne äußere Hilfe und unter normalen Bedingungen ist es unfähig, sich zu entwickeln; es braucht aber nur ein „wenig“, daß die Entwicklung des Eies in Gang gesetzt werde, und dieses „wenig“ ist nichts spezifisches. Die verschiedensten Reize vermögen es ihm beizubringen. Es genügt, daß es von dem umgebenden Medium, in welchem es lebt, etwas mehr angeregt wird. Es reagiert auf die Reize, möge ihre Natur auch ganz variabel sein, indem es tut, was es zu tun vermag: das ist, es teilt sich; das Ei benimmt sich hier also wie die Netzhaut, welche auf alle Reize, von denen sie beeinflußt wird, seien sie mechanischer, physischer oder chemischer Natur, stets mit Lichtempfindung reagiert.“

Diese Anschauung legt DELAGE auch seiner Befruchtungshypothese zugrunde. Er ist der Ansicht, daß das männliche und das weibliche Geschlechtselement sich essentiell voneinander unterscheiden: „das Spermatozoon ist klein, beweglich, entbehrt aller Reservestoffe, ist arm an Wasser; das Ei ist groß, unbeweglich, reich an Reservestoffen, reich an Wasser“. Nachdem das an Wasser arme Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, entzieht es dem Cytoplasma das Wasser, und dieser Wasserverlust hat die An-erregung zur Entwicklung zur Folge. Dieses Anschwellen des Spermatozoonkopfes während der Wanderung durch das Eiprotoplasma, läßt sich wirklich durch direkte Beobachtung bei vielen Tierspecies feststellen. DELAGE hielt es zu jener Zeit auch nicht für ausgeschlossen,

daß das Spermatozoon gewisse spezifische, zur Entwicklung anregende Fermente in das Ei einführt.

Diese Hypothesen von DELAGE, besonders aber die erste, daß der durch das Anschwellen des Spermatozoons verursachte Wasserverlust die Entwicklung auslöst, hat insofern mit den von LOEB ausgesprochenen Ansichten Aehnlichkeit, als auch dieser Forscher, wie wir im vorhergehenden Kapitel gesehen haben, die Auslösung der künstlichen Parthenogenese bei der osmotischen Methode auf den Wasserverlust zurückführt. Mir erscheint aber eine direkte Uebertragung dieses Prinzips auf die normale Befruchtung nicht statthaft. Der Wasserverlust muß doch bei längerer Einwirkung hypertotonischer Lösungen unvergleichlich größer sein, als bei der Befruchtung. Es genügt ferner der Hinweis darauf, daß bei bestimmten Tierformen (Echiniden) die ganze Wanderung des Spermakopfes durch das Ei-protoplasma in der Regel ohne jede Anschwellung des männlichen Vorkernes von statten geht. Die zweite Hypothese von DELAGE bezüglich der Einführung gewisser Fermente stimmt auch mit den jetzigen Anschauungen über die entwicklungsregenden Momente überein; der Hauptgedanke, daß die Spermatozoen in das Ei gewisse Fermente hineinbringen, rührt eigentlich von WINKLER (215) her. Die Experimente WINKLERS, welcher durch Samenextrakt die Eier zur Furchung gebracht hat, sind jedoch nicht ganz entscheidend, so daß auch diese Hypothese durch die genannten Versuche von WINKLER nicht genügend begründet wird. Eine weitere Aufgabe der biologischen Forschungen war die Frage, wie diese Stoffe wirken müssen, um den Entwicklungsvorgang auszulösen. Diese Erklärung wurde erst von LOEB gegeben. Die ersten Experimente von DELAGE verdienen aber Beachtung, da er durch seine Versuche mit  $\text{CO}_2$  nachgewiesen hat, daß die Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese auch ohne Steigerung des osmotischen Druckes veranlaßt werden kann. Allerdings hat erst LOEB (139 o, p) die eigentliche Wirkung der Kohlensäure bei der Entwicklungserregung gründlicher aufgeklärt.

In neuerer Zeit hat DELAGE (42) die Methode mit Tanninsäure und Ammoniak angegeben, die ich bereits oben (p. 819) besprochen habe. Mit dieser Methode hat er, wie bekannt, weit in der Entwicklung vorgerückte Stadien bekommen. Er hob dabei hervor, daß die Lösungen nicht nur hypertotonisch, sondern mit Seewasser isotonisch und hypotonisch sein können. Weiter bemerkt DELAGE gegen LOEB, daß die Faktoren, welche die künstliche Parthenogenese hervorrufen, auch in Abwesenheit von Sauerstoff wirken können. Doch bevor ich auf die Analyse dieser Methode eingehe, will ich noch einige Bemerkungen über die Gedanken, welche der Erfindung dieser Methode zugrunde liegen, vorausschicken.

Wie bereits von GODLEWSKI hervorgehoben wurde (vgl. GODLEWSKI, 62, p. 186 u. 187), sind die Hauptideen, auf die sich die Methode von DELAGE gründet, schon früher ausgesprochen worden. DELAGE (42, p. 454) sagt nämlich im Jahre 1908, daß er auf seine neue Methode der Parthenogenese durch folgende Idee gebracht wurde: „Ich möchte hier diese Idee bloß andeuten, bevor sie in den Schlußfolgerungen ausgeführt wird. Die wesentlichen Phänomene der Furchung müssen auf die sukzessiven Gerinnungen und Verflüssigungen der plasmatischen Kolloide zurückgeführt werden. Wenn man diese Prozesse in ihrer natürlichen Reihe durch entsprechende Faktoren herbeiführen könnte,

müßte man das Auftreten der Furchung erwarten.“ Diese Idee wurde aber von J. LOEB bedeutend früher ausgesprochen (und später als nicht richtig aufgegeben). Er sagt nämlich in seinen Vorlesungen über die Dynamik der Lebensvorgänge: „Bei meinen ersten Versuchen (vgl. dazu die Arbeit vom Jahre 1900 im Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3) über die künstliche Parthenogenese ging ich von der Annahme aus, daß das Wesen der Befruchtung in einer Zustandsänderung der Kolloide des Eies bestehe, beispielsweise Gerinnungen und Verflüssigungen, und ich war geneigt, die Rolle des osmotischen Druckes und spezifischer Salze oder Ionen zu verwerten“ (p. 252). DELAGE ist der Meinung, daß diese essentiellen Vorgänge der Gerinnung und Verflüssigung in der Befruchtungsmembranbildung und der Lösung der Kernmembran ihren Ausdruck finden<sup>1)</sup>.

Aus meinen früheren Bemerkungen geht deutlich hervor, welche große Bedeutung LOEB dem Prozeß der Membranbildung bei der Einleitung des Entwicklungsvorganges schon im Jahre 1905 zugeschrieben hat. Die andere Tatsache, daß die Kernmembranlösung hier auch ein wichtiges Moment bildet, wurde ebenfalls von LOEB zuerst hervorgehoben<sup>2)</sup>.

Für jeden Unbefangenen unterliegt es also gar keinem Zweifel, daß die Priorität dieser Gedanken vollständig LOEB gebührt. Es muß weiter bemerkt werden, daß der Gedanke über Veränderung des Zustandes in Kolloidsubstanzen in der Arbeit von M. FISCHER und W. OSTWALD (54) (aus dem Laboratorium von LOEB) ausführlich entwickelt wurden. Die Arbeit dieser Autoren hat DELAGE ebenfalls unberücksichtigt gelassen.

Wie bereits bemerkt, sah sich LOEB veranlaßt, diese Erklärung der künstlichen Parthenogenese aufzugeben, denn sie ist in der Tat zum größten Teil unhaltbar. In der Kritik der Hypothese von M. FISCHER und W. OSTWALD habe ich die Unzulänglichkeit des Gerinnungs- und Verflüssigungsprinzips zur Genüge besprochen.

Es erübrigen nur noch wenige Bemerkungen über die Bedeutung der Kernmembranlösung. Ich kann diesem Prozeß keine eminente Bedeutung zuschreiben, halte ihn vielmehr bloß für eine Begleiterscheinung jeder Kernteilung. Bekanntlich kann trotz der Auflösung der Membran die Entwicklung ausbleiben, was man bei Behandlung der Eier mit Fettsäuren konstatieren kann. Obwohl die Monasterstadien nicht einmal die Teilung des Kernes in zwei Tochterkerne ergeben, gehen ihnen bekanntlich dennoch die Kernmembranlösungen voraus. Die Arbeiten über amitoseähnliche Kernteilungen beweisen dagegen, daß auch ohne Kernmembranlösung die Zellteilung stattfinden kann (vgl. die neueste Arbeit von SCHILLER, 198a, u. a.). Ich übergehe hier sogar die Ansichten derjenigen Autoren, welche die Teilung der embryonalen Zellen durch Amitose für zulässig halten, wie auch derjenigen, welche das Vorhandensein der Kernmembran überhaupt in Abrede stellen.

Durch alle hier besprochenen Beobachtungen wird also dieser Hypothese der Boden gänzlich entzogen.

1) „Pour l'œuf ces premiers phénomènes semblent être la formation de la membrane vitelline, puis la dissolution de la membrane nucléaire.“

2) LOEB sagte noch im Jahre 1900: „Es scheint, als ob die Verflüssigung der Kernmembran und anderer Bestandteile des Kernes zuerst für die Zellteilung nötig wäre.“

Nun kehren wir zur näheren Analyse der Methode von DELAGE zurück. Die erste Frage, die hier aufgeworfen werden muß, ist die, ob etwas an dem, was wir vorher in der Hypothese LOEBS kennen gelernt haben, nach der Veröffentlichung der Arbeiten von DELAGE geändert werden soll. Diese erste Frage muß ich entschieden mit Nein beantworten:

Die wesentlichen Unterschiede zwischen der LOEBSchen Auffassung der künstlichen Parthenogenese und derjenigen von DELAGE sollen nach der Angabe des letztgenannten Autors von zweierlei Art sein. Erstens: LOEB hat behauptet, daß die mit Seewasser isotonischen und die hypotonischen Lösungen keinen Einfluß auf die Anregung zur künstlichen Parthenogenese ausüben, daß dagegen dieser Einfluß durch hypertonsche Lösungen veranlaßt werden kann — und zwar wirkt eine solche Lösung nach LOEB nur korrigierend. DELAGE glaubt demgegenüber nachgewiesen zu haben, daß diese Wirkung auch den iso- und hypotonischen Lösungen zukommt. Zweitens: LOEB behauptete, daß die Wirkung der hypertonschen Lösung nur in Sauerstoffanwesenheit stattfindet. Demgegenüber behauptet DELAGE auf Grund seiner Experimente, daß die Wirkung der Lösungen, welche die künstliche Parthenogenese veranlassen, auch ohne Sauerstoffzutritt möglich sei.

Was die erste Behauptung betrifft, daß die hypotonischen und die isotonischen Lösungen die künstliche Parthenogenese veranlassen können, so ist sie hinsichtlich der Wirkung von Fettsäuren und anderer cytolytisch wirkenden Substanzen richtig. Diese Meinung hat LOEB seit 1905 stets vertreten. Jedoch die Behauptung bezüglich der Wirkung von Salzen und Nichtleitern wie Zuckerlösungen beruht auf dem Irrtum, daß DELAGE keinen Unterschied zwischen isosmotischen und isotonischen Lösungen macht. Man weiß ja bereits aus der pflanzenphysiologischen Literatur, daß die isosmotischen Substanzen bezüglich des osmotischen Druckes, welchen sie auf das betreffende Protoplasma ausüben, nicht immer gleichwirkend sind. Das wäre nur dann der Fall, wenn das Protoplasma für alle Substanzen, die wir anwenden, vollständig impermeabel wäre. Das stimmt aber nicht. Wir wissen, daß die Permeabilität nicht nur von der einwirkenden Substanz abhängig ist, sondern in hohem Grade durch die Beschaffenheit der betreffenden Plasmaart bedingt ist. Aus den neuesten Arbeiten von J. LOEB (146, 149) geht hervor, daß diese Regel auch für die Echinideneier voll gilt. Die Lösungen, welche z. B. mit Seewasser isosmotisch oder hypertonsch sind, wirken auf Seeigelleier wie hypotonische Lösungen. Ich kann hier dieses Problem nicht näher durch Resultate der Experimente von LOEB illustrieren und muß auf seine Originalarbeiten verweisen (vgl. besonders LOEB, 146). Zusammenfassend kann ich nur bemerken, daß dem von DELAGE gegen LOEBS Hypothese erhobenen Einwand eben aus dem Grunde, weil diese zwei Begriffe „isotonisch“ und „isosmotisch“ nicht streng auseinander gehalten werden, jede Beweiskraft abgesprochen werden muß.

Wie steht es nun mit dem zweiten Einwand bezüglich der Notwendigkeit des Sauerstoffes in den Lösungen, welche zur Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese verwendet werden? Zunächst muß festgestellt werden, daß diese Behauptung von LOEB sich nur auf die Wirkung der hypertonschen Lösungen, nicht anderer, künstliche Parthenogenese hervorrufender Mittel bezieht. Aber auch in dieser Hinsicht be-

dürfen die Angaben von DELAGE weiterer Bestätigung und genauere Schilderung der Versuche. Besonders nicht exakt genug beschrieben sind die Experimente mit Auspumpen der Luft. Aus der Beschreibung scheint hervorzugehen, daß der Apparat während des Versuches geöffnet wurde; jedenfalls hat man nicht die Gewähr, daß die Lösung wirklich sauerstofffrei war. Aus der Arbeit von BOUSINGAULT und aus der Arbeit von GODLEWSKI (58) ist ja bekannt, wie schwer es ist, das Wasser von der darin gelöst enthaltenen Luft vollkommen zu befreien; ferner ersieht man aus der Arbeit von GODLEWSKI, daß die Eier den Sauerstoff fast unabhängig von seinem Partialdruck auszunützen vermögen. Es liegt also auf der Hand, daß diese Methode hier nicht ausreichen kann. Weitere Experimente wären mithin nötig, um die These von DELAGE annehmen zu können.

Was die andere Methode von DELAGE betrifft, nämlich das Durchleiten von Stickstoff durch diese Lösungen, so erscheint sie aus dem Grunde nicht entscheidend, weil sich der Verdacht aufdrängt, daß sich die vorher mit Tanninsäure behandelten Eier deshalb entwickelten, weil sie nach der Behandlung mit Tanninsäure eine Zeitlang im sauerstofffreien Medium verweilten. Die Lösung, in der sie lagen, konnte zwar ganz wirkungslos sein, die Eier entwickelten sich aber dennoch, weil sie durch Tanninsäure zu den ersten Cytolysestadien, obschon vielleicht ohne wahrnehmbare Dotterhaut<sup>1)</sup> veranlaßt wurden und sich sodann im sauerstofffreien Medium von der schädlichen Nebenwirkung dieses Prozesses befreiten (vgl. analoge Experimente von LOEB, 139 w, y).

Zusammenfassend kann ich sagen, daß durch die bisherigen Experimente von DELAGE, die Auffassung der die künstliche Parthenogenese und Entwicklung überhaupt bedingenden Momente, welche von LOEB ermittelt worden ist — gar keine wirklich begründete Aenderung erfahren hat.

DELAGE verdanken wir dagegen die erste<sup>2)</sup> Feststellung der Tatsache, daß die durch künstliche Parthenogenese erzeugten Larven weiter gezüchtet werden können. Mit besonderer Sorgfalt und Geschicklichkeit wurden die Larven noch über das Metamorphosestadium hinausgezüchtet, so daß DELAGE (43) einige Exemplare von definitiv ausgebildeten, der Geschlechtsreife nahestehenden Echiniden besitzt. Die nähere Untersuchung derselben verspricht erfolgreiche Resultate.

Nur anhangsweise möchte ich noch andeuten, daß DELAGE (44) im Jahre 1908 in zwei Mitteilungen über seine Versuche berichtet, in denen es sich um künstliche Erregung zur Parthenogenese durch Elektrizität handelte. Es fehlt leider sowohl in der ersten, wie in der zweiten Mitteilung jeder Anhaltspunkt für eine nähere Analyse dieser Erscheinung. Nach der ersten Mitteilung sollte man glauben, daß die Eier in statischer Weise elektrisiert, daß sie also durch Veränderung der negativen Ladung in positive zur Parthenogenese angeregt wurden. Jedoch in Anbetracht alles dessen, was wir über den Einfluß der Elektrizität auf die sich entwickelnde Substanz wissen, wäre diese Er-

1) Leider kann man aus der Arbeit von DELAGE nicht erfahren, wie die Furchung bei diesen Eiern verlief, die neue Arbeit jedoch von SHEARER und LLOYD (199) berichtet, daß die Dotterhaut dort nicht hervorgerufen wird.

2) Vgl. auch die Arbeit von SHEARER und LLOYD (199).

scheinung höchst sonderbar, so daß man wirklich mit irgendeinem Fehler rechnen muß.

In der zweiten Mitteilung hat jedoch DELAGE (44a) die Interpretation der Erscheinung geändert. Er glaubt, daß hier die Eier durch Säure und Alkalien, welche bei der Elektrolyse der Lösung entstehen, zur Entwicklung angeregt werden. Ich will hier die Sache nicht näher erörtern und gehe auch auf die Frage nicht ein, ob ein Strom hier überhaupt fließt oder nicht, muß aber darauf hinweisen, was sonst DELAGE selbst hervorhebt, daß die Konzentration der Säuren und Alkalien, die bei der Elektrolyse eventuell entstehen könnten, absolut nicht ausreicht, um die Parthenogenese hervorzurufen. Da der Verf. selbst weiter bemerkt, daß noch weitere Forschungen hier unentbehrlich sind, müssen wir dieselben abwarten, bevor sich etwas Positives darüber sagen läßt. Nach dem, was bisher in dieser Hinsicht veröffentlicht wurde, ist die ganze von DELAGE beschriebene Erscheinung vollkommen unverständlich und nicht analysierbar.

Die Umschau, die wir in der Literatur über künstliche Parthenogenese bei Echiniden gehalten haben, führt uns zu dem Schluß, daß die von LOEB aufgestellte Theorie der Entwicklungserregung eigentlich die einzige ist, welche mit den tatsächlichen Versuchsergebnissen im Einklang steht und wirklich begründet erscheint. Es drängt sich aber die Frage auf, ob diese auf Grund der Untersuchungen bei Echiniden gewonnenen Resultate sich auch auf andere Tiere verallgemeinern lassen. Um diese Frage zu entscheiden, müssen wir die bisherigen Literaturangaben bezüglich anderer Tiere wenigstens in den Hauptzügen gleichfalls kennen lernen.

### 3) Versuche an anderen Tieren.

#### a) Versuche an Würmern.

Die ersten Versuche an Würmern wurden von J. LOEB (128, 139 h) noch im Jahre 1901 angestellt. Durch Erhöhung des osmotischen Druckes brachte J. LOEB die Eier von *Chaetopterus* zur Entwicklung und erhielt sogar schwimmende Larven. Die Beobachtung ist aus dem Grunde wichtig, weil der genannte Forscher dabei festgestellt hat, daß die Entwicklung ohne Furchung verläuft. Das bildet nun den Ausgangspunkt für die weiteren von F. R. LILLIE (111) an *Chaetopterus* unternommenen Studien, in welchen zum erstenmal positiv nachgewiesen wurde, daß auch die cytologische Differenzierung ohne Plasmateilung verlaufen kann. Derselben Methode der Erhöhung des osmotischen Druckes bedienten sich auch LOEB und M. H. FISCHER in ihren über Parthenogenese bei *Amphitrite* angestellten Versuchen. BULLOT (35) gelang es, bei *Ophelia* durch Erhöhung des osmotischen Druckes die künstliche Parthenogenese zu erreichen. Auch SCOTT (198) stellte weitere Experimente mit *Amphitrite* an, deren Eier er ebenfalls durch Erhöhung des osmotischen Druckes und durch Schütteln zur Entwicklung brachte. Die Kernteilung ging hier jedoch hauptsächlich ohne Zellteilung vor sich. Von großer Bedeutung ist die Arbeit von G. LEFÈVRE (110), welcher künstliche Parthenogenese bei *Thalassema mellita* hervorgerufen hat. Er setzte nämlich dem Seewasser Säuren zu, und zwar sowohl anorganische (HCl, HNO<sub>3</sub>, H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>), wie auch organische (Acid. aceticum und oxali-

cum) — in anderen Versuchen wieder bediente er sich der zum erstenmal von DELAGE (41 a, b, c, d) bei *Asterias* angewandten Methode, indem er die Eier in mit  $\text{CO}_2$  gesättigtem Seewasser eine Zeitlang beließ (und zwar nicht länger als eine Stunde). Die Resultate LEFÈVRES sind sehr beachtenswert. Das von ihm angewandte Material zeichnet sich dadurch aus, daß die befruchteten Eier, wie die der Echiniden, sofort nach der Befruchtung eine Befruchtungsmembran bilden. Nun bemerkte man, daß sie auch nach Uebertragung aus angesäuertem Seewasser in normales eine solche Befruchtungsmembran aufweisen. Die Entwicklung ging hier ganz normal vor sich. Die aus der Arbeit LEFÈVRES reproduzierten Abbildungen zeigen die sukzessiv aufeinander folgenden Entwicklungsstadien. Wir sehen hier die regelmäßige Furchung (Fig. 249—252), Blastula- (Fig. 253) und Gastrulabildung

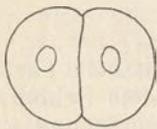


Fig. 249.

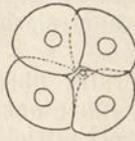


Fig. 250.

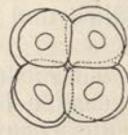


Fig. 251.

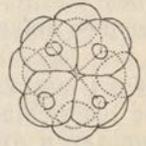


Fig. 252.

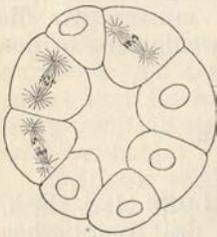


Fig. 253.

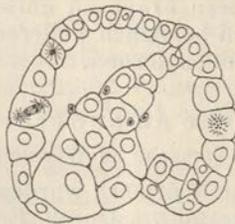


Fig. 254.

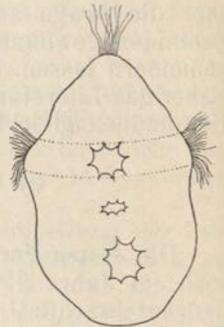


Fig. 255.

Fig. 249—255. Auf dem Wege der künstlichen Parthenogenese hervorgerufene Entwicklung von *Thalassema mellita*. Fig. 249—252 Furchungsstadien, Fig. 253 Blastula, Fig. 253 junges Gastrulastadium, Fig. 255 Trochophorastadium. Nach LEFÈVRE (110).

(Fig. 254), und es kommt zur Bildung der schwimmenden Trochophora (Fig. 255). LEFÈVRE fand, daß sich in günstigen Experimenten 50—60 Proz. Eier entwickelten.

Neuerdings hat J. LOEB (145) wichtige Resultate über künstliche Parthenogenese bei *Polynoe* veröffentlicht. Diese Eier werden bekanntlich unreif abgelegt und reifen erst im Seewasser. Nun wurden die Eier erst nach vollzogener Reifung in Seewasser gebracht, welches mit hämolytisch wirkenden Substanzen versetzt war. So wurden in einer Serie die Experimente mit Saponin gemacht und die Eier nach kurzem (1 Minute) Aufenthalt in so verändertem Seewasser in normales Seewasser zurückgebracht, wo sie sofort eine Befruchtungsmembran bildeten. In vielen Fällen genügte die Hervorrufung der Befruchtungsmembran, um die Entwicklung in Gang zu setzen, nur wurde hier-

durch das Entwicklungstempo bedeutend verlangsamt. Bei den meisten Keimen dauerte jedoch die Entwicklung nicht lange, und es trat bald ein Stillstand ein. Jedoch durch nachfolgende Behandlung mit hypertonen Lösungen konnte man die Entwicklung derart beeinflussen, daß sie sich weder hinsichtlich ihres Tempos noch ihrer morphologischen Merkmale von den durch Befruchtung zur Entwicklung angeregten unterschieden.

Statt Saponin kann auch hyperalkalisches Seewasser verwendet werden, um die Entwicklung auszulösen. Wenn die Eier von *Polynoe* dauernd in solchem hyperalkalischen Seewasser verbleiben, können sie zur Entwicklung von Larven veranlaßt werden, vorausgesetzt, daß der Sauerstoffvorrat günstig ist. Die Resultate können durch nachträgliche Behandlung der Eier mit hypertonischem Seewasser auch hier verbessert werden.

Stellen wir jetzt die wichtigsten durch Experimente an Würmern gewonnenen Resultate zusammen, so geht daraus ohne weiteres hervor, daß sie eigentlich die Ergebnisse der Versuche bei Echiniden bestätigen. Wir haben gesehen, daß man bei Verwendung der rein osmotischen Methode nur eine unvollständige Nachahmung der durch Befruchtung veranlaßten Entwicklung erhält. Dagegen ist bei Anwendung von hämolytisch wirkenden Stoffen die Anregung zur vollkommen normalen Entwicklung gegeben. In vielen Fällen (*Thalassema mellita*, LEFÈVRE, zum Teil auch *Polynoe*) reicht diese Aenderungsform aus, um die richtige Entwicklung hervorzurufen. In dem übrigen Teil der Fälle ist jedoch noch eine Korrektur nötig (*Polynoe*), welche sich durch Behandlung der Eier mit hypertonen Lösungen durchführen läßt. Mit anderen Worten, die Oxydationsprozesse, welche in den Annelideneiern durch die cytolytischen Substanzen (Säuren bei LEFÈVRE, Saponin bei J. LOEB) veranlaßt werden, verlaufen in vielen Fällen vom Anfang an in richtigen Bahnen, in anderen aber weichen sie von der Norm ab, können jedoch durch hypertenisches Seewasser derart modifiziert werden, daß sie später zur Bildung der Kernsubstanz aus dem Protoplasma führen.

KOSTANECKI (100) behandelte die Eier von *Aricia* mit einer Flüssigkeit, welche aus 10 T. einer  $\frac{1}{10}$  n Salpetersäure + 90 T. Meerwasser bestand, 2—2 $\frac{1}{2}$  Minuten, spülte hernach in frischem Meerwasser aus und brachte sie in eine Mischung von 10 ccm 2 $\frac{1}{2}$  n KCl-Lösung und 90 ccm Meerwasser, wo sie 15—20 Minuten verblieben. Auf diese Weise erhielt er die Reifung und die ersten Furchungsstadien. Die Entwicklung verlief aber abnorm und wurde bald sistiert. KOSTANECKI untersuchte das Material der künstlich erzeugten Furchung und Reifung auch cytologisch.

In neuester Zeit versuchten J. LOEB und H. WASTENEYS (168) die Eier von *Chaetopterus* zur Segmentation durch Anwendung folgender Methode anzuregen: 1 $\frac{1}{2}$ —2 $\frac{1}{2}$  Minuten wurden die genannten unbefruchteten Eier mit einer Flüssigkeit, die aus 25 ccm  $\frac{3}{8}$  m Strontiumchlorid + 2 ccm  $\frac{m}{2}$  NaCl + CaCl<sub>2</sub> + KCl bestand, behandelt, sodann 10 Minuten lang der nämlichen, mit dem gleichen Volumen von Ochsen serum verdünnten Flüssigkeit exponiert und endlich in die hypertenische Lösung übertragen. Es zeigte sich, daß die Eier sich entwickelten, und zwar so, daß die Furchung mit Kern- und Plasma teilung verlief.

An gleichem Material stellte auch H. M. ALLYN (1a) zahlreiche Experimente über künstliche Parthenogenese an. Er verwendete zur Hervorrufung derselben bei *Chaetopterus*-Eiern verschiedene Konzentrationen von Salzen, und zwar von KCl und NaCl mit verschieden langer Expositionszeit, außerdem auch andere Agentien, wie Säuren, Alkalien, Alkohol, KCN, Seewasser mit Ueberschuß und ohne Sauerstoff, Temperaturveränderungen und verschiedene Kombinationen der oben aufgezählten Faktoren. Das gründliche Studium von ALLYN, welcher auch verhältnismäßig weit vorgerückte Entwicklungsstadien erhielt, ergab, daß das *Chaetopterus*-Ei in labilem Gleichgewicht sich befindet und auf verschiedene Reize mit der Entwicklung reagiert. Die künstlich hervorgerufenen Veränderungen in der kortikalen Eischicht, die sich durch Membranbildung äußern, genügen jedoch nicht, um die Entwicklung in Gang zu setzen. Es ist von großer Wichtigkeit, daß ALLYN (1a) in seinen Kulturen Larven erhalten hat auch in denjenigen Fällen, in denen das Ei keine Richtungskörper oder nur einen ausgestoßen hatte. Weiter hat sich aus den Versuchen von ALLYN gezeigt, daß die Hemmung der Oxydation die Differenzierung im Laufe der Entwicklung beeinträchtigt, resp. sistiert. Wird die Differenzierung der Keimkomponente in Gang gesetzt, so wird dadurch auch die Oxydationstätigkeit erhöht.

Von Belang ist die von ALLYN auch für *Chaetopterus* festgestellte Tatsache, daß die Kombination von zwei entwicklungsregenden Momenten die Entwicklung oft beeinträchtigt. So verläuft die Entwicklung abnorm, wenn die Befruchtung durch Spermatozoen mit der Anwendung der hypertonischen Lösungen auf dieselben Eier kompliziert wird. Diese Beobachtung steht mit dem im Einklang, was an Echiniden von KONOPACKI (91) und GRAY (69a) konstatiert wurde. Auch bei *Chaetopterus* treten dabei mehrpolige Mitosen auf.

#### b) Versuche an Echinodermen.

Das klassische Material zu den Versuchen über künstliche Parthenogenese bilden die Echiniden. Die Versuchsergebnisse an diesem Material haben wir bereits oben (p. 805—847) besprochen, so daß wir gleich zu den Seesternen übergehen können.

Die Seesterne wurden zum erstenmal zu Experimenten über künstliche Parthenogenese von DELAGE (41b, d) verwendet. Dieser Forscher bediente sich in seinen ersten Versuchen der LOEBschen Methode, verwendete also hypertonische Lösungen (Seewasser mit Zusatz von KCl, NaCl, MgCl<sub>2</sub> usw.) und kam zu demselben Resultat, wie LOEB bei seinen an Echiniden und Anneliden durchgeführten Versuchen. Weiter gelang es DELAGE (41d), durch Temperaturerhöhung des umgebenden Mediums ebenfalls eine beträchtliche Anzahl von schwimmenden Larven zu erhalten. Auch durch Einwirkung von Säuren, besonders von HCl, durch Kombination der Temperaturerhöhung und des Säurezusatzes, durch Erhöhung der Temperatur und Konzentration erhielt er ebenfalls positive Resultate.

MATHEWS (171) beobachtete die Entwicklung der *Asterias*-Eier, welche überhaupt eine gewisse Tendenz zur natürlichen Parthenogenese zeigen, nach dem Schütteln und fand, daß die Eier in einem Fall sehr stark geschüttelt werden müssen, während in einem anderen schon eine leichte Bewegung im Kulturglas genügt. Diese Versuchsergebnisse

zeigen also mit denjenigen, die als erste über künstliche Parthenogenese bei Seidenwürmern (TICHOMIROFF, 204, 205) angestellt wurden, eine gewisse Aehnlichkeit. Hier wurde ebenfalls das mechanische Agens verwendet.

In seinen weiteren Mitteilungen berichtet DELAGE über die künstliche Parthenogenese bei *Asterias glacialis*, welche er durch mit Kohlensäure gesättigtes Seewasser erhielt, wobei es ihm gelang, aus den Embryonen durch besondere, sehr sorgfältige Behandlung derselben weit vorgerückte Entwicklungsstadien heranzuzüchten. Die hier aus der Arbeit von DELAGE (42) reproduzierte, noch im Jahre 1904 erhaltene Larve zeigt ein der Metamorphose ganz nahestehendes Stadium (Fig. 256). DELAGE züchtete die Larven in stets bewegtem Wasser und fütterte sie mit Algen, er ist aber der Meinung, daß die Eier der Tiere sich durch die Tendenz zur Parthenogenese auszeichnen, und daß diese Eigentümlichkeit durch verschiedenste Faktoren aktiviert werden kann, zu denen auch die Wirkung von CO<sub>2</sub>-haltigem Seewasser gehören soll.

GARBOWSKI (55), welcher auf Veranlassung von DELAGE die künstliche Parthenogenese der Asteriden untersuchte und sich derselben Methode bediente, ist der Meinung, daß die künstliche Parthenogenese in den Eiern von *Asterias* durch die Kohlensäure deshalb hervorgerufen wird, weil die Eier in eine Art von Narkose versetzt werden. Dafür soll der Umstand sprechen, daß wir in den in CO<sub>2</sub>-haltiges Seewasser gebrachten Oocyten die Reifungsvorgänge sofort gehemmt sehen. Die Auslösung der Entwicklung betrachtet GARBOWSKI „als spezifisches Geschehen“, welches mit dem Agens in einem losen Zusammenhang steht, „wie etwa die Parthenogenese bei einer Bombycide mit der Aktion des ‚Bürstens‘ der Eizelle“.

Es leuchtet nach alledem, was wir bisher über die Parthenogenese gehört haben, ohne weiteres ein, daß diese Hypothesen zweifellos als hin-fällig zu bezeichnen sind. Die bisher besprochenen Methoden der künstlichen Parthenogenese bei Asteriden lassen sich ganz einwandfrei auf die von LOEB angegebene Theorie zurückzuführen. Die Wirkung der von DELAGE in seinen ersten Experimenten gebrauchten hypertonen Lösungen wurde im Kapitel über Echiniden besprochen. Den Einfluß der Säuren dagegen, die Temperaturerhöhung, die Wirkung der Kohlensäure, von denen die letztere zum erstenmal von DELAGE, sodann von GARBOWSKI verwendet wurde, kann man geradezu als Wirkung von Agenzien erklären, welche die Cytolyse veranlassen. Die Eigenschaften der Kohlensäure in dieser Hinsicht sind wieder aus der Arbeit von LOEB bekannt. GODLEWSKI (61) hat diese Eigentümlichkeit der Kohlensäure bezüglich ihrer membranbildenden Wirkung ebenfalls bestätigt. Daß es sich auch bei den Asteriden eben um diese Wirkung der Kohlensäure handelt, geht schon daraus hervor, daß die Hervor-rufung der Membranbildung bei den Seesterneiern sowohl in den

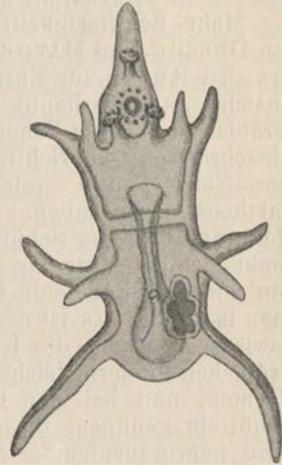


Fig. 256. Auf dem Wege der künstlichen Parthenogenese gewonnene Larve (Bipinnaria-stadium am Anfang der Brachiolaria) von *Asterias glacialis*. Nach Y. DELAGE.

Beobachtungen von DELAGE als auch in denjenigen von GARBOWSKI hervorgehoben wurde. Die Wirkung der Kohlensäure äußert sich jedoch noch in anderer Richtung. Sobald die Anregung zu der Entwicklung durch dieselbe bei dem Prozeß der Membranbildung gegeben ist, und die Eier weiter in CO<sub>2</sub>-haltigem Seewasser belassen werden, sind in ihnen die Oxydationsvorgänge zeitweise gehemmt. Dadurch ist dem Ei die Gelegenheit gegeben, sich von der schädlichen Nebenwirkung des Membranbildungsprozesses zu befreien.

Wir haben oben bei den Echinideneiern gesehen, daß, nachdem die Befruchtungsmembran einmal gebildet worden ist, nach Aufhebung der Oxydationsvorgänge (Behandlung mit KCN oder Vertreibung des Sauerstoffes) der Entwicklungsgang ganz normal verläuft (J. LOEB). Hier ist die Oxydation durch CO<sub>2</sub> gehemmt.

Mehr Schwierigkeiten bieten die Resultate derjenigen Versuche von DELAGE und MATHEWS mit Seesterneiern, welche durch mechanische Reize zur Entwicklung veranlaßt wurden. DELAGE ist der Ansicht, daß überhaupt jeder Reiz imstande ist, die Entwicklung zu veranlassen. Diese Behauptung kann selbstverständlich nur mit großer Einschränkung als richtig betrachtet werden und könnte höchstens für jene Tiere gelten, welche eine eklatante Tendenz zur natürlichen Parthenogenese haben. J. LOEB (149) vertritt in dieser Hinsicht die Meinung, daß das Schütteln hier die Membranbildung veranlaßt. Er denkt sich den Vorgang so, daß es sich dabei um ein Zusammenfließen von vorher (durch eine feste oder flüssige Lamelle) getrennten Tröpfchen handelt. „Es ist denkbar — sagt er weiter —, daß bei den Eiern gewisser Formen die Lamellen, welche das Zusammenfließen dieser Tröpfchen hindern, leichter beseitigt werden, als bei den Eiern anderer Formen, und bei den Eiern ersterer Formen könnte dann bloßes Schütteln genügen, um die Membranbildung und damit die Entwicklung hervorzurufen.“ Als Stütze seiner Hypothese gibt LOEB die Beobachtung an, daß es beim mechanischen, künstlich auf die Seesternevarien ausgeübten Druck bei einem Teil der Eier zur Membranbildung kommt. Die Emulsion, aus welcher das Protoplasma der Eier besteht, muß also an der Grenze der Haltbarkeit stehen und kann durch mechanischen Druck, resp. Schütteln zerstört werden, so daß die Reize die Membranbildung zur Folge haben. Die Membran muß hier also in gewissem Grade präformiert sein.

Wenn man diese sehr wahrscheinliche, allerdings aber hypothetische Erklärung der Anregung zur künstlichen Parthenogenese durch mechanische Reize annimmt, muß man sich weiter bezüglich der Struktur des Protoplasmas entschließen, dieses nicht als eine chemische Verbindung von Lipoid und Eiweiß, sondern als eine Emulsion von Eiweiß in Lipoiden aufzufassen.

Untersuchungen über künstliche Parthenogenese bei Asteriden wurden weiter von R. S. LILLIE (116) vorgenommen. Er setzte die Eier von *Asterias forbesii* auf ganz kurze Zeit der Einwirkung einer erhöhten Temperatur aus und folgte hierbei dem Beispiel DELAGES (41a) und GREELEYS (64b), welche ebenfalls die erhöhte Temperatur zur Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese angewandt hatten. Nach zahlreichen Experimenten kam R. S. LILLIE auf Grund seiner Versuche zu der Ueberzeugung, daß die Expositionsdauer bei der Erhöhung der Temperatur erheblich abgekürzt werden kann, nämlich für 35° auf 70 Sekunden, für 36° auf 40—50 Sekunden,

für 37° auf 30 Sekunden, für 38° auf 20 Sekunden. Bei Einwirkung dieser kurzdauernden Erwärmung erfolgte sofort die Bildung einer Befruchtungsmembran, welche sich von der bei natürlicher Befruchtung angelegten in nichts unterscheidet. Bald darauf beginnt der Entwicklungsprozeß, welcher oft nur bis zu der Blastula führt, in manchen Fällen werden jedoch auch weitere Stadien erreicht. Es hat sich während der Versuche LILLIES gezeigt, daß es für das Resultat der künstlichen Entwicklungserregung sehr wichtig war, in welchem Reifungsstadium die Eier der Einwirkung der höheren Temperatur ausgesetzt wurden. Die sehr interessante Experimentenserie LILLIES hat nämlich bewiesen, daß nur die Erwärmung, welche nach der Lösung der Kernmembran des unreifen Eies stattfindet, jedoch noch vor der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers, entwicklungserregend wirkt. Wird dagegen das unreife Ei früher erwärmt, so bleibt diese Temperaturerhöhung wirkungslos — wird es nach vollzogener Ausstoßung der Wirkung der erhöhten Temperatur ausgesetzt, so wird zwar die Entwicklung veranlaßt, ihr Verlauf ist aber ganz unregelmäßig.

Diese schon an und für sich recht interessante Beobachtung ist noch in anderer Hinsicht von großer Bedeutung. Es wurde nämlich schon früher (1901) von DELAGE (41 a) festgestellt, und später von WILSON (211) bei der Untersuchung des Nemertinen *Cerebratulus* bestätigt, daß man auch die normale Befruchtung, und zwar sogar der kernlosen Eifragmente, nur in bestimmten Reifungsstadien erreichen kann. Nun hat sich aus den Versuchen von LILLIE ergeben, daß die am besten zur Hervorrufung der künstlichen Parthenogenese geeignete Periode eben ungefähr derjenigen entspricht, in welcher auch die Befruchtung am besten gelingt.

LILLIE stellte ferner fest, daß die entwicklungserregende Wirkung der erhöhten Temperatur durch Behandlung der Eier mit KCN-haltigem Seewasser verstärkt werden kann. Wenn man nämlich die Eier vor der Erwärmung oder nach der momentanen Erwärmung auf einige Stunden in Seewasser überträgt, welches gleichzeitig eine  $m/2000$  KCN-Lösung darstellt, so ist dann die Anregung zur künstlichen Parthenogenese am stärksten und die dadurch hervorgerufene Entwicklung so regelmäßig wie nach der Befruchtung durch Spermatozoen.

Seinen Beobachtungen gibt R. S. LILLIE folgende Deutung: Da die parthenogenetische Entwicklung eines unbefruchteten Seesterneies sich durch bloße momentane Erwärmung herbeiführen läßt und alle Vorgänge, welche die Entwicklungserregung begleiten, am besten in Abwesenheit von Sauerstoff verlaufen, mit anderen Worten den Charakter der anaerobiotischen Prozesse aufweisen, so glaubt LILLIE daraus schließen zu können, daß die chemischen Réaktionen, welche der Entwicklungserregung zugrunde liegen, hauptsächlich auf Reduktionen beruhen. Im Anschluß an die Erörterungen von MATHEWS ist LILLIE der Ansicht, daß die Astrosphärenbildung, welche stets die Entwicklungserregung begleitet, als Aeüßerung dieser Reduktionsvorgänge zu betrachten ist. Die momentane Temperaturerhöhung hat zur Folge, daß dadurch die Reduktionsvorgänge beschleunigt werden und infolge dessen sowohl die Astrosphärenbildung als die Entwicklung überhaupt richtig in Gang gesetzt wird.

Die hier auseinandergesetzte Interpretation der entwicklungserregenden Momente, welche LILLIE seinen Versuchen gibt, steht in

schröffem Gegensatz zu der von LOEB aufgestellten Hypothese, und zwar hinsichtlich der Auffassung derjenigen chemischen Prozesse, welche der Entwicklungserregung zugrunde liegen. Während LOEB aus seinen Versuchen den Schluß gezogen hat, daß wir hier mit den Oxydationsvorgängen zu tun haben, hält LILLIE dieselben Prozesse für Reduktionsphänomene.

Mir erscheinen indessen die Schlüsse, welche R. S. LILLIE (116) aus seinen Versuchsergebnissen ableitet, nicht vollkommen stichhaltig. Wären die entwicklungserregenden Prozesse wirklich von anaëroben Charakter, so wäre es doch schwer denkbar, daß man sie durch solche Agentien, wie Säuren, Alkalien, sauerstoffhaltige hypertonsche Lösungen, Schütteln, Blutserum usw. hervorrufen könnte, und es ist doch aus zahlreichen Literaturangaben längst bekannt (s. oben), daß man das Ei gerade durch diese Mittel zur künstlichen Parthenogenese anregen kann. Die Versuchsergebnisse von WARBURG haben doch direkt, positiv nachgewiesen, daß die Intensität der Sauerstoffabsorption sofort nach der Befruchtung, also bereits im Momente der entwicklungserregenden Reaktionen, sehr beträchtlich zunimmt. Wäre die Interpretation von R. S. LILLIE richtig, so sollte man eigentlich gerade das Gegenteil davon erwarten. Im Sinne der Hypothese R. S. LILLIES hat die Erwärmung hier die Aufgabe, bloß die Reduktionsvorgänge zu beschleunigen: Wäre diese Vermutung richtig, so müßte man einen Effekt der Erwärmung auch dann erwarten, wenn die Temperaturerhöhung nicht bis 35°—38° steigt. Nun ist aus den Experimenten LILLIES ersichtlich, daß dies nicht der Fall ist. Auch der Koeffizient der Reaktionsbeschleunigung bei Temperaturerhöhung entspricht dem Gesetz von VAN'T HOFF und ARRHENIUS nicht. — Dagegen erscheinen mir die Resultate der sehr interessanten Versuche R. S. LILLIES im Lichte der Hypothese J. LOEBs als ganz klar. Durch die momentane Erwärmung, welche bekanntlich die Bedeutung eines cytolytischen Agens hat, wird, vorausgesetzt, daß sie stärker ist, das Ei zur künstlichen Membranbildung angeregt. Die nachfolgende Behandlung der Eier mit KCN-haltigem Seewasser kann das Ei von dem gewissermaßen schädlichen, durch den Prozeß der Membranbildung herbeigeführten Zustand befreien (vgl. die Experimente von J. LOEB [139i]). Wir wissen aus den Versuchen LOEBs, daß das Ei unter diesen Umständen sich selbst aus diesem Zustand befreien kann. Die zeitliche Aufhebung der Oxydationsvorgänge wirkt hier wie eine hypertonsche Lösung auf die Eier. Nun kann gegen meine Erwägungen eingewendet werden, daß R. S. LILLIE die Eier auch vor der Erwärmung mit KCN behandelte und daß sich auch bei dieser Behandlung der Effekt durchaus nicht als geringer herausstellte, als beim ersten Verfahren. Darauf kann man erwidern, daß die Experimente LOEBs über die kombinierte Methode der künstlichen Parthenogenese bewiesen haben, daß man die Eier mit hypertonscher Lösung auch vor der Membranbildung behandeln kann, ohne daß in diesem Fall das Ei durch den Membranbildungsprozeß irgendwie geschädigt wird.

Kurz könnte man die Ergebnisse dieser Versuche in folgender Weise zusammenfassen: LILLIE (116) hat bei *Asterias* durch Erhöhung der Temperatur die künstliche Parthenogenese hervorgerufen und dabei festgestellt, daß die Entwicklung regelmäßiger verläuft, wenn die Eier mit KCN-haltigem Seewasser behandelt werden. Die Temperaturerhöhung ruft meiner Ansicht nach eine oberflächliche Cytolyse hervor, die sich morphologisch als Membranbildung äußert.

Dadurch ist die Entwicklungserregung herbeigeführt und der Verlauf der Entwicklung ist durch die Wirkung von KCN-haltigem Seewasser, mit anderen Worten durch temporäre Aufhebung der Oxydationsvorgänge in richtige Bahnen gebracht.

In neuester Zeit hat R. S. LILLIE (122a) festgestellt, daß die Wirkung von KCN-haltigem oder hypertonischem Seewasser durch anästesierende Flüssigkeiten (Ethyl-Aether, Ethyl-Urethan-Chloralhydrat, Chloreton und verschiedene Alkohole) ersetzt werden kann, und zwar müssen diese Flüssigkeiten in der Konzentration verwendet werden, welche eine anästesierende Wirkung ausübt (Kontrollversuche mit *Arenicola*-Larven).

Die Wirkung dieser Flüssigkeiten soll die Permeabilität der oberflächlichen Eischichte herabsetzen und auf diese Weise anticytolytisch wirken.

#### c) Versuche an Mollusken.

Das Verdienst gezeigt zu haben, daß dieses Material für die Erforschung der künstlichen Parthenogenese geeignet ist, gebührt v. KOSTANECKI (96), der im Jahre 1902 die Eier von *Mactra* durch Anwendung der LOEB'Schen osmotischen Methode zur Furchung anregte. Die Experimente KOSTANECKIS wurden eigentlich in rein morphologischer, resp. cytologischer Richtung geführt. Sie verdienen jedoch auch vom Standpunkte der Entwicklungsphysiologie und des Problems der Entwicklungserregenden Faktoren Beachtung. Im Seeigel hatten wir vor uns den Vertreter jener Gruppe von Tieren, deren Eier im Eierstock reifen, so daß schon reife Eier aus der Gonade ausgeschieden werden. Die Eier der Seesterne reifen dagegen erst nach der Ablage im Seewasser und können erst nach vollzogener Reifung befruchtet werden. Im Gegensatz dazu gehört *Mactra* zu jenen Tiertypen, bei welchen die Reifung des Eies erst nach dem Eindringen des Spermatozoons beginnt. Solange das Spermatozoon in das Ei nicht eingedrungen ist, findet die Ausstoßung der Richtungskörperchen nicht statt, auch wenn das Ei unbegrenzt lang im Seewasser liegen bleibt. In der Regel dringt also das Spermatozoon nicht in das reife Ei ein, sondern in den Ovocyt I. Ordnung.

Nun ergab sich aus den Versuchen von KOSTANECKIS (96—102) zum ersten Mal, daß bei diesem Typus der Tiere, bei welchem das Spermatozoon die Anregung nicht nur zur Furchung, sondern zur Reifung gibt, diese Wirkung desselben durch die künstliche Parthenogenese veranlassenden Mittel ersetzt wird. In unreifen Eiern, welche einige Stunden in hypertonischem Seewasser belassen wurden, kam es nach Uebertragung in gewöhnliches Seewasser zur Ausstoßung der Richtungskörperchen wie dies gewöhnlich nach der Befruchtung geschieht.

Eine andere in physiologischer Hinsicht wichtige Tatsache, welche bei den Eiern von *Mactra* durch v. KOSTANECKI nachgewiesen wurde, ist die Erhebung der Befruchtungsmembran nach der Behandlung der Eier mit hypertonischer Lösung. Wir haben gesehen, daß hypertonsische Lösungen allein bei keinem anderen Tier die Membranbildung veranlassen. Leider ist es bisher nicht gelungen, die schädliche Nebenwirkung des Membranbildungsprozesses ganz auszuschalten.

In der weitaus überwiegenden Mehrzahl der von v. KOSTANECKI in mehreren Saisons ausgeführten Versuche haben sich die Eier entweder überhaupt ohne Furchung bis zu schwimmenden Larven entwickelt, oder aber es ging die Furchung anormal vor sich und die Keime starben sehr frühzeitig ab. So interessant auch diese Er-

scheinung in cytologischer Hinsicht ist, so bildet sie dennoch einen Beweis, daß es nicht gelungen ist, eine gewisse Schädigung der Eier bei diesen künstlichen Mitteln zu vermeiden<sup>1)</sup>.

J. LOEB (1391) erzeugte ebenfalls durch hypertonsche Lösungen künstliche Parthenogenese bei *Lottia gigantea* und es gelang ihm mit Hilfe dieser Methode schwimmende Larven zu gewinnen. So weit entwickelten sich aber die Eier nur in ganz seltenen Fällen, sie starben gewöhnlich früher ab. In physiologischer Hinsicht wurde dabei die frühere von LOEB bei seinen Echinidenversuchen gemachte Beobachtung auf die Mollusken ausgedehnt, daß hypertonsche Lösungen sich nur in Sauerstoffanwesenheit bei gleichzeitiger Einwirkung von OH-Ionen als wirksam erweisen.

#### d) Versuche an Insekten und Wirbeltieren.

Bisher waren außer den bereits besprochenen Tiergruppen nur einige fragmentarische Versuche an Insekten und Wirbeltieren gemacht. Bezüglich der ersteren gibt es meines Wissens bisher nur die Arbeiten von TICHOMIROW (204, 205, 205 a), die ich oben bei der Geschichte der künstlichen Parthenogenese erwähnt habe (vgl. p. 805). Die Versuchsergebnisse von TICHOMIROW könnten derart gedeutet werden, wie LOEB die durch Schütteln hervorgerufene Parthenogenese erklärt hat (vgl. p. 852).

Mehr Beachtung verdienen die an Wirbeltieren angestellten Versuche, besonders die von BATAILLON (8—17), bei denen wir wenigstens kurz verweilen wollen. Dieser Forscher behandelte mit Salz- und Zuckerslösungen die unbefruchteten Eier vom Frosch (*Rana fusca*) und vom Neunauge (*Petromyzon Planeri*) und es gelang ihm auf diese Weise, die Anfangsstadien der Entwicklung hervorzuführen. Die Furchung ging jedoch nicht regelmäßig vor sich; ich reproduziere hier in Fig. 257—267 die Furchungsstadien von *Petromyzon* nach BATAILLON, aus welchen die Unregelmäßigkeit des Entwicklungsverlaufes zu ersehen ist. In der Entwicklung trat spätestens im Blastulastadium ein Stillstand ein. Der Verfasser hebt hervor, daß mehrpolige Mitosen hier sehr oft vorkommen und er glaubt, diese Erscheinung mit der begrenzten Dauer der Entwicklung in Zusammenhang bringen zu dürfen. Ich stimme der Ansicht des Verfassers vollkommen bei, daß man nach den Versuchen BOVERIS (28) besonders aber BRACHETS (29, 30) und HERLANTS (76) diesen Verlauf der Karyokinese als für das Ergebnis der Entwicklung sehr schädlich betrachten muß, nur scheint es mir, daß er schon sekundär auftritt und dadurch veranlaßt ist, daß die Eier durch den Einfluß der angewandten Flüssigkeiten in anormalen Zustand versetzt wurden. Dieser anormale Zustand scheint mir auch den Degenerationsprozessen, welche sich bald einstellen, zugrunde zu liegen.

In der oben geschilderten Experimentenserie hat sich BATAILLON (9—10) der Methoden bedient, welche früher für niedere Tiere von anderen Autoren verwendet worden sind. Die große Bedeutung, welche den Veränderungen des osmotischen Druckes für die Entwicklungsvorgänge zukommt, hebt BATAILLON (8) mit Recht hervor. Es ist jedoch auch hier, wie bei niederen Tieren, nicht gelungen, mit Hilfe dieser Methode eine treue Nachahmung des Befruchtungsprozesses durch Spermatozoen zu gewinnen.

1) Es ist beachtenswert, daß bei diesem Tier künstliche Befruchtung eine Entwicklung veranlaßt, welche manchmal ebenfalls von dieser Anomalität nicht frei ist; die Entwicklung kann hier auch ohne Zellteilung verlaufen.

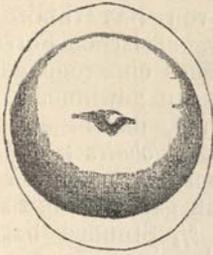


Fig. 257.

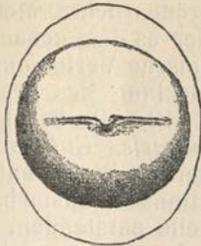


Fig. 258.

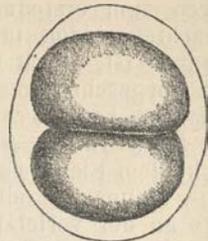


Fig. 259.

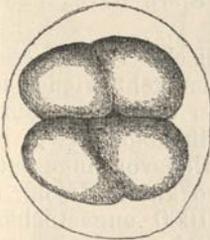


Fig. 260.

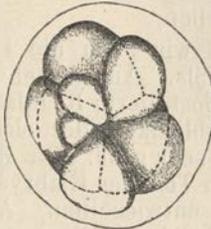


Fig. 261.

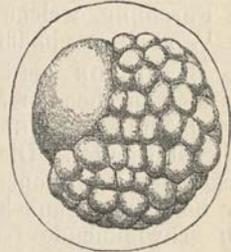


Fig. 262.

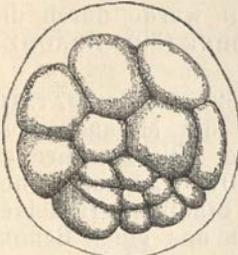


Fig. 263.

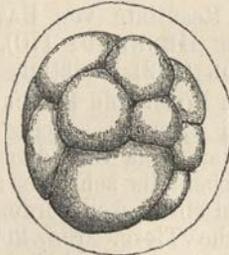


Fig. 264.

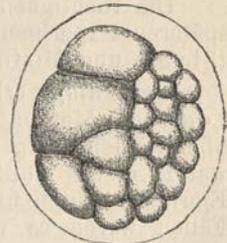


Fig. 265.

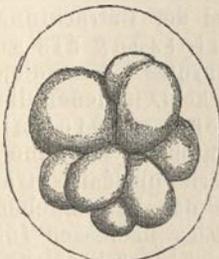


Fig. 266.

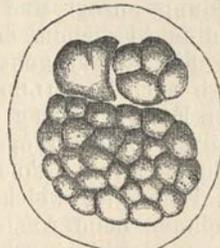


Fig. 267.

Fig. 257—267. Die künstlich hervorgerufene parthenogenetische Furchung von *Petromyzon Plancri*. Nach BATAILLON (8).

Als ein wesentlicher Fortschritt muß die neue, vor einigen Jahren zum erstenmal veröffentlichte Methode von BATAILLON (12) betrachtet werden, in welcher es dem genannten französischen Forscher gelungen ist, durch mechanische Verletzung des Eies eine regelmäßige weit vorgeschrittene Entwicklung des Froscheies zu gewinnen. Das Verfahren von BATAILLON (12—19) beruhte darauf, daß er die Eier von *Rana fusca*, *Bufo vulgaris*, *Bufo calamita*, *Pelobates punctatus*, welche dem Eierstock in steriler Weise entnommen wurden, mit einer Glas-, Manganin- oder Platinnadel anstach, so daß ganz kleine Extravate an der verletzten Stelle entstanden. Nach  $\frac{3}{4}$  Stunden begann die gewöhnliche Rotation des Eies, welches sich wie nach der Befruchtung mit seiner dunklen Hemisphäre nach oben, mit der weißen nach unten orientierte. Nach 4 Stunden (bei  $15^{\circ}$  Temperatur) begann die Furchung, welche allerdings bei den meisten Eiern unregelmäßig, bei  $\frac{1}{5}$  aber regelmäßig verlief.

BATAILLON verdanken wir auch die cytologische Untersuchung des sich furchenden Materials. Aus diesen Studien geht wieder hervor, daß die von DELAGE postulierte Regulation der Chromosomenzahl nicht stattfindet. Die Sterblichkeit der sich parthenogenetisch entwickelnden Embryonen war sehr groß. Die Regulationsvorgänge hatten nur bei einem ganz kleinen Teil der Embryonen so guten Erfolg, daß sich schwimmende Larven entwickelten. Aus 10000 angestochenen unbefruchteten Eiern, welche durch diese mechanische Verletzung zur Entwicklung angeregt wurden, vermochte BATAILLON (13) nur 3 Larven bis zur Metamorphose zu züchten.

Die Richtigkeit der Resultate von BATAILLON wurde durch die späteren Experimente von HENNEGUY (70), DEHORNE (39), BRACHET (31, 32) und MC CLENDON (172) bestätigt.

Neuerdings erhielten LOEB und BANCROFT (162) mit der BATAILLONschen Methode zwei Larven, welche später die Metamorphose überstanden. Fig. 268 zeigt das Bild dieser Tiere. Die Sterblichkeit war in diesen Kulturen ebenfalls sehr groß: von 10000 angestochenen Eiern erreichten nur zwei ein so weit vorgerücktes Stadium. In beiden Fällen waren es weibliche Tiere. Fig. 269 zeigt uns einen Schnitt durch den Eierstock eines von diesen Tieren.

BATAILLON (17) befaßt sich bei Besprechung seiner Untersuchungen mit der Frage, warum eigentlich der Anstich des Eies dieses so selten zur Entwicklung anregt und kommt bei der Betrachtung dieser Erscheinung zu dem Ergebnis, daß die Verletzung als solche nicht genügt, um die Embryogenese hervorzurufen. Nur diejenigen Eier beginnen sich nach BATAILLON zu entwickeln, in denen die Verletzung durch „eine Einimpfung des nukleären Materials kompliziert wird“. („L'embryogenèse exceptionnelle implique un facteur susajouté, l'inoculation à l'œuf d'un matériel nucléaire étranger.“) Die wandernden Elemente, welche auch die das Ei umgebende Gallerte passieren, können beim Anstechen des Eies (in dessen Inneres durch die Operationsnadel hineingebracht werden. Durch solche Spuren von Blut oder anderen morphologischen Zellelementen, welche in das Ei eingeführt werden, kann nach BATAILLON, die Embryogenese veranlaßt werden. Je mehr solche Elemente sich zufälligerweise in der unmittelbaren Umgebung des Eies finden, desto häufiger werden solche Fälle der Embryogenese vorkommen.

In seinen weiteren Mitteilungen hat BATAILLON (17) die unbefruchteten Froscheier durch elektrische Induktionsschläge zur künstlichen Parthenogenese anzuregen versucht. Er fand, daß diese Manipulation ganz ähnliche Resultate ergibt wie das Anstechen der Eier. McCLENDON (172) hat die Angaben von BATAILLON bestätigt. Eier, welche mit einem Strom von 10—12 Ampère 15 Sekunden lang elektrisiert wurden, orientierten sich und alle zeigten abortive Segmentation. Durch diese Prozedur allein ließ sich aber ebenfalls keine Embryogenese hervorrufen.

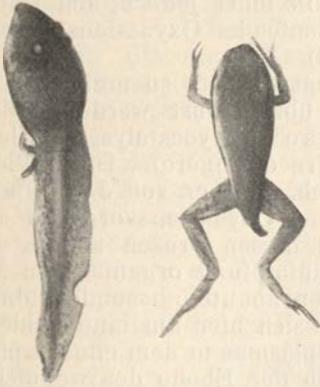


Fig. 268.

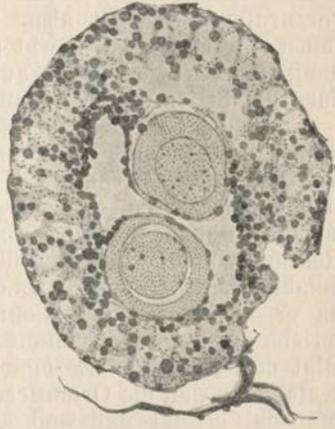


Fig. 269.

Fig. 268. Frösche. Parthenogenetisch erzeugte Exemplare. Methode der parthenogenetischen Entwicklungserregung nach E. BATAILLON. Nach J. LOEB und BANCROFT (162).

Fig. 269. Schnitt durch die Gonade des parthenogenetisch erzeugten Frosches. Nach J. LOEB und BANCROFT (162).

Auch diejenigen Faktoren, welche fettlösend wirken, wie Chloroform, Benzol, Aether, ergaben in den Versuchen von BATAILLON positive Resultate, indem die Eier sich durch diese Mittel zur ersten Entwicklung anregen ließen; dabei wurden die Eier der Befruchtung unzugänglich (infécondables) und zeigten abortive Parthenogenese.

Durch die Behandlung solcher Eier mit Blut war es möglich, schwimmende Larven zu erhalten. Die von LOEB in seinen Experimenten angewandten Prozeduren, um die zur Entwicklung angeregten Eier zur weiteren embryogenetischen Entwicklung zu veranlassen, mißlangen BATAILLON vollständig. Die Eier des Frosches, welche durch Anstich, durch Induktionsströme oder fettlösende Substanzen „aktiviert“ (BATAILLON) wurden, konnten weder durch hypertonsche Lösungen noch durch Exposition unter Bedingungen, in denen die Oxydationsprozesse aufgehoben wurden (KCN, Pyrogallat, Wasserstoffdurchströmung) in ihrer Entwicklung irgendwie weiter gebracht werden.

#### 1) Hypothese von BATAILLON über die Entwicklungserregung der Organismen.

BATAILLON (17) hat in seiner neuen Arbeit an der Hand der in seinen Forschungen gewonnenen Resultate zu dem Problem der Entwick-

lungserregung Stellung genommen. Er kommt wie J. LOEB zu dem Schluß, daß in dem Prozeß der Entwicklungserregung sich zwei Hauptphasen unterscheiden lassen. Die erste Phase, welche der Phase der Membranerzeugung bei Echiniden entspricht, nennt er Aktivierungsphase (*l'activation*). Diese Aktivierung zeichnet sich beim Froschei durch Orientierung der Eier, durch Unmöglichkeit der Befruchtung und abortive Segmentationserscheinungen aus. Diejenigen Vorgänge, welche in den Versuchen von BATAILLON sich zur Aktivierung des Eies wirksam erwiesen haben (Anstechen, Induktionsstrom, fettlösende Substanzen), vermochten jedoch nicht die Embryogenese hervorzurufen. Das Ei also, welches unter diesen Bedingungen sich selbst überlassen ist, stirbt ab; BATAILLON führt jedoch den Untergang dieser Eier nicht auf falsch verlaufende Oxydationsprozesse zurück (vgl. LOEB'S Anschauungen p. 818).

Soll das Ei zur Embryogenese angeregt werden, so muß es in die zweite Phase der Entwicklungserregung übergeführt werden. Diese Phase nennt BATAILLON „Karyokatalyse“ (*caryocatalyse, accélération engendrée par une substance nucléaire étrangère*). Diese Phase ist also mit demjenigen Vorgang identisch, welcher von J. LOEB als Rektifikation der bereits früher begonnenen Oxydationsvorgänge aufgefaßt wird. Nur BATAILLON stellt sich diesen Prozeß anders vor, da er ihn einzig und allein durch die Einimpfung organisierten Materials in das unbefruchtete Ei veranlassen konnte, besonders durch Blut und Lymphe. Er meint, es handle sich hier um eine nukleäre Katalyse, „weil die Orientierung des Hyaloplasmas in dem eingepfunden Material erfolgt und weil sich das Gel in der Ebene des weiblichen Pronucleus wie ein Präzipitat ausbildet, was das Erscheinen des dizentrischen Teilungssystems und normale Furchung zur Folge haben kann“ (17, p. 293). Diese Erklärung scheint zu hypothetisch zu sein.

BATAILLON analysiert weiter die beiden Phasen der Entwicklungserregung: er stellt die oberflächliche Eicytolyse, welche LOEB bekanntlich als Grunderscheinung der ersten Phase betrachtet, in Abrede, besonders in Anbetracht des Umstandes, daß sich diese erste Entwicklungsphase durch den elektrischen Strom hervorrufen läßt. Er stützt sich weiter darauf, daß seine Experimente in trockenem Medium an Froscheiern ausgeführt wurden, daß also keine Gelegenheit zur Absorption von Wasser gegeben war, was im Sinne von J. LOEB zur Cytolyse nötig ist.

Auf Grund dieser Betrachtungen kommt BATAILLON zu der Ueberzeugung, daß die Entwicklungsreize die Permeabilität des Eies steigern (vgl. R. S. LILLIE), „die eliminative Reaktion hervorrufen“ („*provoquent une réaction éliminatrice*“), welche das Eindringen der befruchtenden Elemente verhindert und einen neuen Gleichgewichtszustand (*l'état d'équilibre*) im Ei bewirkt.

Im Einklang mit der BATAILLON'schen Hypothese wäre vielleicht die von K. BIAŁASZEWICZ (19, 19a) im Krakauer embryologischen Institute gemachte Beobachtung, daß im Laufe der zweiten Stunde nach der Besamung des Froscheies sein Volumen abnimmt, was durch die gleichzeitige Reduktion aller drei Achsen bewiesen wird. Das Resultat dieser Kontraktion ist die Abscheidung des Perivitellins.

Die weiteren Forschungen von BIAŁASZEWICZ (19a) haben gezeigt, daß man durch Bestimmungen des osmotischen Druckes durch Ge-

frierpunktserniedrigung feststellen kann, daß sowohl beim Frosch wie beim Huhn in den ersten Tagen der Entwicklung der innere osmotische Druck stark abnimmt. BIAŁASZEWICZ (19a, p. 515) meint, ~~„daß das unmittelbare äußere Milieu, in welchem die ganze embryonale Entwicklung verläuft, d. h. die perivitelline Flüssigkeit, kein reines Wasser ist, sondern durch die Dottermembran nicht diffundierende, gelöste, osmotische Substanzen enthält, wodurch zwischen der perivitellinen Flüssigkeit und dem umgebenden Wasser ein Druckgefälle entsteht, welches in der elastisch gespannten Dottermembran zum Ausdruck kommt“~~<sup>1)</sup>.

Es unterliegt demnach also keinem Zweifel, daß nach der Befruchtung gewisse Substanzen aus dem Ei ausgeschieden werden. Ob sie jedoch für die erste Entwicklungsanregung verantwortlich gemacht werden können, bleibt bisher unentschieden.

Was wieder die zweite Phase anbelangt, so kommt BATAILLON in ihrer Interpretation zu anderen Schlüssen als J. LOEB. Er geht wieder von der Beobachtung aus, daß weder die Exposition in sauerstofffreiem Medium noch in sauerstoffhaltigen hypertonschen Lösungen die Embryogenese zu veranlassen resp. die im Ei angeregten Entwicklungsvorgänge zu rektifizieren vermochte. Diese Rektifikation konnte bloß durch Einführung eines organisierten Katalysators bewerkstelligt werden. Ferner hat BATAILLON festgestellt, daß das unbefruchtete Ei bedeutend länger in der feuchten Luft als im sauerstofffreien Medium am Leben bleibt, was wieder mit den LOEBschen Angaben nicht im Einklang zu stehen scheint. Für das Froschei kann demnach der Satz von LOEB: „Das unbefruchtete Ei ist insofern ein obligater Anaerob, als es durch seine eigenen Oxydationen zerstört wird“ — nicht gelten. Aus diesem Grunde glaubt BATAILLON, daß es sich in der zweiten Phase der Entwicklungserregung weder um spezielle Oxydationen (wenn wir mit hypertonschen Lösungen die Embryogenese hervorrufen), noch um hydrolytische Vorgänge (wenn man das Ei mit Dottermembran im sauerstofffreien Medium exponiert) handelt, sondern daß das Wesen der zweiten Phase in der Einführung eines katalytischen, kernartigen Stoffes besteht. Wenn in manchen Experimenten durch Hemmung der Teilung die Menge des Chromatins zunimmt (WILSON, HERBST), ist dieser Prozeß nicht als Folge der Wirkung des künstlichen Katalysators, sondern als autokatalytischer Vorgang aufzufassen.

Wird der osmotische Druck als einziges entwicklungserrregendes Moment mit Erfolg verwendet, was bekanntlich sowohl bei niederen Tieren als bei Amphibien und Fischen der Fall war, so wird hier „in schematischer Weise“ der Eliminationsprozeß veranlaßt. Aber in der Kontraktion des Eies, welche in der hypertonschen Lösung stattfindet, liegt nach BATAILLON gleichzeitig ein Regulationsfaktor der Kernplasmarelation des Eies. Was bei der Befruchtung durch Vermehrung der Kernmasse durch Einführung neuen Kernmaterials durchgeführt wird, das geschieht hier durch Kontraktion des Protoplasmas.

Die Entwicklungserregung durch spermatozoale Befruchtung besteht also im Lichte der BATAILLONschen Hypothese in der Akti-

1) Diese für die BATAILLONsche Hypothese recht wichtigen Arbeiten von BIAŁASZEWICZ (19, 19a) hat der erstgenannte Forscher übersehen.

vierung des Eies, welche durch das Eindringen des Spermatozoons bewirkt wird. Das Wesen dieses Prozesses besteht in der Elimination, welche schon die Entwicklung auslöst, die Invasion anderer Spermatozoen unmöglich macht und dadurch das Ei vor der Polyspermie bewahrt.

Das eingedrungene Spermatozoon führt den männlichen Kern in das Eiinnere und führt hierdurch die Karyokatalyse herbei. Die Kernsubstanzmasse wird vermehrt, ein Teil des Hyaloplasmas in Gel umgewandelt, die Kernplasmarelation reguliert und dadurch die Embryogenese ausgelöst.

So haben wir die Hypothese von BATAILLON über die entwicklungs-erregenden Momente in ihren Hauptzügen kennen gelernt.

Zu der Hypothese von BATAILLON, wie zu den anderen, die ich bereits oben besprochen habe, möchte ich mir erlauben, einige Bemerkungen hinzuzufügen. Ich möchte gleich von vornherein bemerken, daß es mir fern liegt, den Wert der BATAILLONschen Entdeckungen zu unterschätzen. Es scheint mir aber, daß der genannte Autor bei der Verallgemeinerung seiner Resultate zu weit gegangen ist. BATAILLON bemerkt zwar in der Einleitung seiner letzten Arbeit mit Recht, daß es für Echiniden und Amphibien keine besondere experimentelle Parthenogenese gebe, sondern nur verschiedenes Material; er bleibt jedoch diesem Prinzip in seiner Arbeit nicht treu. Die Echiniden- und Amphibieneier sind in der Tat sehr verschieden; die Froscheier sind bekanntlich in eine dicke äußere Gallertschicht gehüllt und enthalten bedeutend mehr Dotter als die Echinideneier, ihre chemische Zusammensetzung und ihre physiologischen Eigenschaften sind ebenfalls recht verschieden. Aus diesen Gründen ist es mir leicht verständlich, daß die von LOEB für das marine Echinidenmaterial angewandten Methoden sich nicht direkt auf Süßwasserfroscheier übertragen lassen. Trotz dieser großen Verschiedenheit treten in unverkennbarer Weise sehr wichtige gemeinsame Züge hervor, welche für eine gewisse Einheitlichkeit des Problems sprechen. So kommt BATAILLON auf Grund eigener Untersuchungen in seinen neueren Arbeiten zu dem Schluß, daß sich im Prozeß der Entwicklungserregung der Amphibieneier zwei Hauptphasen erkennen lassen: die erste Anregung zur Entwicklung und die Rektifizierung der inaugurierten Prozesse. Das ist ja eben die Ansicht, welche LOEB seit mehreren Jahren vertritt. BATAILLON führt neue Namen für diese Tatsachen ein, er nennt die erste Phase „l'activation“, die zweite bezeichnet er als „caryocatalyse“.

Bei näherer Untersuchung der ersten Phase legt bekanntlich J. LOEB das Hauptgewicht auf die Oxydationsvorgänge, welche durch den Prozeß der oberflächlichen Cytolyse bei Echinideneiern hervorgerufen werden. Daß die Oxydationsvorgänge jetzt nach der Befruchtung sehr rasch und intensiv zunehmen, das ist keine theoretische Interpretation, sondern eine wissenschaftliche Tatsache, eine Tatsache, welche durch die Bestimmungen der Atmungsvorgänge für die Echinideneier von WARBURG festgestellt wurde. Aber sie ist auch für die Froscheier richtig und bewiesen durch die früheren Untersuchungen von BATAILLON selbst (7 a, b) und von GODLEWSKI (57, 58). Es bleibt aber noch zu entscheiden, ob oberflächliche Eicytolyse diese Oxydationsprozesse anregt oder ob die Oxydation durch gewisse Eliminationsvorgänge bewirkt wird; denn daß dieser Prozeß im Ei stattfindet, das gibt auch BATAILLON zu <sup>1)</sup> (vgl. 17, p. 295). Nach meiner Beurteilung unterliegt

der Cytolyseprozeß bei der Membranbildung der Echiniden absolut keinem Zweifel. Die Motive, die mich zu dieser Behauptung veranlassen, habe ich bereits oben (p. 816 u. 826) erörtert. Was die Eier des Frosches betrifft, so kann ich selbstverständlich die Angabe BATAILLONS, daß dort keine Cytolyse stattfindet, nicht in Abrede stellen. Ich möchte nur bemerken, daß der negative Beweis, besonders wenn es sich bloß um erste Spuren der beginnenden Cytolyse handelt, recht schwierig wäre. Ob hier durch die Elimination gewisser Stoffe wirklich Oxydation veranlaßt wird, halte ich nicht für ausgeschlossen, ich glaube jedoch, daß noch weitere Beweise dafür nötig sind. Dafür, daß die Elimination gewisser Stoffe stattfindet, sprechen auch die oben (p. 860 u. 861) erwähnten von BIAŁASZEWICZ (19, 19a) festgestellten Tatsachen der Volumabnahme des Eies und Verminderung seines osmotischen Druckes. Allerdings ist nach meiner Beurteilung die Allgemeingültigkeit der Eliminationshypothese auch für andere Untersuchungsobjekte vorläufig nicht anzunehmen. Sicher dagegen bleibt es, daß das Wesen der ersten Phase in der Einleitung der Oxydationsvorgänge besteht, mögen sie bei Amphibien durch Elimination gewisser hemmender Stoffe, wie z. B. durch Verletzung des Eies, durch lipoidlösende Stoffe und Induktionsschläge, oder bei Echiniden durch oberflächliche Cytolyse veranlaßt werden.

Was die zweite Phase der Entwicklungserregung betrifft, die BATAILLON als Karyokatalyse bezeichnet, so war es auch hier wieder kaum zu erwarten, daß diese Rektifikation durch dieselben Faktoren beim Froschei wie beim Echinidenei zustande komme. Die Befreiung des Eies von den letzten Sauerstoffspuren ist, wie meine Untersuchungen nachgewiesen haben (57, 58) und was BATAILLON zugibt, äußerst schwer. Die Gallerte bietet hier besonders große Hindernisse und wenn man noch berücksichtigt, daß die Froscheier in der Ausnützung des Sauerstoffes sehr wenig von dem Partialdrucke desselben (57, 58) abhängig sind, so ist es leicht verständlich, daß man für dieses Material diese Methode sehr schwer anwenden kann. Aber es erscheint auch nicht unmöglich, daß bei völliger Ausschließung des Sauerstoffzutrittes von außen die Froscheier intramolekular atmen können.

Was die hypertonen Lösungen betrifft, so wären hier längere Versuche bezüglich der Konzentration nötig, welche sowohl die Expositionszeit als auch die Konzentration und die Verschiedenheit des Materials berücksichtigen. Wie häufig wollen die Versuche mit der Hervorrufung der Parthenogenese nicht gelingen und doch liegt die Schuld nur daran, daß man die richtige Methode nicht gefunden hat. Wenn ich bei der Besprechung des LOEBschen Verfahrens hervorgehoben habe, daß in seiner Methode dieser zweite Akt der Entwicklungserregung noch nicht ganz aufgeklärt ist und noch weiterer Forschungen bedarf, so gilt dasselbe auch für BATAILLONS Karyokatalyse. Von der Autokatalyse hat bereits LOEB (155) gesprochen, es scheint mir aber nötig, daß in dieser Hinsicht noch weitere Versuche eingestellt werden, um das Vorhandensein dieser Erscheinung hier zu beweisen und eventuell den Charakter und Verlauf dieses Vorganges aufzuklären. Ob es sich um enzymatische Regulationsprozesse, welche mit der Oxydation zu tun haben, handelt, oder ob andere Vorgänge im Spiele sind, das erklärt auch die

1) „C'est indirectement, et par suite de l'épuration, que les oxydations sont accélérées.“

BATAILLONSche Hypothese nicht. Ich bedaure auch, daß die cytologischen Forschungen von BATAILLON nicht genauer geschildert und nicht durch Abbildungen bekräftigt sind. Besonders in bezug auf den karyokatalytischen Prozeß der Einimpfung der organisierten Elemente in die Eier wären sie gewiß sehr erwünscht.

Obschon ich in vielen Punkten mit der Interpretation der BATAILLONSchen Entdeckungen nicht übereinstimme und besonders seine Verallgemeinerungen über das Maß des Zulässigen mir hinauszugehen scheinen, so glaube ich doch, daß seine Betrachtungen eine wesentliche Erweiterung unserer Kenntnisse auf dem Gebiete der Entwicklungserregung bilden.

Als parthenogenetisch haben in neuerer Zeit G. und O. HERTWIG die Froschlarven bezeichnet, welche sie durch Behandlung der Froscheier mit radiumbestrahlten Spermatozoen erhalten haben. Ich kann der Interpretation von HERTWIGS absolut nicht zustimmen, da ich diese Larven als thelykaryotisch aber nicht parthenogenetisch betrachte. Deswegen bespreche ich die Resultate von HERTWIG bei der Bastardbefruchtung (s. unten).

\*) Zusammenfassung der Experimentalergebnisse über den Entwicklungsreiz und Schlußfolgerungen.

In dem Kapitel über die entwicklungsregenden Momente habe ich zuert den Prozeß des morphologischen Verlaufes der Befruchtung geschildert und darauf hingewiesen, daß wir auf Grund morphologischer Untersuchungen keineswegs zur Lösung der Frage nach der Ursache der Entwicklung gelangen können. Ich habe weiter die zur Zeit ihrer Aufstellung sehr gut begründete Hypothese von BOVERI erwogen, welcher die Meinung vertrat, daß die Eizelle alle zur Entwicklung nötigen Apparate besitzt mit Ausnahme des aktiven Zentrosoms, das als Teilungsapparat der Zelle dient. Diese Hypothese war eigentlich auf der Voraussetzung aufgebaut, daß Zentrosomen nur aus Zentrosomen entstehen können. Da das Eizentrosoma, welches noch bei der Reifungsteilung tätig war, zugrunde gegangen sein soll, vermag sich das Ei ohne diesen Teilungsapparat nicht mehr zu entwickeln. Die Befruchtung stellt den Prozeß dar, in welchem das Ei durch das Spermatozoon zur Bildung des Teilungsapparates angeregt wird. Dadurch ist im Sinne der BOVERISchen Hypothese das Ei teilungs- und entwicklungsfähig geworden.

Ich habe in meinen weiteren Erörterungen darauf hingewiesen, daß diese Hypothese auf Grund der neueren Forschungsergebnisse und besonders im Lichte der neuen Forschungen über künstliche Parthenogenese unzulänglich erscheint. Die Geschichte dieser Erscheinung, deren Erforschung durch Studien aus dem letzten Dezennium ermöglicht wurde, beweist, daß hier besonders die Arbeiten J. LOEBS zur Ermittlung der Entwicklungserregung beigetragen haben.

Das klassische Material bildeten hier die Echiniden; die Morphologie der Entwicklung dieser Tiere haben wir kennen gelernt. Ich bin in meinen Erörterungen dem Gedankengang J. LOEBS gefolgt, der sich die Aufgabe gestellt hat, die Nachahmung des Befruchtungsprozesses künstlich durchzuführen und dadurch diese entwicklungs-erregende Erscheinung in ihren einzelnen Faktoren einer gründlichen

Analyse zugänglich zu machen. Wir haben gesehen, daß die osmotische Methode keine vollständige Nachahmung des Befruchtungsprozesses bildet. Die Entwicklung dauert auch dabei nicht lange, und der Stillstand in derselben muß auf eine Schädigung der Eiorganisation durch die entwicklungsregenden Reagenzien zurückgeführt werden.

Erst späteren Untersuchungen von LOEB (1905) ist es gelungen, eine vollständige Nachahmung des Befruchtungsprozesses künstlich zu schaffen. Die Forschungen LOEBs und seiner Schule haben bewiesen, daß die Entwicklungserregung bei den Echiniden aus zwei Akten besteht: der erste äußert sich durch die Membranbildung und kann durch ungefähr alle cytolytisch wirkenden Substanzen resp. Mittel veranlaßt werden. Es ist charakteristisch, daß alle diese Substanzen sich durch geringe Oberflächenspannung auszeichnen (HEILBRUNN). Der Prozeß der Membranbildung bei den Echiniden beruht auf einer Cytolyse, die sich an der Oberfläche des Eies abspielt und die wahrscheinlich mit der Herabsetzung der Oberflächenspannung im Zusammenhang steht. Im Spermatozoon soll sich ein besonderer Stoff befinden, welcher den Prozeß der Membranbildung veranlaßt. Er wurde von ROBERTSON sowohl aus dem Blutserum als auch dem Sperma isoliert und als Oocytin bezeichnet. Das Oocytin hat nicht enzymatischen Charakter (ROBERTSON). Der Prozeß der Membranbildung selbst kann auch in Abwesenheit von Sauerstoff verlaufen, die Prozesse, die sich also während der Membranbildung abspielen, sind keine Oxydationsvorgänge.

Die Membranbildung begleitet die im Ei sich abspielenden inneren Veränderungen, welche dem Ei die erste Entwicklungsanregung verleihen. Durch diese Veränderungen, die im Ei während der Membranbildung stattfinden, werden zuerst die Oxydationsprozesse ausgelöst, die jedoch in unrichtigen Bahnen verlaufen (J. LOEB), und wenn sie nicht rektifiziert werden, so geht das Ei an Cytolyse zugrunde. Daraus ist ersichtlich, daß die künstliche Membranbildung eine das Ei schädigende Nebenwirkung hat, welche erst beseitigt werden muß, wenn sich das Ei weiter normal entwickeln soll.

Nun beginnt der zweite Akt des Prozesses, nämlich die Befreiung des Eies von dem schädlichen Zustand, in welchen es durch Membranbildung versetzt worden ist. Wir verfügen bisher über zwei Mittel, die den weiteren Entwicklungsvorgang in richtige Bahnen zu bringen vermögen. Das erste besteht in der temporären Aufhebung der Oxydationsvorgänge (KCN-Wirkung, Sauerstoffbeseitigung), das andere in der Behandlung der Eier mit sauerstoffhaltigen hypertonischen Lösungen. Im ersteren Fall wird dem Ei Zeit gegeben, sich aus diesem Zustand selbst zu befreien; im letzteren wird wahrscheinlich der Verlauf der Oxydationsvorgänge auf eine bisher unerforschte Weise qualitativ reguliert oder es werden dadurch gewisse schädliche Substanzen im Ei vernichtet.

Nach R. S. LILLIE findet in der ersten Phase der Entwicklungserregung Steigerung, in der zweiten Herabsetzung der Permeabilität der oberflächlichen Eischichte statt.

Wir haben gesehen, daß der Prozeß der Membranbildung selbst auch ohne Sauerstoffanwesenheit verlaufen kann. Bald darauf beginnen aber im Ei die Oxydationsvorgänge, welche jedoch ohne nachfolgende Regulation das Ei zugrunde richten. Nach erfolgter Regulierung dienen sie dazu, die Synthese des Protoplasmas zu

Kernsubstanz resp. die Organisation des Materials für Kernsubstanz, welches im Protoplasma enthalten ist, zum Kernapparat durchzuführen. Das Wesen der Entwicklung beruht eben in dem normalen Verlauf dieses Prozesses.

Die Analyse der künstlichen Hervorrufung der Entwicklung dient uns als Grundlage zur Aufstellung von Hypothesen über das Wesen des Befruchtungsvorgangs. LOEB stellt hier die sogenannte Lysintheorie auf, nach welcher die Spermatozoen zwei besondere Stoffe enthalten, von denen der eine die Anregung zur Entwicklung geben, die Membranbildung hervorrufen und die Oxydationsvorgänge in Gang setzen soll. Den Forschungen von ROBERTSON ist es gelungen, diesen Stoff aus dem Sperma zu isolieren, er entspricht vollkommen dem Oocytin des Blutserums. Der andere Stoff bildet eine Art von Oxydase und reguliert qualitativ die ausgelösten Oxydationsvorgänge.

Die von uns in der Literatur gehaltene Umschau, die Uebersicht über die von LOEB, DELAGE, LEFÈVRE, KOSTANECKI, BATAILLON, LILLIE u. a. an verschiedenen Tiergruppen angestellten Versuche hat viele Argumente für die Richtigkeit der LOEBschen Hypothese der Entwicklung geliefert, und ich muß gestehen, daß ich in der Literatur keine einzige bisher beschriebene Tatsache finde, welche wirklich gegen die Hypothese von LOEB spräche. Allerdings müssen gewisse Modifikationen der Hypothese vorgenommen werden. Bei Asteriden übt in der Mehrzahl der Fälle die Membranbildung keinen oder nur einen geringen schädigenden Einfluß auf die sich entwickelnde Substanz aus, so daß dort die nachträgliche Regulierung in der Mehrzahl der Fälle entbehrlich ist. Jedoch haben wir aus den Experimenten LILLIES ersehen, daß, wenn durch Temperatureinwirkung die Membranbildung künstlich hervorgerufen wurde, die temporäre Aufhebung der Oxydationsvorgänge oder die Einwirkung narkotischer Mittel hier den regulierenden Einfluß ausübt. Ich habe mich bemüht, die Kritik der Ansichten von M. FISCHER und OSTWALD und die Kritik der Anschauungen von DELAGE über künstliche Parthenogenese in möglichst objektiver Weise durchzuführen, und glaube nachgewiesen zu haben, daß diese Ansicht in vielen Punkten nicht stichhaltig sind und meiner Meinung nach aufgegeben werden müssen.

Durch die wichtigen Forschungen von BATAILLON, dem wir die Erweiterung des ganzen Problems auf Wirbeltiere verdanken, ist es wahrscheinlich gemacht worden, daß die Auslösung der Oxydationsvorgänge (erste Phase der Entwicklungserregung) bei Wirbeltieren auf der Elimination gewisser hemmenden Substanzen beruht.

Wie hoch ich auch namentlich die Hypothese von J. LOEB stelle, mit welcher auch die neuen Tatsachen aus dem Gebiete der heterogenen Kreuzung und des Antagonismus fremdartigen Spermata sehr gut übereinstimmen, so kann ich dennoch nicht umhin, anzudeuten, daß die Arbeit noch nicht am Ziele ist. Die wichtigste Lücke ist nach meinem Erachten die ungenügende Erklärung der Aktion, durch welche die Oxydationsvorgänge reguliert werden, und worauf diese Regulation beruht. Bei der künstlichen Nachahmung der Entwicklungsauslösung ist besonders der Einfluß der hypertonen Lösungen nicht ganz klar, auch bei der Befruchtung durch den Samenfadon ist die Aktion dieses bisher nicht isolierten Stoffes noch zu ermitteln. Das Studium der Oxy-

dationsvorgänge (WARBURG, LOEB und WASTENEYS) hat in quantitativer Hinsicht keinen Einfluß dieser Regulierung nachgewiesen. Aber trotzdem besteht eine Regulierung ganz zweifellos. Es muß sich hier um gewisse für verschiedene Tierarten ganz spezifische Stoffe handeln, welche nur selten in fremdartigen Spermatozoen enthalten sind. Ihr Einfluß muß die chemischen, sich im Ei abspielenden Prozesse qualitativ beeinflussen; wie das aber geschieht, wie diese Vorgänge sich vollziehen, um die Organisation des regelmäßig anwachsenden Kernapparates zu bewirken, das muß erst durch künftige Forschungen näher aufgeklärt werden. Auch BATAILLON ist die genauere Aufklärung der zweiten Befruchtungsphase nicht gelungen.

Der Forschungsweg muß hier sowohl durch morphologische Studien als auch durch Untersuchung der chemischen Reaktionen, des Stoff- und Gaswechsels angebahnt werden. Nur eine Vereinigung aller dieser Untersuchungsmethoden kann ersprießliche Resultate zeitigen.

### 3. Kreuzung und heterogene Befruchtung.

#### a) Begriff der Kreuzungserscheinung.

Den Begriff der Kreuzung habe ich in einem der vorhergehenden Kapitel bereits auseinandergesetzt (vgl. p. 788); wir haben gehört, daß im weitesten Sinne des Wortes von der Kreuzung überall gesprochen werden kann, wo nicht Selbstbefruchtung oder wenigstens Inzucht stattfindet. Bei der Kreuzung entsteht demnach die neue Generation nicht als streng kontinuierliche Fortsetzung genau derselben lebendigen Substanz, sondern es ist hier stets etwas von fremder lebender Materie beigemischt — und diese Kombination bildet den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Tochtergeneration. In diesem weitesten Sinne des Wortes wird jedoch der Begriff der Kreuzung nur selten gebraucht. Unter der Kreuzung wird gewöhnlich derjenige geschlechtliche Zeugungsvorgang verstanden, an welchem sich zwei sich voneinander beträchtlich unterscheidende Tierformen beteiligen. Die Differenzen zwischen den beiden Eltern können entweder von morphologischer oder physiologischer Natur sein. Sie können entweder den Rang der Rassen-, der Arten-, der Gattungen-, Familien- oder sogar Klassenmerkmale haben. Im letzten Fall sprechen wir von heterogener Kreuzung (J. LOEB). Es ist hinlänglich bekannt, daß die Kreuzung nicht in jeder Kombination ausführbar ist. In dieser Hinsicht kommen mehrere Momente in Betracht. Bei denjenigen Tieren, bei denen die Begattung mit gleichzeitiger Einführung des Spermas in die weiblichen Geschlechtsorgane der eigentlichen Befruchtung vorangeht, ist oft die Organisation der Begattungsorgane derartig, daß die Kreuzung fernstehender Arten unmöglich ist. Bei denjenigen Typen dagegen, welche eine äußerliche Befruchtung kennzeichnet, liegt es in der Natur der Geschlechtselemente selbst, daß sie miteinander wenigstens unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht kopulieren.

Diese beiden Faktoren müssen etwas genauer besprochen werden.

Was die Unmöglichkeit der Begattung anbetrifft, so bildet oft die Differenz in der Größe verschiedener Arten, in der Größe der Begattungsorgane ein Hindernis, welches die Kopulation ausschließt.

Es erhebt sich die Frage, ob bei künstlicher Besamung die Kreuzungszeugung nicht doch möglich wäre. Auf diesem Gebiete wurde bisher nicht viel gearbeitet; in Anbetracht der Beschaffenheit der Geschlechtselemente verschiedener Arten sind theoretisch wenigstens die Chancen nicht sehr groß. Ich habe die Methode von IWANOFF welcher solche Kreuzbesamungen studiert hat, schon in einem der vorhergehenden Kapitel (vgl. p. 529 u. 780) besprochen. Er gibt an, daß er mit dieser Methode die Kreuzung von Hausente und türkischer Ente erzielt hat, ferner daß er einen Bastard der weißen Maus und der weißen Ratte erhielt, den er aber nicht beschreibt. Ich glaube, daß diese Versuche unbedingt noch einer Nachprüfung und Bestätigung bedürfen. Wenn es jedoch auch in der Tat gelänge, die Schwierigkeiten, welche mit der organischen Konstitution der Begattungsorgane verbunden sind, zu überwinden, so begegnet man bei der Kreuzung noch größeren Hindernissen, welche direkt von der Beschaffenheit der Geschlechtselemente abhängen.

Wenn man die bisherige Literatur über die Bastardierung überblickt, so fällt es sofort auf, daß die Kreuzungsfähigkeit und die morphologischen Differenzen der Tiertypen in keinem Zusammenhang stehen. Man könnte z. B. erwarten, daß, wenn sich zwei Species kreuzen lassen, die Bastardierung der Rassen innerhalb einer von diesen Species noch leichter sein dürfte. Das ist aber nicht immer der Fall. So hat H. VERNON (207) auf Grund seiner Kreuzungsversuche an Echiniden nachgewiesen, daß die Kreuzung in der Kombination *Echinus* ♀—*Strongylocentrotus* ♂ sehr leicht und gut gelingt, während die Fruchtbarkeit der Kombination von zwei Varietäten der sich nur durch ihre Farbe unterscheidenden *Sphaerechinus*-Species beträchtlich geringer ist. Auffallend ist weiter, daß in einer und derselben zur Kreuzung verwendeten Artenkombination die Fruchtbarkeit davon abhängen kann, welche von beiden Arten als Vater und welche als Mutter fungiert. Ich habe mehrmals Gelegenheit gehabt zu erfahren, daß man bei der Kombination *Strongylocentrotus* ♂—*Echinus* ♀ bis 100 Proz. Plutei erhält, daß dagegen bei umgekehrter Kombination nur wenige Eier befruchtet werden und die Embryonen eine stark herabgesetzte Entwicklungsfähigkeit aufweisen.

Es ist interessant, wie bei den Bastarden Befruchtung und erste Entwicklungsphasen verlaufen. Den normalen Verlauf der Befruchtung haben wir bereits kennen gelernt (vgl. p. 795 u. ff.), und wenn man die Befruchtung bei den verschiedensten Kreuzungskombinationen untersucht, so sind oft keine auffallenden Unterschiede gegenüber dem normalen Befruchtungsgang feststellbar. Jedoch bald darauf, wenn die Entwicklung beginnt, verhält sich die Zusammensetzung des Furchungskernes oft wesentlich verschieden. Von größter Wichtigkeit auf diesem Gebiete sind die Forschungsergebnisse von F. BALTZER (3), welcher cytologisch die ersten Stadien der Kreuzkulturen untersucht hat. Der genannte Forscher hat zuerst (1909) festgestellt, daß die einzelnen Chromosomen von verschiedenen Echinidenspecies sich voneinander durch ihre Länge und Gestalt unterscheiden lassen. Dieselbe Tatsache wurde bei Echiniden bereits früher von TENNENT (202), bei den Fischen, *Fundulus*, von MOENKHAUS (173) nachgewiesen. Alle hier aufgezählten Autoren konnten in dem kreuzbefruchteten Ei die Chromosomen von beiden Partnern unterscheiden. Nun hat BALTZER festge-

stellt, daß in manchen Kreuzungskombinationen, z. B. *Sphaerechinus* ♀—*Strongylocentrotus* ♂, alle Chromosomen, sowohl diejenigen von der Mutter, wie auch vom Vater in der Entwicklung mitgeführt werden, dagegen wird eine Anzahl von Chromosomen in der Kombination *Strongylocentrotus* ♀—*Sphaerechinus* ♂ während der ersten zwei Karyokinesen aus dem normalen Teilungsvorgang des Kernes ausgeschieden, und diese Chromosomen bleiben im Protoplasma liegen. Dieser Vorgang wurde von BALTZER als Elimination bezeichnet. Auch in der Kombination *Arbacia* ♀—*Sphaerechinus* ♂ hat BALTZER den Eliminationsprozeß von 18 Chromosomen konstatiert, und er kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß alle diese eliminierten Chromosomen mit großer Wahrscheinlichkeit väterlichen Ursprungs sind. Von den mütterlichen Chromosomen werden allem Anschein nach keine Chromosomen eliminiert. Mit der Tatsache der Chromosomenelimination steht im besten Einklang der Befund, daß die Kerne der Bastarde kleiner als diejenigen der reinen Kulturen sind. ) m

Wenn man nach der physiologischen Ursache des ganzen Eliminationsprozesses fragt, so ist an erster Stelle die Meinung von BALTZER zu zitieren, nach welchem dieser Prozeß darauf zurückzuführen ist, „daß sich die Tochterchromosomen, in welche sich die Elemente spalten, nicht voneinander lösen können“ (BALTZER 5, p. 529). Was aber diese Spaltung stört, ist aus den BALTZERSCHEN Studien noch nicht zu ersehen.

Von Bedeutung scheint mir hier die neueste Arbeit von J. GRAY (64 a) zu sein, welcher nachgewiesen hat, daß die Chromosomenelimination auch in reinen Kulturen von *Echinus acutus* stattfindet, wenn die Keime in stark hypertonen Lösungen kultiviert werden. Es drängt sich hier die Vermutung auf, daß vielleicht die verschiedenen osmotischen Verhältnisse, welche das fremdartige Spermatozoon im Ei herbeiführt, den Anlaß zur Elimination geben. ) m

#### b) Heterogene Kreuzung.

Nach diesem Exkurs in die Befruchtungsphänomene bei der Kreuzung kehren wir zu dem Problem der Möglichkeit des Eindringens von fremdartigen und fremdklassigen Spermatozoen in die Eier zurück. Wir haben gesehen, daß das Eindringen fremdartiger Spermatozoen in die Eier in vielen Fällen beobachtet wurde. Wie ist es mit fremdklassigen Samenfäden? Hier kann als Regel festgestellt werden, daß in der Natur die Befruchtung zwischen zwei Tierklassen sich nicht vollzieht, da die Spermatozoen in die Eier fremder Tierklassen nicht eindringen. Es wäre interessant, zu entscheiden, was für Momente es sind, die eine solche „heterogene Befruchtung“ unmöglich machen.

v. DUNGERN (48) hat seine diesbezüglichen Experimente an der Kombination Asteriden (*Astropecten aurantiacus*, *Asterias glacialis*) und Echiniden (*Echinus microtuberculatus*, *Strongylocentrotus lividus*, *Sphaerechinus granularis*) angestellt und ist zu dem Schluß gekommen, daß in den Eiern der Seesterne bestimmte Substanzen enthalten sind, welche die Spermatozoen der Echiniden schon in sehr geringen Dosen abtöten, die Seesternspermatozoen dagegen nicht beeinflussen. Das Gift läßt sich nach v. DUNGERN aus den Eiern der Asteriden z. B. dadurch gewinnen, daß man sie in der Reibschale fein zerreibt, die schaumige / 1.

Masse mit Wasser verdünnt und dann absetzen läßt. Die auf diese Weise erhaltene Substanz ist für die Spermatozoen der Echiniden auch in sehr schwacher Konzentration sehr giftig. Wenn jedoch die Giftigkeit der oben erwähnten Substanzen vollauf ausreicht, um die Unmöglichkeit der heterogenen Kreuzbefruchtung zu erklären, so kann dieses Prinzip nicht auf allgemeine Gültigkeit Anspruch erheben. In der zoologischen Station in Winfréux hat GIARD (56) die Eier von *Psammechinus miliaris* mit Seesternsperma (*Asterias rubens*) zu den ersten Entwicklungsschritten angeregt. Diese Verschiedenheit der Versuchsergebnisse ist wahrscheinlich auf die Verschiedenheit des Materials, wohl aber auch auf gewisse Differenzen in der chemischen Zusammensetzung des Seewassers an der neapolitanischen und französischen Ozeanküste zurückzuführen.

Für andere Kreuzungskombinationen stimmt ebenfalls das oben angeführte Prinzip von DUNGERN nicht, was der Autor selbst betont. Bei denjenigen Eiern, bei welchen eine Ausscheidung von für Spermatozoen toxischen Substanzen nicht stattfindet, kommen nach DUNGERN andere Momente in Betracht, welche die Kreuzbefruchtung verhindern. Er hat nämlich darauf hingewiesen, daß in den Eiern Substanzen vorhanden sind, welche die Aufrechterstellung der gleichartigen, sich den Eiern nähernden Spermatozoen bedingen. Diese Aufrechterstellung der Samenfäden faßt DUNGERN als Grundbedingung der Befruchtung auf. Wenn sich also die Spermatozoen fremdartigen Eiern nähern, muß die Befruchtung derselben aus Mangel an solchen Substanzen ausbleiben. Das geschieht um so sicherer, weil die Spermatozoen von den fremdartigen Eiern durch ihr Sekret oft agglutiniert werden sollen.

Aus dieser Arbeit von DUNGERN ist zu ersehen, daß die bei Verhinderung der Kreuzbefruchtung in Betracht kommenden Momente sehr mannigfaltig sind. Es ist auch möglich, daß gewöhnlich eine Kombination verschiedener Faktoren mit im Spiele ist. Die Arbeit v. DUNGERNS gibt nach meiner Beurteilung auch keine Aufklärung z. B. über die Frage, warum bei der Umkehrung der Kreuzungskombination sich oft ganz andere Resultate ergeben, was wir z. B. bei *Echinus* ♀-*Strongylocentrotus* ♂ und *Strongylocentrotus* ♀-*Echinus* ♂ gesehen haben. Weitere Forschungen auf diesem Gebiete sind also sehr erwünscht.

Von prinzipieller Wichtigkeit für das in Rede stehende Problem sind die von J. LOEB (127—132, 139 t) über die heterogene Hybridation angestellten Experimente. Als Material verwendet J. LOEB die Eier des Seeigels und den Samen eines Seesternes. Ich habe bereits oben erwähnt, daß es noch vor J. LOEB A. GIARD (56) gelungen ist, die Eier von *Psammechinus miliaris* durch Spermatozoen von *Asterias rubens* zur Entwicklung zu bringen. Es wurden dort auch künstliche äußere Bedingungen geschaffen. Näheres darüber ist jedoch in der kurzen Notiz von GIARD nicht angegeben, auch berichtet der Forscher nichts darüber, ob Kontrollversuche zur Ausschließung der künstlichen Parthenogenese durchgeführt wurden.

J. LOEB'S Experimente, welche unabhängig von der Arbeit von GIARD angestellt wurden, sollten die Frage entscheiden, ob die heterogene Befruchtung, welche in gewöhnlichem Seewasser nicht möglich ist, vielleicht in künstlich variierten Lösungen gelingen könnte. LOEB kam hier seine

Erfahrung zustatten, daß oft eine kleine Aenderung in der Konzentration resp. Konstitution der umgebenden Lösungen den Geweben Eigenschaften verleiht, welche sie in der normalen Umgebung nicht besitzen oder erkennen lassen.

Nach VAN'T HOFF ist das Seewasser eine Lösung, in welcher die Bestandteile in folgender relativen Konzentration enthalten sind:

100 NaCl, 7,8 MgCl<sub>2</sub>, 3,8 MgSO<sub>4</sub>, 2,2 KCl; zu dieser Lösung muß noch 2 CaCl<sub>2</sub> hinzugesetzt werden. In den Versuchen von LOEB wurden die der ungefähren Konzentration des benutzten Seewassers entsprechenden 1/2 grammolekularen (m/2) Lösungen benutzt. In der VAN'T HOFFSchen Lösung gelingt jedoch die Befruchtung und Entwicklung der Eier nur unter der Voraussetzung, daß man auf je 100 ccm dieser Flüssigkeit wenigstens 0,1 ccm einer n/10 Lösung von NaOH hinzusetzt. J. LOEB hat sich sodann überzeugt, daß Lösungen solcher Salze, in welchen freie hydrolytisch abgespaltene Hydroxylionen enthalten sind, mit Erfolg an Stelle von NaOH-Lösungen treten können. So ist z. B. NaOH durch NaHCO<sub>3</sub> vertretbar.

Wenn jedoch in der VAN'T HOFFSchen Lösung mit Zusatz einer gewissen Quantität freie Hydroxylionen enthaltender Flüssigkeit die Befruchtung der Echinideneier mit gleichartigem Sperma ebenso günstig wie im normalen Seewasser verläuft, können sich in dieser Flüssigkeit die heterogenen Befruchtungen, also etwa die Eier von Echiniden mit dem Sperma der Asteriden, nicht vollziehen. Verändert man jedoch die Zusammensetzung der VAN'T HOFFSchen Flüssigkeit insofern, als man in ihr die Konzentration der Hydroxylionen erhöht, so ist bei einer gewissen Anzahl der Eier die heterogene Befruchtung (*Strongylocentrotus* ♀-*Asterias* ♂) möglich. LOEB hat weiter nachgewiesen, daß nicht nur in der künstlichen VAN'T HOFFSchen Flüssigkeit mit Zusatz von NaOH die heterogene Befruchtung möglich ist, sondern daß man mit gleichem günstigen Erfolg Seewasser verwenden kann, wenn man demselben nur eine bestimmte Quantität von OH-Ionen enthaltender Flüssigkeit hinzusetzt. Die Anzahl der Eier von *Strongylocentrotus*, welche sich in einem derart veränderten Seewasser mit Seesternsamen befruchten lassen, ist in hohem Grade von der entsprechend angepaßten OH-Ionen-Konzentration abhängig. Es war weiter bei diesen Versuchen von LOEB auffallend, daß diejenige OH-Ionen-Konzentration, welche die heterogene Befruchtung ermöglicht, die Befruchtung mit gleichartigem Sperma beeinträchtigt. Das kann z. B. aus folgender, aus der LOEBschen (134) Arbeit entnommenen Tabelle erhellen:

my

Natur der Lösung	Prozentsatz der befruchteten Seeigeleier bei Zusatz von			
	Seesternsamen		Seeigelsamen	
100 ccm Seewasser (VAN'T HOFFScher Lösung)		0 Proz.	100	Proz.
"	+ 0,1 ccm n/10 NaOH	0	0	"
"	+ 0,2 " "	0	50	"
"	+ 0,3 " "	3	20	"
"	+ 0,3 " "	80	0,01	"
"	+ 0,4 " "	30	0	"

Aus diesen Experimenten zieht LOEB den Schluß, daß die Erhöhung der OH-Ionen-Konzentration im Seewasser die inneren Bedingungen der fremdartigen Geschlechts-elemente derart verändert, daß die heterogene Befruchtung ermög-

licht wird, daß dagegen die Befruchtungsfähigkeit mit gleichartigem Sperma ausgeschlossen oder herabgesetzt wird.

Dieses letzte Prinzip hat sich jedoch, wie wir weiter unten sehen werden, nicht als allgemeingültig erwiesen.

In den weiteren Experimenten gelang es LOEB, die Echinideier durch Schlangensternsamen zu ersten Entwicklungsstadien anzuregen. In allen Versuchen konnte J. LOEB in den Eiern, welche zur Entwicklung angeregt wurden, die Abhebung der Dottermembran konstatieren. Es drängte sich aber die Frage auf, ob die Spermatozoen der fremden Tierklasse in die Echinideier eindringen, oder ob die Eier bloß durch die Berührung der Spermatozoen zur Entwicklung angeregt werden. Von dem Verhalten der Spermatozoen im Eiinner hängt es ab, ob wir diese Entwicklungserregung als Befruchtungsvorgang oder als künstliche Parthenogenese bezeichnen.

Nähere cytologische Untersuchung der heterogenen Entwicklungserregung wurde später in einer anderen Kreuzungskombination durchgeführt. Mit der von J. LOEB angegebenen Methode versuchte nämlich später E. GODLEWSKI (59, 60) die heterogene Kreuzung zwischen Echiniden-Weibchen (*Echinus microtuberculatus*, *Sphaerechinus granularis*, *Strongylocentrotus lividus*) und Crinoiden-Männchen (*Antedon rosacea*) und kam zu dem Ergebnis, daß sich durch Erhöhung der Hydroxylionenkonzentration im Seewasser die inneren Bedingungen für die Entwicklung der Geschlechtselemente verändern lassen und die heterogene Befruchtung zwischen den genannten zwei Tierklassen ermöglicht wird.

Ferner ergibt sich aus diesen Experimenten, daß der Ansicht J. LOEB'S bezüglich der Bedingungen, welche die heterogene Befruchtung mit gleichnamigen Species ausschließen, keine allgemeine Gültigkeit zukommt. In denjenigen Lösungen, in welchen die Befruchtung mit Crinoidensperma gelingt, läßt sich auch die Befruchtung mit gleichartigen Spermatozoen durchführen. GODLEWSKI hat weiter eine besondere Experimentenserie angestellt, um sich zu überzeugen, ob die Veränderungen des umgebenden Mediums die Eier von Echiniden, die Spermatozoen von Crinoiden oder beide Geschlechtszellenarten derart verändern, daß die Kopulation zwischen ihnen gelingt. In dieser Versuchsserie wurden also zuerst nur die Eier mit NaOH-haltiger Lösung behandelt (die Spermatozoen dagegen nicht), sodann ausgespült und mit *Antedon*-Sperma in gewöhnlichem Seewasser besamt. In einem anderen Versuch behandelte man nur die Spermatozoen mit NaOH, die Eier dagegen nicht. Diese Versuchsserie lehrte, daß durch Einwirkung von Hydroxylionen hauptsächlich die Eier von Echiniden, aber doch auch die *Antedon*-Spermatozoen beeinflusst werden. Den höchsten Prozentsatz heterogen befruchteter Eier erzielt man in Kulturen, in denen sowohl die Eier, als auch die Spermatozoen mit NaOH-haltigem Seewasser behandelt werden. Am vorteilhaftesten für die Kulturen ist es ferner, wenn die Geschlechtselemente sich in einem Medium befinden, dessen OH-Ionenkonzentration sukzessiv erhöht wird, wodurch allen Geschlechtselementen das ihrer Individualität entsprechende Optimum der Alkalinität geboten wird.

GODLEWSKI hat sein Experimentenmaterial zuerst in vivo beobachtet und bei allen die Entwicklung beginnenden Eiern die Erhebung der Dottermembran feststellen können. Die Entwicklung überschritt

in der Kombination *Antedon* ♂-*Sphaerechinus* ♀ selten das Blastulastadium, nie die Gastrulation, in der Kombination *Antedon* ♂-*Echinus* ♀ oder *Strongylocentrotus* ♀ wurde mehrmals das Pluteusstadium gewonnen. In dieser Arbeit wurde auch die Frage entschieden, ob diese Entwicklungsstadien als Parthenogenese mit Membranbildung oder als echte Befruchtung aufzufassen ist. Die cytologische Untersuchung hat hier nämlich ergeben, daß in alle Eier, welche die Membran gebildet haben, das *Antedon*-Spermatozoon eingedrungen ist. Der Spermakopf verhielt sich hier auch nicht passiv, wie dies bei sog. partieller Befruchtung der Fall ist, sondern man konnte die Wanderung des Spermatozoenkopfes bis an den weiblichen Vorkern verfolgen, und sodann setzte der Karyogamieprozeß ein, welcher bei gewöhnlicher Befruchtung in der Regel stattfindet. Sodann begann die Furchung, welche in der Regel ganz regelmäßig verlief, wie auch das Blastula- und Gastrulastadium. Oft blieb die Entwicklung besonders auf dem Blastulastadium stehen. Es schien jedoch a priori nicht ausgeschlossen zu sein, daß das vom Spermatozoon eingeführte und im Furchungskern vorhandene männliche Kernmaterial im Laufe der Entwicklung aus dem embryonalen Kernapparat eliminiert wird. Um diese Frage zu entscheiden, bestimmte GODLEWSKI die Kerngröße in verschiedenen Entwicklungsstadien und verglich sie mit denjenigen der reinen Kulturen. Aus dieser Untersuchung ergab sich, daß das männliche Kernmaterial während der Entwicklung nicht eliminiert wurde. Es unterliegt demnach absolut keinem Zweifel, daß es sich nicht um künstliche Parthenogenese, sondern um echte Befruchtung mit fremdklassigem Sperma handelt. Diese Befunde von GODLEWSKI wurden von BALTZER (5) in seiner cytologischen Arbeit voll auf bestätigt und noch auf spätere Entwicklungsstadien erweitert. Dieser Autor wies bei verschiedenen Kreuzungskombinationen die Elimination des väterlichen Chromatins nach, bezüglich der Kombination Echiniden ♀-*Antedon* ♂ stellte er aber fest, daß das während der Karyogamie in den Furchungskern eingeführte väterliche Chromatin einen Bestandteil des Kernapparates des Keimes aus späteren Entwicklungsstadien bildet.

Einen weiteren Beweis, daß das fremdklassige Spermatozoon auf dem Wege der Befruchtung, nicht der künstlichen Parthenogenese, das weibliche Geschlechtselement zur Entwicklung anzuregen vermag, haben Experimente von GODLEWSKI geliefert, in welchen kernlose Eifragmente von *Echinus* durch den Samen von *Antedon* zur Entwicklung gebracht wurden. Es ist ja doch künstliche Parthenogenese im kernlosen Eifragment undenkbar, da bekanntlich ohne Kern ein längeres Leben und die Entwicklungsvorgänge unmöglich erscheinen. Zwar kommt es zur Membranbildung an der Eifragmentoberfläche, aber die regelmäßige Teilung und Blastulabildung bleibt aus, wenn der Kern fehlt. Nun ist es GODLEWSKI gelungen, auch kernlose Fragmente von *Echinus*-Ei mit Sperma von *Antedon* zu befruchten und Gastrulae aus dieser Kreuzung zu gewinnen.

Aus diesem Grunde betrachte ich die Anschauungen von O. HERTWIG (50), welcher die ganze Erscheinung der heterogenen Befruchtung als künstliche Parthenogenese betrachtet, als vollkommen unhaltbar besonders für die in Rede stehende Kreuzungskombination.

KUPELWIESER (106, 107) besamte im Laboratorium von J. LOEB die Eier von *Strongylocentrotus purpuratus* mit Sperma von *Mytilus*. Es ergaben sich bei dieser Kombination der Echiniden mit Mollusken zweierlei typische Spermawirkungen auf die Eier: Membranerzeugung und vollständige Embryogenese wie bei Anwendung der künstlichen Entwicklungserregung durch hypertonsische Lösungen (ohne Fettsäuren). Die Membranbildung erforderte eine höhere Spermakonzentration. Sie konnte jedoch auch durch totes Sperma oder Spermaextrakt<sup>1)</sup> herbeigeführt werden. Die weiteren Versuche von KUPELWIESER richteten sich darauf, die Methode so zu modifizieren, daß bei denselben Eiern gleichzeitig Membranbildung und Entwicklung durch *Mytilus*-Samen hervorgerufen werden könnte.

In denjenigen Fällen, in welchen nur die Membran durch Besamung mit *Mytilus*-Sperma künstlich erzeugt wurde, bediente sich KUPELWIESER der Methode von J. LOEB, welcher die Eier künstlich durch Fettsäurebehandlung zur Membranerzeugung veranlaßte und zu weiterer Entwicklung mit hypertonsischen Lösungen anregte; hierzu verwendete KUPELWIESER in ähnlicher Weise wie LOEB in seinen Parthenogenesversuchen hypertonsische Lösungen und behandelt damit schon vorher mit *Mytilus*-Sperma besamte und mit Membran bereits umgebene *Strongylocentrotus*-Eier. Andererseits überzeugte sich KUPELWIESER, daß Embryogenese stattfinden kann, wenn in das Eiinnere eines von den zur Besamung verwendeten *Mytilus*-Spermatozoen eindringt, was durch Entfernung der Schleimhülle an der Oberfläche des *Echinus*-Eies erleichtert werden kann. Er dehnte hernach seine Experimente auch auf *Echinus*-Eiern aus, besamte sie ebenfalls mit *Mytilus*-Sperma und regte sie hierdurch zur Entwicklung an. Auf Grund cytologischer Untersuchung an seinem Material gelangte KUPELWIESER zu interessanten Resultaten: Das eingedrungene Spermatozoon verhält sich anfangs so wie bei gewöhnlicher Befruchtung, der Schwanzfaden und das Spitzenstück wird abgeworfen, Spermastrahlung und Zentrosom werden wahrnehmbar. Der Spermakern gelangt aber nicht zur Kopulation mit dem weiblichen Vorkerne, er bleibt unverändert an einem der Pole der Spindel und wird bei der Zweiteilung in eine der Blastomeren transportiert, wo er allem Anschein nach der Degeneration anheimfällt.

Die sehr häufig bei dieser Kombination vorkommende pathologische Entwicklung läßt sich wohl durch Polyspermie erklären; tatsächlich trat sie hier in den meisten Eiern auf und hatte die Entstehung von mehreren Teilungszentren zur Folge.

Unstreitig steht die in KUPELWIESERS Arbeit geschilderte Entwicklung dem Prozeß der künstlichen Parthenogenese bedeutend näher, da hier keine Verschmelzung der Vorkerne stattgefunden hat und die Entwicklung nur durch Einführung der spermatozoalen entwicklungs-erregenden Stoffe hervorgerufen wurde; diese Entwicklung kann aber doch nicht als parthenogenetisch bezeichnet werden, da die Genese nicht jungfräulich ist. In ähnlicher Weise suchte J. LOEB (148 a) die Eier von *Strongylocentrotus franciscanus* durch Besamung mit dem Sperma von *Chlorostoma funebrale* in alkalisiertem Seewasser anzuregen; ob hier indessen die Spermatozoen in das Ei eindrangen oder

1) Die Hervorrufung der Dottermembran durch Spermaextrakt vermochte J. LOEB in seinen späteren Kontrollversuchen nicht zu bestätigen.

nicht, kann in Ermangelung cytologischer Forschungen nicht entschieden werden. LOEB erhielt aus dieser Kombination Plutei.

Eine andere Kreuzungskombination und zwar Echiniden ♀ × *Holothuria* ♂ versuchte TENNENT (203) und bediente sich, wie KUPELWIESER, der Methode J. LOEB'S, d. h. er behandelte mit Membran umgebene Eier mit hypertotonischen Lösungen, erhielt indessen aber nur Furchungsstadien.

Einen noch anderen Versuch machte GODLEWSKI (63, 64), welcher in neuerer Zeit die Eier der Echiniden *Arbacia pustulosa*, *Sphaerechinus granularis* und *Strongylocentrotus lividus* durch den Samen des Anneliden *Chaetopterus* zur Entwicklung anregte und fand, daß sich die Dottermembran unter dem Einfluß dieses Samens stets bei allen Echinideneiern erhebt, und zwar nicht nur in künstlich alkaliertem, sondern auch in gewöhnlichem Seewasser. Läßt man die mit Membran umgebenen Eier in gewöhnlichem Seewasser liegen, so entfaltet sich in ihnen eine monozentrische Strahlung, die jedoch nie bizentrisch wird. Sodann beginnt aber die Cytolyse, an welcher das Ei zugrunde geht. Daraus ist ersichtlich, daß die Entwicklungsanregung, welche das Echinidenei durch Besamung mit Anneliden-

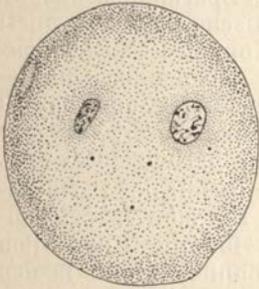


Fig. 270.

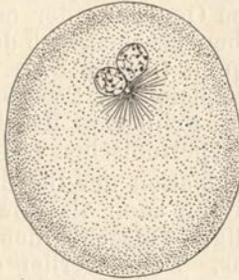


Fig. 271.

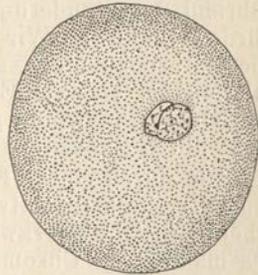


Fig. 272.

Fig. 270—272. Heterogener Befruchtungsprozeß. Das Ei von *Sphaerechinus* enthält im Ooplasma den aufgequollenen Spermakopf von *Chaetopterus*. In Fig. 272 ist die Karyogamie wahrnehmbar. Nach E. GODLEWSKI JUN. (64).

sperma erfährt, zur Embryogenese nicht ausreicht. Die erste Frage, die sich hier aufdrängt, ist die nach dem Verhalten des fremdstämmigen Samenfadens. Dringt ein solches Spermatozoon in das Ei wirklich ein, oder wird die Membranbildung nur durch Kontakt mit dem Spermatozoon (LOEB-ELDER) hervorgerufen? Es ist ferner möglich, daß das Spermatozoon tatsächlich in das Ei eindringt, sich jedoch in ähnlicher Weise wie *Mytilus*-Sperma im Echinidenei verhält, d. h., daß hierbei keine echte Befruchtung mit Karyogamie stattfindet (KUPELWIESER). Die cytolytische Untersuchung ergab, daß wir es in dieser Kreuzungskombination in der Tat mit dem Eindringen des Spermatozoons des *Chaetopterus* in Echinideneier zu tun haben, worauf die Verschmelzung des Spermatozoonkopfes des Wurmes mit dem Eikern des Echiniden folgt. Fig. 270—271 illustrieren die Wanderung des männlichen Vorkernes durch das Ooplasma. Es fällt hier gleich auf, daß sich dieser Spermakern insofern anders verhält als der Spermakern des Echiniden, als er aufquillt, so wie es bei den meisten Tieren der Fall ist. Trotz Karyogamie (Fig. 272) fallen aber die Eier mit

der Dottermembran der Degeneration anheim, sie können jedoch durch nachfolgende Behandlung mit hypertонischen Lösungen zu normaler Embryogenese angeregt werden. Es wurde also in diesen Versuchen wieder die LOEBsche Methode der künstlichen Parthenogenese angewendet, jedoch mit dem Unterschied, daß als membranerzeugendes Moment echte Befruchtung mit stammfremdem Spermatozoon fungiert<sup>1)</sup>.

Diese Experimente beweisen wohl in befriedigender Weise, daß zur Auslösung der ersten Phase der Entwicklung, welche sich bei Echinideneiern durch Membranerzeugung äußert, bedeutend weniger spezialisierte Stoffe erforderlich sind, als zur Regulation der entwicklungsregierenden Vorgänge. Für zwei so weit voneinander stehende Formen, wie Würmer und Echiniden, scheint dieser Stoff einheitlich zu sein, da auf das Eindringen des Spermatozoons von *Chaetopterus* stets alle Eier mit Membranbildung reagieren. Obwohl der ganze Befruchtungsprozeß in morphologischer Hinsicht ganz regelmäßig verläuft, gehen stets alle Eier an Cytolyse zugrunde, da der regulatorische Faktor in diesen Spermatozoen der Würmer sich für Echinideneier nicht eignet.

Es ergibt sich ferner aus dieser Beobachtung die Unrichtigkeit der Anschauungen, daß durch das Aufquellen des Spermatozoonkopfes während der Wanderung im Ooplasma der osmotische Druck reguliert würde (DELAGE). Wir haben gesehen, daß der Kopf des *Chaetopterus*-Spermatozoons stark aufquillt (vgl. p. 875) und daß dennoch die Regulation der sich im Ei abspielenden Prozesse ausbleibt und das Ei an Cytolyse zugrunde geht, wenn eine Rektifikation dieser Vorgänge nicht durch Exposition in hypertонischen Lösungen herbeigeführt wird.

Die durch solche Kombination der Befruchtung mit der Parthenogenese veranlaßte Entwicklung kann als Beweis für eine in cytologischer Hinsicht merkwürdige Tatsache dienen, für die Elimination des männlichen Chromatins. Diese verlief gewöhnlich gleich in den ersten Furchungsstadien und bestand darin, daß die Kernmembran an einer Stelle wie durchbohrt erschien und durch diese Oeffnung ein Teil der chromatischen Substanz samt dem Kernsaft nach außen gelangte (Fig. 273). Wir haben hier eigentlich einen Prozeß, der dem von BALTZER (4, vgl. auch p. 868 und 869) für Kreuzungen zwischen verschiedenen Echinidenarten früher geschilderten analog erscheint.

In physiologischer Hinsicht haben wir hier die interessante Erscheinung vor uns, daß die Keime, welche ihre Entwicklung der Befruchtung verdanken, sodann im Laufe dieser

1) KUPELWIESER (109) vindiziert in seiner neuen Arbeit für sich die Priorität der Methode der Kombination von Befruchtung und Behandlung mit hypertонischen Lösungen. Ich erlaube mir nur zu bemerken, daß nach meiner Ansicht diese Methode weder von mir noch von ihm sondern von LOEB stammt, und daß nur an Stelle von Blut resp. Fettsäure fremdstammiges Sperma von uns verwendet wurde. Zwar gebe ich KUPELWIESER gern zu, daß er das Verfahren mit Membranerzeugung durch Besamung mit fremdstammigem Sperma und nachfolgende Behandlung mit hypertонischen Lösungen nach LOEB früher als ich angewendet hat, doch kann ich die Bemerkung nicht unterlassen, daß in seinen Experimenten und meinen Versuchen doch eine andere Erscheinung auftrat, da KUPELWIESER es bekanntlich nicht mit heterogener Befruchtung mit Karyogamie zu tun hatte. Nach seinen Angaben ruft das Spermatozoon von *Mytilus*, welches in das Ei eindringt, die Entwicklung des Eies hervor, obschon sein Kopf mit dem Eikern nicht kopuliert.

Entwicklung thelykaryotisch werden. Das männliche mit dem Spermatozoon in das Ei eingeführte Chromatin, wird eliminiert. GODLEWSKI verglich die Größe der Kerne im Pluteusstadium der reinen Kultur der Echiniden mit den Kerngrößen der durch Kombination der Befruchtung und Parthenogenese entstandenen Plutei und fand, daß die Kerngrößen vollständig den parthenogenetischen Larven nicht den durch Befruchtung in reiner Echinidenkultur entsprechen.

Endlich versuchte GODLEWSKI auch noch die Kreuzbefruchtung der Echiniden mit dem Mollusken *Dentalium*. In diesen Fällen bildet sich keine Dottermembran, in der Regel tritt hier Polyspermie auf: mehrere Spermatozoenkerne kopulieren mit dem weiblichen Vorkern und es beginnt bald der Eliminationsprozeß des fremdstämmigen Chromatins.

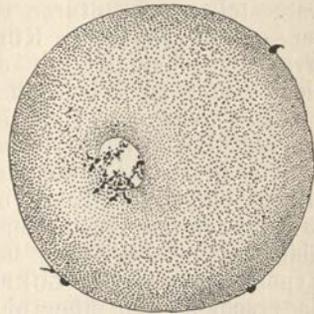


Fig. 273. Die Elimination des männlichen Chromatins aus dem Furchungskern des heterogen mit *Chaetopterus*-Sperma befruchteten *Sphaerechinus*-Eies. Nach E. GODLEWSKI JUN. (64).

Die neuesten Untersuchungsergebnisse von KUPELWIESER beziehen sich ebenfalls auf heterogene Kreuzungskombinationen; er führte die Kreuzung zwischen *Echinus* ♀ und der Annelide *Anduinia* ♂ und *Arizia* ♂ durch. In derselben Arbeit beschreibt er auch die Kreuzung zwischen *Echinus* ♀ und dem Lamellibranchier *Macra* ♂ wie auch mit dem Prosobranchier *Patella* ♂.

Die Befruchtung ging am besten vor sich, wenn die Spermakonzentration hoch und die Expositionszeit lang war. Die Befruchtung verlief ganz normal, die Dottermembranbildung trat immer auf, nach KUPELWIESER hängt der normale Furchungsverlauf nicht von der Dottermembranbildung ab. Das väterliche Chromatin nahm an der Karyokinese Anteil nicht in Form von organisierten Chromosomen, sondern als Chromatinklumpen. Die Zahl der Chromosomen und die Größe der Kerne weist auf Telykaryose hin, so daß in späteren Stadien die Chromosomen des Vaters sich an dem Aufbau des Kernapparates nicht beteiligen.

KUPELWIESER gelangt in seiner Arbeit zu folgendem unterscheidenden Kriterium zwischen künstlicher Parthenogenese und Befruchtung: „Unter künstlicher Parthenogenese sind alle Fälle einzureihen, wo künstliche Mittel, auch oberflächliche Spermawirkung, zur Anwendung kommen. Unter Befruchtung alle Fälle, wo ein Spermatozoon in das Ei eindringt und eine spezifische Spermawirkung daran erkannt werden kann, daß nur ein Spermakern normale Zweiteilung bewirkt.“ Von Belang scheint mir noch bei der Entscheidung dieser Frage das Verhalten des Spermatozoons im Inneren des Eies zu sein. Wenn die Karyogamie stattfindet, so muß nach meiner Beurteilung von Befruchtung, wenigstens im morphologischen Sinne gesprochen werden. Findet nach der Erzeugung der Dotterhaut keine Furchung statt, so ist im physiologischen Sinne die Befruchtung nicht vollständig, da die zweite Phase der Entwicklungserregung ausbleibt.

Bei der Schilderung der verschiedensten Kreuzungskombinationen muß dem Leser aufgefallen sein, daß die Bastardkeime, besonders aber diejenigen, welche der heterogenen Kreuzung ihre Entstehung verdanken, sich durch besonders schwache Entwicklungsfähigkeit resp. große Sterblichkeit auszeichnen.

J. LOEB (132, 134) hat gleich in seinen ersten Arbeiten über heterogene Befruchtung darauf hingewiesen, daß die Kulturen wie vergiftet aussehen. Gewöhnlich stirbt auf einem Stadium fast die ganze Kultur. GODLEWSKI hat bei der Kreuzung Echiniden-♀ × *Antedon* ♂ das Absterben der Kulturen auf dem Blastula- oder Gastrulastadium festgestellt; die Kulturen Echiniden-♀ × *Chaetopterus* ♂ starben noch vor der ersten Teilung. KUPELWIESERS Embryonen *Echinus-Anduinia* erreichten ebenfalls nur das Blastulastadium und vermochten sich nicht weiter zu entwickeln.

Bei genauerer Ueberlegung der kausalen Momente, welche den Tod der Bastardembryonen hervorrufen, könnten zuerst zwei Hauptpunkte in Betracht kommen: entweder entwickeln sich die Bastarde infolge einer Vergiftung nicht, oder weil ihre Entwicklungsfähigkeit zu schwach ist, resp. der Entwicklungsreiz zu schwach wirkt. Es könnten eventuell auch beide Faktoren zugleich wirken. Die erste Hypothese, also die LOEBsche, ist nicht ohne weiteres abzulehnen. Es erscheint mir aber nicht unmöglich, daß diese toxische Wirkung erst in bestimmten Entwicklungsstadien in Kraft tritt.

KUPELWIESER (109) glaubt, daß die Erkrankung der Keime „nicht auf einer spezifischen Wirkung des fremden Chromatins beruht, sondern auf einer wahrscheinlich rein mechanischen Störung der ersten Mitose, die eine ungleichmäßige Verteilung der mütterlichen Chromosomen verursacht“.

Ich muß gestehen, daß mir diese Interpretation nicht stichhaltig zu sein scheint. Ich habe (60) genau den cytologischen Verlauf der Entwicklung, besonders in den ersten Entwicklungsphasen verfolgt. Er war ganz normal und konnte kaum von der homogenen Befruchtung und der darauf folgenden Entwicklung unterschieden werden; die meisten Embryonen starben ebenfalls im Blastulastadium ab. Auch bei den Kreuzungen von verschiedenen Arten innerhalb der Echinidenklasse wurde oft bedeutende Sterblichkeit beobachtet, ohne daß man sie etwa auf unregelmäßige Verteilung der Chromosomen zurückführen könnte.

Nach meiner Ueberzeugung steht die Erscheinung der Sterblichkeit der Bastardkeime im innigsten Zusammenhang mit dem Problem des Entwicklungsreizes und kann erst in der LOEBschen Analyse der Entwicklungsmomente ihre Aufklärung finden. Wir haben gesehen, daß die Oxydationsvorgänge gleichzeitig mit der Dottermembranbildung ausgelöst werden, und das bildet auch die erste Phase der Befruchtung. Der diesen Prozeß auslösende Stoff, das von ROBERTSON so genannte Oocytin, findet sich in allen heterogen befruchtenden Spermatozoen. Was aber das andere Moment betrifft, und zwar das Agens, resp. den Stoff, welcher die Oxydation reguliert, so ist der in fremdstämmigen Spermatozoen enthaltene Stoff nicht geeignet, in Echinideneiern die Transformation des Protoplasmas in Kernsubstanz durch längere Zeit durchzuführen. Besonders reicht er in dem Stadium nicht aus, wo die Nukleinsäure neugebildet werden muß. Es ist sehr auffallend, daß eben das Blastula- und Gastrulastadium die

kritischen Momente so vieler Kulturen bilden. Wie MASING (170) auf chemischem Wege und BURY (36) durch ihre cytologischen Studien im Einklang mit den Forschungen von SCHAXEL nachgewiesen haben, erschöpft sich eben auf diesem Stadium das im Protoplasma vorhandene Material, der dort deponierte Vorrat, welcher zur Bildung des Chromatins diene. Jetzt muß also die Synthese beginnen, und dazu fehlen den Bastarden entsprechende Mittel.

Meine Erwägungen führen also zu der Annahme, daß in der Regel die heterogene Befruchtung deshalb keine normale, länger dauernde Entwicklung ergibt, weil das fremdstämmige Spermatozoon keine entsprechenden Mittel, resp. nicht eine hinreichende Mengen in das Ei einführt, die es ihm erlauben würden, die Oxydationsvorgänge richtig und dauernd zu regulieren, die Kernsubstanzsynthese, besonders die Nukleinsäuresynthese durchzuführen, und infolgedessen vergiftet sich das Ei resp. der Keim selbst. Er wird also nicht vom Spermatozoon, sondern durch eigene in ihm sich abspielende Prozesse vergiftet.

Wir haben auf Grund der LOEBschen Studien bewiesen, daß die mit künstlicher Dotterhaut umgebenen Eier sich selbst vergiften, wenn sie nicht durch die Einwirkung des anderen Agens vor dem Tode gerettet werden. Hier haben wir dieselben Verhältnisse. Im Fall Echiniden-♀ × *Chaetopterus* ♂ trat der Tod sofort nach der Erzeugung der Dotterhaut, in anderen Kreuzungskombinationen nach Ausnützung des Vorrates an Nukleinsäure ein. Sehr wichtig scheint mir hier auch die Tatsache zu sein, daß der Tod nicht gleich nach Erreichung dieser Stadien erfolgt, sondern daß die Keime längere Zeit, oft sogar wochenlang leben, ohne sich jedoch weiterzuentwickeln. Zu dieser Entwicklung ist die Bildung der neuen Kernsubstanz nötig, aber dazu erweisen sie sich mit Hilfe des artfremden Chromatins als unfähig. Die Oxydation schreitet fort, verläuft aber in „falschen Bahnen“, so daß die Keime sterben müssen.

#### e) Kreuzung mit Beeinflussung der Spermatozoen durch Radiumstrahlen.

Sehr interessant sind die neu veröffentlichten Experimente an Wirbeltieren, bei denen die Entwicklung der Froscheier durch art-, gattungs- und ordnungsfremdes radiumbestrahltes Sperma versucht wurde. Die Experimente wurden im Berliner Biologischen Institut von OSCAR, GÜNTHER und PAULA HERTWIG angestellt.

Aus den Versuchen von BORN (20a, 21) und PFLÜGER (185a) war bereits bekannt, daß die Kreuzung zwischen *Rana fusca* ♂ und *Bufo vulgaris* ♀ sowie zwischen *Rana fusca* ♂ und *Rana esculenta* ♀ gelingt, daß jedoch die Keime in ihrer Entwicklung innehalten und absterben. Nun verwendete G. HERTWIG (79) zu Kreuzungen (*Bufo vulgaris* ♀ × *Rana fusca*) Sperma, welches vorher mit Mesothorium-Präparaten und Radiumbromid einige Stunden lang bestrahlt wurde. Die auf diesem Wege gewonnenen Bastarde waren bedeutend resistenter als die Kontrolltiere (ohne Radiumbestrahlung), denn von den letzteren starben alle vor der Gastrulation am 2. Tage nach der Befruchtung ab; hingegen lebten die Bastarde mehr als 2 Wochen lang und entwickelten sich zu ausgebildeten Larven. Alle diese Larven waren aber bedeutend kleiner, sowohl was die allgemeine Körpergröße als auch einzelne Organe anbelangt.

Den Unterschied in dem Ergebnis der Züchtungen bei den Kulturen erklärt G. HERTWIG im Anschluß an die Hypothese von O. HERT-

To p...  
 p...  
 w...  
 o...  
 k...

WIG dadurch, daß in den gewöhnlichen Bastardkulturen nach der Vereinigung der Kernapparate von fremden Gattungen eine disharmonische Idioplasmaverbindung zustande kommt, welche den Tod der Keime herbeiführt. Bei der Radiumkultur nimmt er an, daß die intensive Radiumbestrahlung der Spermatozoen das Spermachromatin vermehrungsunfähig macht, so daß nur im Eikern das Material für den Kernapparat des Keimes vorhanden ist. Die Kerne einzelner Organe von Radiumbastardlarven waren in der Tat kleiner als diejenigen der unbestrahlten Kreuzkultur<sup>1)</sup>. G. HERTWIG bezeichnet die mit Hilfe der radiumbestrahlten Spermatozoen gewonnenen Larven als parthenogenetische. O. HERTWIG (80a) stellte noch eine andere Experimentenserie an. Zuerst befruchtete er normale Tritoneier mit Tritonsperma, welches vorher mit Radium oder Mesothorium bestrahlt worden war. Die Intensität der Bestrahlung war in den einzelnen Versuchsserien verschieden. Die Keime entwickelten sich zu Larven, die sich jedoch wesentlich von den normalen Larven unterschieden, und zwar durch Bauchwassersucht, gewisse Pigmentlinien, die Zeit des Ausschlüpfens und die Größenverhältnisse (sie erreichten im Durchschnitt nur zwei Drittel der Länge der normalen Larven). Auch in späteren Stadien waren verschiedene Unterschiede merklich, wie aus Fig. 273b ersichtlich ist. Diese Versuchsserie HERTWIGS bildete gleichsam einen Kontrollversuch zu seiner nächstfolgenden Serie. Er befruchtete Tritoneier mit dem Samen von *Salamandra maculata*, welches 2—2¼ Stunden zwischen zwei starken Mesothoriumpräparaten bestrahlt wurde. Dieses Material wählte er aus dem Grunde, weil H. POLL festgestellt hatte, daß eine Kreuzung zwischen *Triton* ♀ und *Salamandra* ♂ möglich ist, daß jedoch die Embryonen im Blastulastadium absterben. Viel günstiger waren jedoch die Resultate in O. HERTWIGS Versuchen, in denen das Sperma vor der Besamung mit Mesothorium bestrahlt wurde. Einige Larven lebten 27 Tage, sie waren jedoch im Vergleich mit unbestrahlten Tritonfroschkulturen um ein Drittel kleiner, das Schwanzende zumal war weniger in die Länge entwickelt, der Kopf etwas schmaler und kürzer, die Kiemen waren rudimentär, die vorderen Extremitäten sehr schwach entwickelt. Die Chromosomenanzahl solcher Larven erwies sich als reduziert, die Kerngrößen, an verschiedenen Geweben bestimmt, erwiesen sich als entsprechend kleiner, die Larven zeigten oft gewisse pathologische Merkmale oder Mißbildungen.

G. und O. HERTWIG (79, 80a) bezeichnen die auf diesem Wege erhaltenen Larven als parthenogenetische. GÜNTHER HERTWIG stützte sich bei dieser Behauptung auf seine Befunde bezüglich der Kerngröße und weiter auf die Analogie mit den Befunden bei Echiniden. „Nun habe ich — sagt er — am Seeigelei morphologisch den sicheren Nachweis erbringen können, daß durch lange Radiumbestrahlung das Spermachromatin vermehrungsunfähig wird und in vielen Fällen nicht mehr mit dem Eikern verschmilzt; vielmehr teilt sich der Eikern allein und bildet die Furchungskerne der beiden ersten Blastomeren.

1) Aus der Kerngröße schließt G. HERTWIG, daß die Chromosomenzahl auf die Hälfte reduziert ist. Dieser Schluß ist sonst vollkommen zulässig. Daß jedoch bei parthenogenetischen Froschlarven die Chromosomenzahl reduziert war, das wußten wir bereits vor zwei Jahren, und zwar wurde diese Tatsache von DEHORNE (39), dessen Arbeit G. HERTWIG übersehen hat, durch direkte Zählung der chromatischen Elemente festgestellt.

Nach Analogie der Erscheinungen beim Seeigel dürfen wir wohl auch für unsere Experimente der Kombination von Bastardierung und intensiver Radiumbestrahlung als sicher annehmen, daß auch hier eine Verschmelzung der beiden Kerne ausbleibt, daß der geschädigte Samenkern zur Teilung und Vermehrung unfähig geworden ist und daß der Eikern allein die Furchungskerne liefert.“

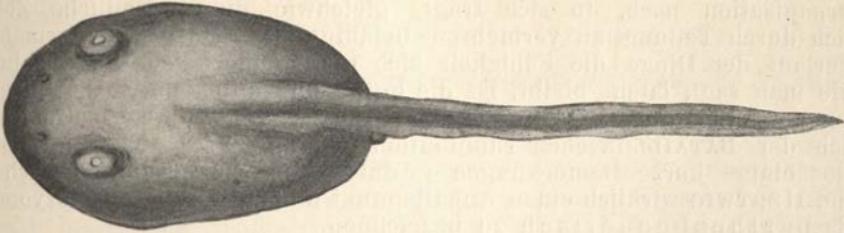


Fig. 273 a A.

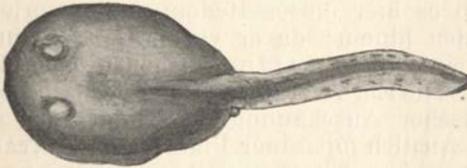


Fig. 273 a B.



Fig. 273 b B.

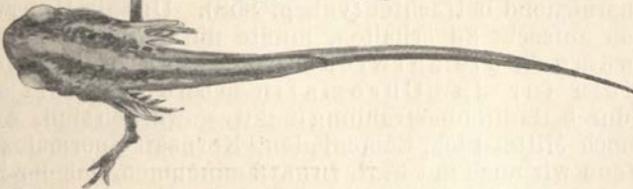


Fig. 273 b A.

Fig. 273 a. A 28 Tage alte normale Krötenlarve. B 28 Tage alte Larve, Ei des Krötenfroschers (*Bufo vulgaris*) befruchtet durch radiumbestrahlten Froschsamen (*Rana fusca*). Nach G. HERTWIG (79).

273 b. A 27 Tage alte normale Larve von *Triton vulgaris*. B 27 Tage alte Larve. Ihre Genese: Ei von *Triton vulgaris*, befruchtet mit Samenfäden von *Salamandra maculata*, die zwei Stunden zwischen zwei starken Mesothoriumpräparaten bestrahlt wurden. Nach O. HERTWIG (80a).

Dazu muß ich bemerken, daß das Material der Amphibien und Echiniden so sehr verschieden ist, daß diese Argumentation von G. HERTWIG nicht genügend erscheint. Man konnte noch nach seiner Arbeit vermuten, daß bei Amphibien die Telykaryose als Resultat der Chromatinelimination entsteht. Die Vermutung von G. HERTWIG wurde aber durch Forschungsergebnisse von PAULA HERTWIG (80 b) bestätigt, indem die genannte Verfasserin die Vermehrungsunfähigkeit des männlichen, radiumbestrahlten Chromatins cytologisch ermittelte.

O. HERTWIG führt den Nachweis durch, daß die Bestrahlung mit Radium- oder Mesothoriumpräparaten das Chromatin zerstört, resp. vermehrungsunfähig macht. Die Embryonen, welche aus dem radiumbestrahlten Sperma entstanden sind, sollen nach O. HERTWIG als parthenogenetische bezeichnet werden, und er glaubt aus seinen Experimenten und denjenigen von GÜNTHER HERTWIG schließen zu dürfen, „daß jedes tierische Ei die Fähigkeit zu vollständiger Entwicklung, seiner Organisation nach, in sich trägt, gleichwie die jugendliche Zelle sich durch Teilung zu vermehren befähigt ist. Daß beim normalen Verlauf der Dinge die Fähigkeit sich nicht äußern kann und daher, wie man sagt, latent bleibt, ist die Folge uns unbekannter im Ei gelegener Hemmungseinrichtungen“. Diese Hypothese entspricht eigentlich der BATAILLONSchen Eliminationshypothese; es seien mir aber hier einige kurze Bemerkungen gestattet, ob wir in den Versuchen von HERTWIG wirklich einen Anhaltspunkt finden, um diese Embryonen als parthenogenetisch zu bezeichnen.

Das Wort „parthenogenetisch“ ist nach dem Klang des Wortes dann am Platze, wenn die „Genese“ jungfräulich ist. Nun muß man fragen, ob es hier dieser Bedeutung entspricht: In das Ei dringt der Samenfaden hinein; da er vorher mit Radiumstrahlen behandelt war, ist sein Chromatin vermehrungsunfähig geworden (G. und P. HERTWIG). Die Entwicklung soll hier deshalb ausgelöst werden, weil nach HERTWIGScher Anschauung das Eindringen des Spermatozoons hier mit dem Anstich mit einer Platinnadel (BATAILLON) gleichwertig sein soll. Dem kann ich aber nicht zustimmen. Ich behaupte, daß die Feststellung der Chromatinelimination dazu nicht ausreicht, die Bedeutung des Spermatozoons dem Anstich mit einer Platin- oder Glasnadel gleich zu setzen. Ich muß auch darauf hinweisen, daß BATAILLON ebenfalls diese von ihm entdeckte Prozedur nicht als zu der Entwicklungserregung ausreichend betrachtet (vgl. p. 858). Um die HERTWIGSche Interpretation aufrecht zu erhalten, müßte die Voraussetzung gemacht werden, daß auch die entwicklungserregenden Stoffe einzig und allein für das Chromatin monopolisiert sind und daß sie auch durch Radiumbestrahlung inaktiv geworden sind. Außer Chromatin sind noch Mittelstück, Samenfaden, Kernsaft Spermatozonenkomponenten. Wenn wir auch mit F. R. LILLIÉ annehmen, daß der Kern hier von Bedeutung ist, so können doch nach meiner Ansicht nicht alle übrigen Samenfadenbestandteile ignoriert werden. Aber nehmen wir sogar an, daß das ganze Spermatozoon im Laufe der Entwicklung zugrunde geht, so haben HERTWIGS in keiner Arbeit bisher nachgewiesen, daß es nicht vor dem Zugrundegehen seine entwicklungserregende Tätigkeit entfaltet hat. Im Gegenteil, wenn man die Resultate von BATAILLON mit denjenigen von HERTWIG vergleicht, so fällt es gleich auf, daß bedeutend mehr Embryonen sich bei Spermaanwendung als bei Anstichversuchen entwickelt haben. Gleichwertig sind diese Prozesse absolut nicht.

Ich möchte nicht mißverstanden werden; ich stelle die von G. und O. HERTWIG festgestellten Tatsachen nicht in Abrede, aber mit der von ihnen gegebenen Interpretation kann ich mich nicht einverstanden erklären. Ich halte die Larven<sup>1)</sup> von HERTWIG für thelykaryo-

1) O. HERTWIGS Bezeichnung „falsche Bastarde“ finde ich glücklich. Auf dem Gebiete der heterogenen Kreuzung habe ich (60) diesen in der Botanik längst von MILLARDET eingeführten Ausdruck für Bastarde Echiniden-♀ × *Antedon* ♂ verwendet.

tische, da ich die Hemikaryose als festgestellt betrachte, aber nicht alles, was thalykaryotisch ist, muß auch parthenogenetisch sein. Die Genese der Larven ist nicht jungfräulich, da Spermatozoen in die Eier eingedrungen waren, sich dort in aktivem Zustande befanden und erst nach einiger Zeit zugrunde gingen. Deshalb glaube ich annehmen zu können, daß diese Schlüsse von HERTWIG nicht richtig sind und daß wir es hier mit Kreuzung, nicht aber mit Parthenogenese zu tun haben.

#### 4. Antagonismus fremdstämmiger Spermaarten in der Funktion der Entwicklungserregung.

Wir haben im vorhergehenden gesehen, daß die erste Phase der Entwicklungserregung der Eier, welche sich durch Dottermembran-erzeugung auszeichnet nicht nur durch Sperma der eigenen Art, sondern auch durch den Samen fremdklassiger (LOEB, 129—135, GODLEWSKI, 59, 60, HAGEDORN, 66, TENNENT, 203) resp. fremdstämmiger (KUPELWIESER, 106—109; LOEB, 148b, GODLEWSKI, 63, 64) Tiere hervorgerufen werden kann. Nun hat GODLEWSKI (63, 64) sich die Frage gestellt, wie ein Gemisch von Sperma zweier fremdstämmiger Arten auf die Echinideneier wirkt. Er hat, wie oben erwähnt, festgestellt, daß das Sperma des Anneliden *Chaetopterus* wie auch des Mollusken *Dentalium* auf die Echinideneier entwicklungs-erregend wirkt und in Anbetracht dessen, daß Sperma der eigenen Art selbstverständlich auch den nämlichen Einfluß ausübt, schien es naheliegend, daß ein Gemisch von Sperma von *Chaetopterus* und *Sphaerechinus* oder *Dentalium* und *Sphaerechinus* auf die Eier der letzterwähnten Echinidenart wenigstens ebenso stark entwicklungs-erregend wirken muß. Es zeigte sich jedoch, daß unter bestimmten Bedingungen die entwicklungs-erregende Wirkung des Spermagemisches nicht nur nicht wächst, sondern im Gegenteil vollständig erlischt.

GODLEWSKI hat nämlich die Beobachtung gemacht, daß ein Gemisch von gleichen Mengen ungefähr gleich konzentrierter Spermien von *Chaetopterus* und *Sphaerechinus*, welches nach Herstellung 10 bis 15 Minuten stehen gelassen und sodann zur Besamung der *Sphaerechinus*-Eier verwendet wurde, kein einziges *Sphaerechinus*-Ei zur Membranerzeugung veranlaßt.

Die gleiche Wirkung erhielt man bei Verwendung von *Dentalium*-Sperma. Dieses löst zwar bei den Echinideneiern keine Dottermembranbildung aus, es gibt ihnen jedoch den Anstoß zur Entwicklung. Nun hat GODLEWSKI nachgewiesen, daß die Eier von *Sphaerechinus* oder von *Strongylocentrotus*, welche mit dem Gemisch von Spermien der gleichen Art und von *Dentalium* behandelt werden, keine Dottermembran bilden, wenn das Gemisch ungefähr  $\frac{1}{4}$  Stunde vor der Besamung vorbereitet wurden.

In Anbetracht dessen, daß jede von diesen Spermaarten, also das Sperma von *Sphaerechinus*, von *Dentalium* oder von *Chaetopterus* zwar auf die Echinideneier entwicklungs-erregend wirkt, daß aber ein Gemisch von zwei solchen Spermaarten wirkungslos bleibt, muß angenommen werden, daß zwei fremdstämmige Spermaarten einen Antagonismus in ihrer entwicklungs-erregenden Wirkung aufweisen.

Es mußte sich angesichts dieses Resultates die Frage aufdrängen, ob diese antagonistische Wirkung bei der Anregung der Entwicklung

Zachęgan  
nieco jeno  
robicie (cyfoly  
inkorporacja

eine spezielle Eigenschaft der Spermaflüssigkeiten dieser phylogenetisch weit voneinander entfernten Tierformen ist, oder ob auch anderen Körperflüssigkeiten dieser Tiere dieselbe Eigenschaft zukommt. Um diese Frage zu entscheiden, setzte GODLEWSKI dem Sperma von *Sphaerechinus* etwas Blut vom *Dentalium*-Weibchen zu, ließ dieses Gemisch eine Zeitlang stehen und behandelte damit die *Sphaerechinus*-Eier. Kein einziges Ei von *Sphaerechinus* erzeugte unter diesen Umständen eine Dottermembran, kein einziges furchte sich. Dasselbe Resultat wurde in den Experimenten erzielt, in denen statt des Blutes von *Dentalium* das Blut von *Chaetopterus*-Weibchen verwendet wurde.

Aus diesem Resultat läßt sich der Schluß ziehen, daß auch den im Blute von *Chaetopterus* oder *Dentalium* enthaltenen Stoffen die Eigenschaft der antagonistischen Wirkung des Spermas zukommt.

Die Vermutung, daß sich etwa die antagonistische Wirkung des Spermas auf das Blut zurückführen lasse, welches beim Ausschneiden der Gonaden das Sperma verunreinigen könnte, erwies sich als unrichtig, da die antagonistische Wirkung auch bei spontan von den Tieren entleertem Samen zum Vorschein kommt.

Beachtung verdient auch noch der Umstand, daß zeitweiliges Erwärmen des *Dentalium*-Spermas, wobei die Spermatozoen abgetötet werden, zwar die antagonistische Wirkung dieses Samens gegenüber dem Echinidensperma etwas herabsetzt, sie jedoch nicht vollkommen aufhebt.

Endlich wurde auf Grund weiterer Versuche festgestellt, daß die befruchtungshemmende Wirksamkeit der Spermagemische zuerst von der Zeit abhängt, durch welche die fremdartigen Spermien vor dem Besamungsakt der Eier aufeinander gewirkt haben und sodann auch von der absoluten Konzentration des Spermagemisches im Kulturgläse.

Endlich wurden noch von GODLEWSKI spezielle Experimente angestellt, um das Problem zu entscheiden, ob die antagonistische Wirkung fremdstämmiger Spermien in der wechselseitigen Beeinflussung der Spermatozoen besteht, oder ob dieses Gemisch die Eier beeinträchtigt, so daß sie ihre Entwicklungsfähigkeit einbüßen, oder endlich, ob beide Eventualitäten in unserem Fall in Betracht kommen.

Die Experimente, auf deren genauere Schilderung ich hier verzichten muß, ergaben, daß vorerst nur die Spermatozoen aufeinander einwirken und einander in der Ausübung ihrer entwicklungsregenden Tätigkeit hemmen, daß jedoch später auch die Eier angegriffen werden. Dieser die Dottermembranbildung hemmende Einfluß läßt sich aber aus den Eiern durch Ausspülung beseitigen, sodann büßen sie aber ihre Befruchtungsfähigkeit ein.

Die von GODLEWSKI entdeckte Erscheinung des Antagonismus zwischen der entwicklungsregenden Wirkung von fremdstämmigen Spermaarten scheint auch in bezug auf das Problem des Entwicklungsreizes von Belang zu sein. Die Untersuchungsergebnisse sprechen für die Lysinthese von LOEB. Wir haben bereits gehört, daß nach dieser Hypothese „der formative Reiz des Spermatozoons oder wenigstens diejenige Substanz desselben, welche die Membranbildung hervorruft, ein im Spermatozoon enthaltenes Lysin ist“. Und wir haben in der Tat gesehen, daß sowohl das Sperma von *Dentalium* und *Chaetopterus*, wie auch das Blut derselben Tiere solche cytolytisch

Handwritten note: *Handwritten note: "die Wirkung cytolysischer Spermaarten?"*

wirkende Lysine enthalten müssen. Wie läßt sich aber die Tatsache der antagonistischen Wirkung von Spermien der zwei verschiedenen Tierformen mit dieser Auffassung vereinbaren? Jedes muß doch Lysine enthalten, da jedes auch die erste Anregung zur Parthenogenese gibt. Das Sperma von *Sphaerechinus* erzeugt die Dottermembran am gleichartigen Ei, die gleiche Wirkung besitzt sowohl das Sperma als auch das Blut von *Chaetopterus* und die Membranbildung ist als Ausdruck der beginnenden Cytolyse aufzufassen; bei längerer Einwirkung des Blutes oder des Spermas dieser fremdartigen Tiere tritt in der Tat der Zerfall des Echinideneies ein, welcher die weitergehende Cytolyse herbeiführt.

Wenn man in der serologischen Literatur Umschau hält, so kommt man zu der Ueberzeugung, daß die Erscheinung des Antagonismus der Spermatozoen von verschiedenen Tierstämmen Analogien in den Erscheinungen der hämolytischen Wirkungen von Seren verschiedener Tierarten besitzt, welche die Hypothese der Entwicklungs-erregung von J. LOEB aufs schönste bestätigen. H. BUCHNER (34) hat nämlich in seinen Untersuchungen über die bakteriziden und globuliziden (hämolytischen) Wirkungen des Blutserums festgestellt, daß in dieser Hinsicht die Sera gewisser verschiedener Tierarten einander gegenseitig beeinflussen. „Da Typhusbacillen durch aktives Hundeserum ebenso wie durch frisches defibriniertes Kaninchenblut energisch abgetötet werden, sollte man von vornherein erwarten, daß eine Mischung beider Körperflüssigkeiten ebenfalls tödend auf Typhusbacillen einwirken werde.“ Die von BUCHNER in dieser Hinsicht angestellten Versuche haben das Gegenteil erwiesen. „Reines Kaninchenblut — berichtet BUCHNER über seine Versuchsergebnisse — wirkte demnach innerhalb 4 Stunden kräftig tödend auf die ausgesäten Typhusbacillen; aber ein Zusatz von  $\frac{1}{5}$  Volumen des an sich noch stärker tödenden Hundeserums vernichtete diese Wirkung vollständig und das Gemisch verhält sich genau, wie ein durch Erwärmen inaktiviertes Kaninchenblut.“ Noch deutlicher tritt dieser gegenseitige Antagonismus der Sera in bezug auf die Blutzellen hervor, was ebenfalls zum erstenmal von H. BUCHNER (34) ermittelt wurde. Der genannte Autor verfuhr in der Weise, daß er die hämolytischen Eigenschaften von Hundeserum, Kaninchenserum und dem Gemisch dieser beiden Sera auf das Meerschweinchenblut untersuchte. Es ist dabei zu beachten, daß in den BUCHNERSCHEN Versuchen die Zeitdauer des Aufbewahrens der Gemische vor ihrer Verwendung zur Hämolyseprobe in einer Versuchsreihe 4 Stunden, in der anderen 24 Stunden betrug. „Nach 24-stündigem Kontakt bei 16° hatte somit ein Gemisch von einem Teil Hundeserum mit drei Teilen Kaninchenserum die Aktivität auf Meerschweinchenzellen völlig eingebüßt, während die getrennt aufbewahrten Kontrollproben von Hunde- und Kaninchenserum ihre volle Wirkung behielten. Zugleich ergibt sich der weitere Hinweis, daß es einer gewissen Temperatur und einer längeren Zeitdauer bedarf, damit diese gegenseitige Einwirkung eine maximale wird.“

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß hier eine weitgehende Analogie zwischen der antagonistischen Aktion der fremdartigen Sera und der antagonistischen Wirkung der fremdstämmigen Spermien vorliegt. Diese Analogie bestätigt nach meiner Ueberzeugung die LOEB'SCHEN Ansichten über die Natur der membran-

erzeugenden Prozesse, daß das Wesen der Membranerzeugung in der oberflächlichen Cytolyse besteht, welche an der Oberfläche des Eies stattfindet. Die Cytolyse und Hämolyse sind eigentlich vollständig analoge Erscheinungen. In Anbetracht der Resultate von BUCHNER, welche auch durch die Forschungsresultate von MÜLLER (176) ihre Bestätigung gefunden haben, konnte man vermuten, daß auch in der cytologischen Wirkung antagonistische Erscheinungen hervortreten können. Die Vermutung wurde durch die Befunde GODLEWSKIS bestätigt.

Das Problem des Antagonismus von fremdartigen Spermien muß noch weiter erforscht werden, um zu ermitteln, wie weit seine Verbreitung reicht. Die Untersuchungen von GODLEWSKI bezüglich der Kombination des Spermas von Echiniden und Comatuliden ergaben negative Erfolge, wahrscheinlich eignet sich diese Kombination nicht gut dazu.

KUPELWIESER (109) versuchte mit Molluskensperma die antagonistische Wirkung zu prüfen, sein Versuch war jedoch ganz verfehlt; er verwendete zu *Strongylocentrotus*-Eiern „*Mytilus*-Sperma in starker Konzentration und erzielte damit keine Membranabhebung. Nach 10, 30, 60 und 140 Minuten wurden Eiportionen entnommen und mit *Strongylocentrotus*-Sperma befruchtet. In allen vier Portionen haben praktisch alle Eier sofort Membranen abgehoben und entwickelten sich normal. Dieser Versuch beweist auch — sagt weiter KUPELWIESER (109) — daß eine antagonistische Wirkung, wie sie GODLEWSKI für *Sphaerechinus* und *Chaetopterus* fand, und die sich in Befruchtungsfähigkeit der Eier äußert, jedenfalls bei Verwendung von *Mytilus*-Sperma nicht zu beobachten ist.“ Nach meiner Beobachtung konnte KUPELWIESER bei solcher Versuchsanstellung keinen positiven Erfolg erhalten. Ich habe bereits oben darauf hingewiesen, daß die antagonistische Spermienwirkung sich nur dann äußert, wenn man zwei Spermaarten eine gewisse Zeit aufeinander einwirken läßt, bevor man sie zur Besamungsprobe verwendet. Das ist, wie oben erwähnt, eine ähnliche Erscheinung, wie bei dem hämolytischen Antagonismus. In der von KUPELWIESER getroffenen Anordnung wurde dies aber versäumt. Daß der negative Erfolg nicht auf das von ihm verwendete Material, sondern auf mangelhaftes Experimentieren zurückzuführen ist, geht aus der neuen, an umfangreichem Material sehr schön durchgeführten Arbeit von M. HERLANT (77, 78) hervor. Er besamte *Strongylocentrotus*-Eier mit Sperma derselben Art, welches jedoch mit Sperma der Archontochiten *Patella*, der Mollusken *Tapes* und *Mytilus* und der Tunicaten *Ciona* und *Ascidia* vermischt wurde. Alle diese Kombinationen ergaben in seinen Händen gute Resultate. Sein Hauptaugenmerk richtete er aber auf den Einfluß des Spermas von *Patella* auf Echinideneier. Er konstatierte ebenfalls, daß die antagonistischen Wirkungen erst nach einige Zeit dauernder Beeinflussung des fremdstämmigen Spermas zum Vorschein kommen.

Um diese Erscheinung demonstrativ zu illustrieren, stellte HERLANT folgendes Experiment an. In einen großen Tropfen Seewasser, welchem das Sperma von *Patella* hinzugesetzt wurde, brachte er die Eier von *Strongylocentrotus*. In das Zentrum dieses Tropfens, welcher sich auf dem Objektträger befand und sehr bequem unter dem Mikroskop beobachtet werden konnte, wurde sehr vorsichtig ein kleiner

Tropfen *Strongylocentrotus*-Sperma gebracht. Es diffundiert vom Zentrum des Präparates nach der Peripherie, so daß nach einiger Zeit ein Gemisch des Spermas von *Strongylocentrotus* und *Patella* hergestellt ist. Die Komponenten des Gemisches im Zentrum des Tropfens bleiben am kürzesten miteinander im Kontakt, je weiter man gegen die Peripherie des Präparates geht, um so mehr Elemente von *Strongylocentrotus*-Sperma trifft man, welche später dorthin diffundierten, also mit dem fremdstammigen Sperma länger in Kontakt standen. Betrachtete man nun das Präparat nach 20 bis 30 Minuten, so fand sich, daß im Zentrum alle Eier befruchtet und mit Membran umgeben waren, daß aber nach der Peripherie hin der Prozentsatz befruchteter Eier abnahm. Diese Erscheinung ist, wie HERLANT richtig betont, darauf zurückzuführen, daß die Eier unter dem Einfluß des Spermagemisches standen, welches infolge des länger dauernden Kontaktes der beiden Gemischkomponenten seine antagonistische Wirkung bereits äußert, resp. seine Befruchtungsfähigkeit eingeübt hat.

Die Frage, ob bei der antagonistischen Wirkung die Spermatozoen oder die Eier angegriffen werden, entscheidet der belgische Forscher dahin, daß der Einfluß sich ausschließlich auf die Samenfäden erstreckt. Es ist ihm im Gegensatz zu den früheren Untersuchungen von GODLEWSKI gelungen, bei solchen Eiern, welche unter dem Einfluß solcher Spermagemische einige Zeitlang verweilt hatten, nach gründlichem Auswaschen durch Zentrifugieren im Seewasser wieder ihre Befruchtungsfähigkeit herzustellen.

HERLANT (78) hat in seiner Arbeit die Befunde von GODLEWSKI bestätigt, daß die befruchtende Eigenschaft des Spermas auch durch Zusatz von fremdartigem Blute des Tieres aufgehoben werden kann.

Was für Faktoren diese Befruchtungseigenschaft hemmen, ist bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse schwer zu entscheiden. HERLANT vermutet, daß das Gemisch von zwei Spermaflüssigkeiten, abgesehen von Spermatozoen als solchen, ein bisher unbekanntes Moment „x“ hervorrufen muß, welchem die Fähigkeit zukommt, die Eioberfläche so zu modifizieren, daß das Spermatozoon dort nicht einzudringen vermag. Dabei wird aber das Ei nach HERLANT nicht verletzt. Im Lichte dieser Hypothese würde es sich eigentlich hauptsächlich „um rein humorale Mechanismen“ handeln<sup>1)</sup>. Diese Momente, die hier im Spiele sind, hätten also nur physikalischen Charakter und haben mit nicht-umkehrbaren chemischen Erscheinungen nichts zu tun.

Was die Analogie mit den serologischen Erscheinungen betrifft, so stimmt HERLANT (78) darin mit GODLEWSKI (69) überein, daß besonders in Anbetracht der LOEBschen Hypothese diese Analogie sehr frappant erscheint. Im Anschluß an eine privat von Prof. BORDET geäußerte Meinung empfiehlt HERLANT große Vorsicht in dieser Beziehung. Die allgemein in der wissenschaftlichen Welt anerkannte Autorität von Prof. BORDET, dem wir bekanntlich bahnbrechende Entdeckungen in der Serologie verdanken, ist hier vollständig entscheidend, und ich stimme vollkommen mit den belgischen Forschern

1) „Cette hypothèse — sagt HERLANT — laisse donc l'oeuf et le spermatozoïde au second plan et donne, dans le phénomène inhibitoire qui fait obstacle à la fécondation, la première place à un mécanisme purement humoral.“

überein, daß wir weitere Untersuchungsergebnisse auf diesem so neu erschlossenen Forschungsgebiet abwarten müssen.

Wichtig für unser Problem sind die neuen Arbeiten von ROBERTSON. In seiner bereits oben besprochenen Arbeit ging ROBERTSON von der Voraussetzung aus, daß nach LOEB die Bildung der Dottermembran den Prozeß der Wasseraufnahme begleitet. Die Membran ist durchlässig für Salze, jedoch nicht oder nur schwer durchlässig für Kolloide. Deswegen vermutete ROBERTSON, daß die Proteine, die Membranbildung verzögern können, da sie dem Ei auf rein osmotischem Wege Wasser entziehen. Aus seinen Versuchen erhellt in der Tat, daß die Dottermembranbildung unter dem Einfluß der Substanzen, welche regelmäßig eine Dottermembran hervorrufen, nicht erfolgt, wenn dem Wasser Proteinsubstanzen, z. B. Ovomukoid, zugesetzt werden. Weder befruchtende Agenzien des Blutserums, noch Buttersäure, Saponin, oder sogar Sperma vermag die Dottermembranbildung unter diesen Umständen hervorzurufen. Dasselbe läßt sich auch über die Cytolyse sagen, welche in Gegenwart von Proteinsubstanzen im Ei mit den gewöhnlich dazu gebrauchten Mitteln nicht stattfindet.

Diese Beobachtungen von ROBERTSON machen die Vermutung wahrscheinlich, daß wir auch beim Antagonismus der Spermawirkung vielleicht mit einer analogen Erscheinung zu tun haben. Es wäre nämlich denkbar, daß das fremdstämmige Sperma wegen des Gehaltes an Proteinsubstanzen die Dottermembranbildung verhindert. Es würde sich demnach um den Prozeß der Absorption des Wassers handeln, welches zur Abhebung der Membran nötig ist. Ich halte dies aber bloß für eine Hypothese, welche freilich auch noch viel unaufgeklärt läßt. Es ist nicht gut verständlich, warum nur fremdartiges Sperma diese Wirkung hat, wie auch warum die beiden Flüssigkeiten vorher einige Zeit aufeinander wirken müssen, wenn die antagonistische Wirkung zum Vorschein kommen soll.

Weitere Forschungen auf diesem Gebiete sind noch sehr erwünscht.

### 5. Polyspermie.

Im vorhergehenden haben wir gehört, daß der Entwicklungsreiz in der Natur gewöhnlich durch den Eintritt des Spermatozoons in das Ei herbeigeführt wird. Vom Männchen werden in der Regel die Spermatozoen auf einmal in größeren Mengen behufs der Befruchtung entleert. Aus dieser Masse jedoch gelangt in der Regel nur ein einziges Spermatozoon in das Ei ein, und gleichzeitig wird ein Zustand im Ei herbeigeführt, welcher das Eindringen mehrerer Spermatozoen nicht zuläßt. Bei manchen Tierformen jedoch dringen regelmäßig mehrere Spermatozoen in das Ei ein, und diese Erscheinung wird in der Zeugungsphysiologie als Polyspermie bezeichnet. Polyspermie oder Mehrbefruchtung kommt in manchen Tierformen regelmäßig vor; ein solcher Prozeß wird als physiologische Polyspermie bezeichnet. In anderen Tiergruppen kann die Polyspermie ebenfalls vorkommen, sie tritt hier aber als anormale Polyspermie auf, und zwar entweder indem zwei Spermatozoen oder mehr auf einmal, gleichzeitig, in das Ei eindringen, oder auch nachein-

ander, wenn das Ei derart verändert ist, daß nachträgliches Eindringen der Samenfäden nach bereits erfolgter Befruchtung möglich ist.

Die physiologische Polyspermie wurde von J. RÜCKERT (193—197) an Selachierkeimen entdeckt. Bei diesen polylecithalen Keimen waren schon längst die sogenannten Merocytenkerne, Dotterkerne oder Parablastkerne bekannt, die man jedoch als Derivate des Furchungskernes auffaßte. Nun wies RÜCKERT nach, daß die Dotterkerne bereits während und sogar vor der Kopulation der Vorkerne vorhanden sind, ferner daß diese Kerne eine reduzierte Anzahl der Chromosomen enthalten, daß sie auch Spermatozoenköpfchen sehr ähnlich sind, oder daß sich, wenn sie etwa modifiziert sind, ganz genau verfolgbare Uebergangsstadien zu unveränderten Spermaköpfen nachweisen lassen. Auf Grund dieser und noch anderer ganz sicherer Argumente kommt RÜCKERT (195, p. 329) bezüglich der Selachiereier zu folgendem Resultate: „Alle Merocytenkerne der jungen Furchungsstadien, welche eine reduzierte Anzahl von Chromosomen besitzen, sind Abkömmlinge von Spermaköpfen.“ Diese Spermatozoen sind also bei der sogenannten polyspermischen Befruchtung in die Eier eingedrungen. Nur eines von den Spermaköpfen gelangt hier zur Kopulation mit dem weiblichen Vorkern, die übrigen bleiben in gewisser Entfernung zuerst in der Kernscheibe liegen.

Im weiteren Verfolg seiner Studien über diesen Gegenstand fand RÜCKERT (196), daß die Samenfädenköpfe in den polyspermen Selachierkeimscheiben durch ihre Sphären einander abstoßen. Nach der zweiten Furchungsteilung verlassen die Spermakerne, welche bei der polyspermen Befruchtung in das Ei eingedrungen sind und die mit dem Eikern nicht kopuliert haben, die Keimscheibe, sie gelangen in den mit Dotter ausgefüllten Raum, so daß in der Keimscheibe nur die Furchungskerne zurückbleiben. Der Austritt der Spermakerne kommt durch das Ausstoßungsvermögen der Kerne zustande, da sie durch die Sphären der Furchungskerne hinausgedrängt werden; hierauf erfahren sie langsam gewisse Veränderungen, besonders wenn die Umgebung aus grobkörnigem Dotter besteht. In diesem Medium gehen sie bald zugrunde. In feinkörnigem Dotter wandeln sich die Spermatozoenköpfe zu Kernen um, sie vermögen jedoch keine Furchung des plasmatischen Materials durchzuführen. Es ist jedoch für die physiologische Polyspermie sehr charakteristisch, daß die Kerne nie miteinander verschmelzen, sondern ihre Individualität beibehalten.

Die von RÜCKERT für die Selachier entdeckte Erscheinung der physiologischen Polyspermie wurde durch Forschungen an anderem tierischen Material vielfach bestätigt. Es ist überflüssig, sich hier mit allen diesbezüglichen Darstellungen der Autoren eingehender zu befassen; ich möchte nur darauf hinweisen, daß die physiologische Polyspermie sowohl bei Evertebraten als auch bei Wirbeltieren festgestellt wurde. So hat HENKING (71) in seiner Arbeit über Befruchtung bei Insekten die physiologische Polyspermie bei *Agelastica*, *Lasius*, *Pyrrhocoris* beobachtet, wo gewöhnlich zwei bis drei Spermatozoen in das Ei hineindringen. MONTGOMERY (170) hat bei der Spinne *Pheridium* sehr häufig Polyspermie konstatiert.

Bei Bryozoen soll nach den Angaben von K. BONNEVIE (20) Polyspermie in der Regel vorkommen, einer von den Kernen soll dort den männlichen Vorkern liefern, alle anderen sind Träger des für den Stoffwechsel der Zelle nötigen somatischen Chromatins. Fig. 274

zeigt ein eben polysperm befruchtetes Ei vom *Membranipora papillosa*, in welchem man zahlreiche Spermatozoen meistens spiralig aufgerollt sieht.

Noch häufiger begegnet man der physiologischen Polyspermie bei dotterreichen Eiern der Wirbeltiere. So konnte OPPEL (182) bald nach Erscheinen der Arbeit RÜCKERTS, welche in dieser Hinsicht grundlegend ist, bei den Reptilien bei *Anguis* die physiologische Polyspermie nachweisen, auch in den Angaben von NICOLAS (178—180) findet sich bei der Blindschleiche die Bestätigung der Erscheinung der polyspermen Befruchtung. Bei Vögeln soll, wie PATTERSON (184) beim Huhn und HARPER (66 a) bei Tauben gezeigt haben, die Ueberfruchtung in der Regel vorkommen.

Was die Eier von Urodelen betrifft, so ist bisher noch nicht mit Sicherheit ermittelt worden, ob die oft von den Autoren beobachtete Polyspermie [FICK (52) beim Axolotl, BRAUS (33) bei *Triton* u. a.] als physiologische oder bloß als recht häufig beobachtete abnorme Erscheinung aufgefaßt werden soll.

Vergleichen wir nun den eigentlichen Befruchtungsvorgang bei Tieren mit physiologischer Polyspermie mit dem bei solchen Tiergruppen,

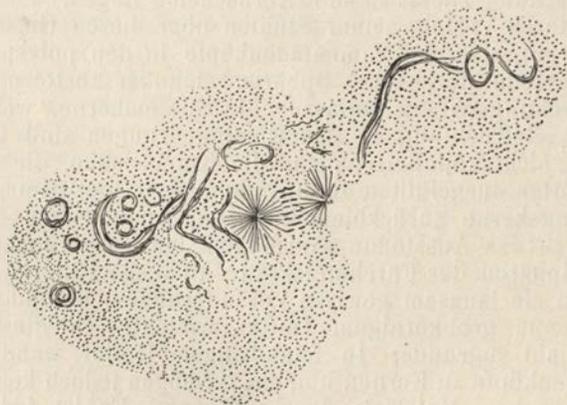


Fig. 274. Physiologische Polyspermie im Bryozoonei von *Membranipora papillosa* Nach K. BONNEVIE (20).

wo die Eier monosperm befruchtet werden, so muß zuerst darauf hingewiesen werden, daß auch bei physiologischer Polyspermie zur Kopulation mit dem weiblichen Vorkerne nur ein Spermatozoonkopf gelangt und die Nebenspermatozoen eine ganz sekundäre Rolle spielen. Am wichtigsten jedoch erscheint die Frage, warum die Kopulation des weiblichen Vorkernes mit mehreren Spermaköpfen schädlich sein könnte, warum also bei den meisten Tieren nur ein einziges Spermatozoon eindringen kann, wenn die Entwicklung regelmäßig verlaufen soll, und über welche Mechanismen das Ei verfügt, um Polyspermie zu verhüten.

Um diese Fragen zu ermitteln, müssen wir zuerst die Erscheinung der abnormen Polyspermie näher kennen lernen.

Die Polyspermie tritt oft als Anomalie bei verschiedenen Tieren auf, bei denen in der Regel sich monosperme Befruchtung vollzieht,

und wird gewöhnlich als Folge des gleichzeitigen Eindringens von zwei oder mehreren Samenfäden in das Ei betrachtet. An dem klassischen Material der Befruchtungsstudien, den Echinideneiern, kann man sehr oft das Bild der Polyspermie beobachten. Es ist jedoch zu beachten, daß sich hier in der Regel keine Abstoßungserscheinungen im Verhalten der Spermaköpfe im Ei nachweisen lassen, so daß zwei oder mehrere männliche Vorkerne mit dem weiblichen Vorkern kopulieren. Fig. 275 stellt die Kopulation von zwei Spermaköpfen mit dem weiblichen Vorkern des Echinideneies dar.

Die Polyspermie kann auch künstlich hervorgerufen werden, wie es O. und R. HERTWIG in ihren klassischen Studien über den Einfluß äußerer Faktoren auf den Befruchtungsvorgang zu ermitteln suchten. „Polyspermie — sagen diese Autoren — kann durch chemische, thermische und mechanische Eingriffe herbeigeführt werden, und zwar wird die Zahl der befruchtenden Spermatozoen in demselben Maß vermehrt, als die Intensität und die Einwirkungsdauer der angewandten Agenzien gesteigert werden. Nur bei Erwärmung scheint ein Punkt einzutreten, von welchem ab die Vermehrung der Spermatozoen nicht allein aufhört, sondern die Befruchtung sogar ganz unterbleibt, ein Punkt, der übrigens noch genauer verfolgt zu werden verdient.“ (O. und R. HERTWIG, 84, p. 135.)

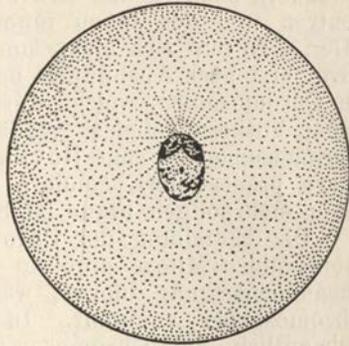


Fig. 275. Polyspermie von *Echinus*. Zwei Spermaköpfe mit weiblichem Vorkern in Kopulation. (Nach dem Präparat des embryologisch-biologischen Instituts in Krakau.)

Leider wurden jedoch später die Bedingungen der Ueberfruchtung und die Abhängigkeit der Zahl der Spermatozoen von der Intensität des Reizes an diesem so dankbarem Material nicht weiter erforscht. DRIESCH (46a) hat 83 disperm befruchtete Eier isoliert und sich dabei überzeugt, daß die weiteste Entwicklungsstufe eine krankhafte Blastula bildet, die sogenannte Stereoblastula, in welcher das Blastocöl mit schwarzen Körnchen ausgefüllt ist.

BOVERI (28) gebührt das Verdienst, diese in biologischer Hinsicht äußerst wichtige Frage nach den Ursachen der schädlichen Wirkung der polyspermischen Befruchtung auf den neu entstehenden Organismus beantwortet zu haben. Der genannte Autor hat zuerst festgestellt, daß die polysperme Befruchtung bei den Echinideneiern am leichtesten durch Besamung mit stark konzentriertem Sperma gelingt. Die Anfangsstadien des gewöhnlichen Entwicklungstypus von disperm befruchteten Eiern waren bereits aus älteren Literaturangaben bekannt. Nach der Kopulation des weiblichen Vorkernes mit den beiden Spermaköpfen treten gleichzeitig gewöhnlich vier, seltener drei Astrosphären auf. Haben wir es mit vier Astrosphären zu tun (Tetrastertypus), so muß ihre Genese auf die Teilung der beiden Spermazentren zurückgeführt werden; den sogenannten Triastertypus erklärt BOVERI dadurch, daß nur

das eine Spermazentrum geteilt, das andere dagegen in der Teilung zurückgehalten wird. Im ersteren Fall entsteht eine vierpolige im letzteren eine dreipolige Mitose, da zwischen den Sphären achromatische Spindeln gebildet werden. Nur äußerst selten tritt der Fall ein, daß die Teilung der beiden Spermazentren verhindert wird und in der Regel daraus eine zweipolige Mitose resultiert. Ebenso selten ist die Entstehung eines sogenannten Doppelspindeltypus oder doppelten Amphiasters, welcher dann zustande kommt, wenn nur der eine Spermakern sich mit dem Eikern vereinigt, der andere dagegen im Eiprotoplasma selbständig verbleibt, so daß zwei voneinander unabhängige karyokinetische Spindeln entstehen.

Hier habe ich bloß einen Typus der polyspermischen Befruchtung geschildert, BOVERI hat auch andere beobachtet, in denen die Zentrosomen eine andere Stellung im Ei einnehmen. In fast allen Typen hat die Dispermie zur Folge, daß im ungeteilten Plasmateritorium mehrpolige Mitosen entstehen. BOVERI geht in seiner weiteren Besprechung des Verlaufes solcher Teilungen von der Voraussetzung aus, daß nicht der Kern die Zahl der Teilungspole bestimmt, sondern daß sich diese aus der Zahl der vorhandenen Cytozentren und den ihnen innewohnenden Vermehrungsgesetzen ergibt. „Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.“ Die Kernmembran wird jetzt nach Ausbildung der achromatischen Spindel aufgelöst, und die Chromosomen, welche durch zwei Spermaköpfe und einen weiblichen Vorkern geliefert werden, treten in Mitose auf. „Die einzelnen Chromosomen — sagt BOVERI — sind nicht für bestimmte Zentrenpaare prädestiniert, sondern ihre Einordnung zwischen die Sphären einer mehrpoligen Figur ist Sache des Zufalls.“

Die Einteilung der Chromosomen an verschiedene Zentren der mehrpoligen Mitose muß zu gewissen Veränderungen in der Kernzusammensetzung führen, wenn man die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen annimmt. In der bipolaren Mitose verdoppelt sich bekanntlich die Chromosomenanzahl, und aus jedem Chromosom resultieren zwei chromatische Elemente, welche zu entgegengesetzten Polen wandern. Die Tochterkerne enthalten demnach nicht nur dieselbe Zahl von Chromosomen, sondern haben auch qualitativ denselben Charakter wie der Mutterkern.

Bei dieser Voraussetzung, daß die Chromosomen sich voneinander qualitativ unterscheiden, wird sich das Resultat der mehrpoligen Mitose ganz anders gestalten. Im Sinne der Regel, daß die Verteilung der Chromosomen zwischen mehrere Sphären eine rein zufällige ist, wird sich um die einzelnen Cytozentren eine recht verschiedene Anzahl von Chromosomen sammeln. Ist die Annahme richtig, daß die einzelnen Chromosomen qualitativ ungleichwertig sind, so muß sich daraus der notwendige Schluß ergeben, daß in solchen Tochterkernen immer eine ungleiche Anzahl von Chromosomen an deren Aufbau teilgenommen hat und daß sich diese ebenfalls qualitativ voneinander unterscheiden müssen. Ein konkreter Fall wird uns die Sache näher erklären: Das Ei von *Strongylocentrotus lividus* besitzt nach allen neueren Literaturangaben in den somatischen Elementen 36 Chromosomen. Wir nehmen an, daß das Ei disperm befruchtet wurde. Nachdem sich der Eikern mit zwei Spermakernen vereinigt hat, enthält der einheitliche Furchungskern  $3 \times 18 = 54$  Chromosomen. Nehmen wir jetzt an, daß dieses disperm befruchtete Ei einen Tetra-

stertypus darstelle, so werden sich die 54 Chromosomen ungleichmäßig auf die vier Spindeln verteilen. Das der BOVERISCHEN Arbeit entnommene Diagramm (Fig. 276) veranschaulicht uns eine solche Verteilung der Chromosomen. Jede Spindel enthält eine andere Anzahl von Chromosomen (in Fig. 276 z. B. 6, 12, 10, 26). Jedes von diesen chromatischen Elementen teilt sich in zwei Tochterchromosomen; in Fig. 277a ist schematisch die Zahl der Chromosomen bezeichnet, welche im Diasterstadium (vgl. p. 513) der mehrpoligen Mitose wahrgenommen werden kann. Es leuchtet ein, daß die aus diesen Chromosomen entstehenden Tochterkerne hinsichtlich der Anzahl ihrer chromatischen Komponenten (Fig. 277 b) voneinander differieren müssen. Die Größe der Kerne in dem durch simultane Kernteilungen entstandenen Blastomeren ist in der Tat recht verschieden und wenn man eine qualitative Verschiedenartigkeit der Chromosomen annimmt, müssen auch einzelne Kerne qualitativ voneinander verschieden sein. Die qualitative Verschiedenartigkeit der Chromosomen geht aus besonderen Experimenten von BOVERI hervor:

Dieser hat entweder die aus polyspermer Befruchtung entstandenen Keime als ganze Keime weiter kultiviert, oder sie in einzelne Blasto-

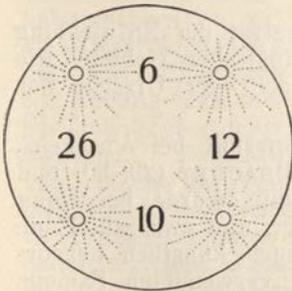


Fig. 276.

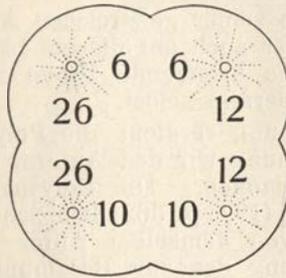


Fig. 277 a.

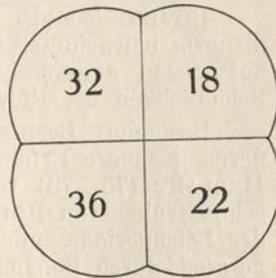


Fig. 277 b.

Fig. 276 u. 277 a u. b. Diagramme zur Veranschaulichung der Chromosomenverteilung in polyspermen Eiern während der ersten mehrpoligen Mitose. Nach BOVERI (28).

mere zerlegt (Methode von C. HERBST) und die Entwicklung einzelner Blastomere verfolgt.

In denjenigen Kulturen, in welchen jeder Keim als Ganzes gezüchtet wurde und spätere Entwicklungsstadien erreichte, entwickelten sich nicht alle Körperbezirke gleichmäßig; die einen sahen z. B. krankhaft aus, die anderen erschienen bedeutend kräftiger. Dasselbe Resultat ergab die Kultur einzelner Blastomeren. Bei der Zerlegung eines monosperm befruchteten Keimes in einzelne Blastomeren entwickeln sich bekanntlich die Blastomeren zu normalen kleinen Plutei. Andere Resultate ergaben die Kulturen von dispersem befruchteten und in Blastomeren zerlegten Keimen. BOVERI hat hier festgestellt, daß die Entwicklungsfähigkeit der aus diesen isolierten Blastomeren hervorgegangenen Partialkeime sich als recht verschieden gestaltet erwies. Diese Verschiedenheit des Entwicklungsverlaufes begann besonders vom Blastulastadium an. So kann z. B. ein dispermer Partialkeim schon im Blastulastadium krankhaft werden und absterben, ein anderer entwickelt sich zum Gastrulastadium, aus dem dritten Blastomer resultiert ein Zellklumpen, der vierte kann sich bis zum Beginn des Pluteusstadiums entwickeln.

Diese Ungleichheit der Entwicklungseigenschaften von verschiedenen Blastomeren läßt sich nach der von BOVERI musterhaft durchgeführten Analyse auf die Verschiedenartigkeit der Chromosomen zurückführen. BOVERI weist nämlich nach, daß dies weder vom Protoplasma, noch von den Zentren abhängen kann, es erübrigt also bloß die Verschiedenartigkeit einzelner Chromosomen, welche hier in Betracht kommen kann. Sind die Chromosomen wirklich in ihren Eigenschaften verschieden, so muß als weitere Konsequenz gefolgert werden, daß der normale Entwicklungsverlauf nur dann möglich ist, wenn im gegebenen Kerne sich eine genau bestimmte Chromosomengruppe einfindet. Es liegt auf der Hand, daß die Verwirklichung dieses Postulates in einem disperm befruchteten Keime, welcher seine Entwicklung mit mehrpoliger Mitose beginnt, wo die Verteilung der Chromosomen eigentlich vom Zufall abhängt, sehr schwierig ist. Diese anomale Verteilung von verschiedenwertigen Chromosomen an die Tochterkerne, also abnorme Kombinationen der Chromosomen und der daraus folgende Mangel an allen zur normalen Entwicklung erforderlichen chromatischen Elementen liegen der Pathologie der dispermen Keime zugrunde.

BOVERI hat also in seiner geistreichen Analyse der Entwicklung disperm befruchteter Eier auch auf diesem biologischen Gebiete, wie auf vielen anderen, die brennende Frage nach der Ursache der Schädlichkeit der Polyspermie gelöst.

Besondere Besprechung verdient die Polyspermie bei Anuren, deren genauere Erforschung wir den Autoren BRACHET (29, 30) und HERLANT (75, 76) verdanken. Die Polyspermie wurde bei *Rana* schon früher von ROUX (192, p. 362) beobachtet, und zwar am Ende der Laichperiode, und von demselben Autor auch künstlich hervorgerufen durch Behandlung des zur Besamung verwendeten Samens mit starker, 1—2-proz. Kochsalzlösung. Auch BORN (21) hat den eigentümlichen Furchungstypus der polyspermen Eier beobachtet und bezeichnet sie als Barockfurchung. BRACHET (29, 30) gelang es, die Polyspermie experimentell hervorzurufen, indem er sich der BOVERI'schen Methode zu diesem Zwecke bediente, indem er nämlich die Eier längere Zeit (bis 30 Minuten) in stark konzentriertem Samen hielt. Bei dieser Behandlung drangen 2—100 Spermatozoen in das Ei ein. Der Grad der Polyspermie ist nach BRACHET von der Spermakonzentration und dem Maturitätsstadium des Eies abhängig. Er untersucht nun die Folgen der Polyspermie bei denjenigen Eiern, welche mit mehr als drei Samenfäden befruchtet wurden, und fand bei der Entwicklung solcher polyspermen Eier, besonders wenn sie nicht mit mehr als 12 Spermatozoen befruchtet worden sind, eine sehr interessante Erscheinung, welche dazu dient, den schlimmen, uns bereits von der Entwicklung der Echiniden bekannten Folgen der Polyspermie vorzubeugen: die einzelnen Spermaköpfe verschmelzen nicht wie bei Echiniden mit weiblichem Vorkern und bilden keine mehrpoligen Mitosen, sondern bemächtigen sich besonderer Plasmateritorien, die in dieser einheitlichen Plasmamasse voneinander unabhängige Bereiche bilden. BRACHET führt für diese Gebilde den Namen der spermatischen Synergiden ein.

Die gegenseitige Abstoßung einzelner Spermaköpfe, welche so deutlich beim Froschei zutage tritt, wurde, wie ich bereits oben erwähnt habe, bei den Selachiereiern in der regelmäßig dort vorkommenden physiologischen Polyspermie von RÜCKERT (194—196) schon früher beschrieben. Dort werden die akzessorischen Spermaköpfe vollständig aus der Keimscheibe eliminiert und nehmen an der weiteren Entwicklung keinen wesentlichen Anteil, während sie hier als Kernapparat in dem weiteren Entwicklungsverlauf mitwirken. Aber auch hier erfolgt, wie wir bei der physiologischen Polyspermie gesehen haben, die Kopulation des weiblichen Vorkernes mit nur einem Spermakerne. Die Auswahl des Spermakernes ist ein Werk des Zufalls, sie hängt davon ab, in welche Synergidensphäre dieser weibliche Pronucleus gelangt<sup>1)</sup>.

Nach 2—3 Stunden beginnt die Karyokinese in dem polyspermen Ei, und zwar beginnt sie gleichzeitig in allen spermatischen Köpfen, welche in das Ei eingedrungen sind. Fig. 278 zeigt die Mitose von fünf spermatischen Kernen (darunter wahrscheinlich ein Kopulationskern), und diese Karyokinese bildet die Einleitung zur Teilung des bisher einheitlichen plasmatischen Territoriums, indem die Teilungsebenen senkrecht zu den Kernteilungsspindeln stehen. Jede der so gebildeten Blastomeren enthält zwei Spermahalbenergiden, alle nehmen sodann an dem Körperbau des Embryo teil. Die meisten Embryonen sterben ab, eine Anzahl von ihnen entwickelt sich aber wenigstens 4 Tage und kann ausgeschlüpfte, fast normale Larven ergeben.

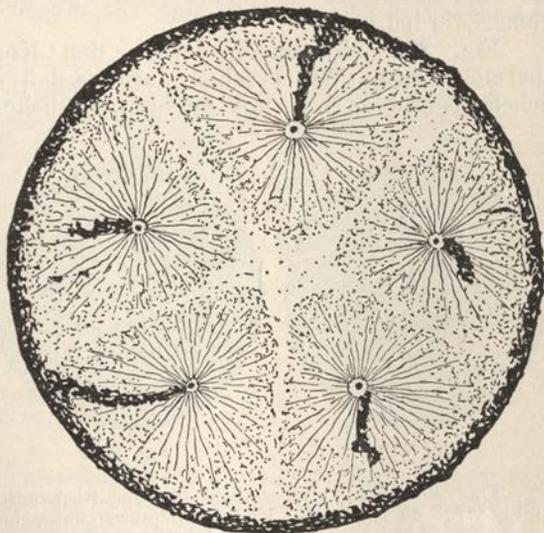


Fig. 278. Ein polyspermisch befruchtetes Froschei mit fünf Spermasynergiden. Nach BRACHET (29).

Bei stärkerer Polyspermie können sich die Eier überhaupt nicht entwickeln, die Spermasynergiden sind hier offenbar zu klein, die Kerne kopulieren miteinander, und es kommt dadurch zur Bildung von Kernhaufen und Kernketten, besonders wenn die Zentrosomen in Aktion getreten sind.

HERLANTS Studien beziehen sich auf die Polyspermie des Frosches, und zwar auf di- und trisperm befruchtete Eier. Die der Arbeit von HERLANT entnommenen Figg. 279—281 zeigen zwei und drei Sperma-

1) „Tout ces faits prouvent, d'abord qu'il n'y a jamais qu'un seul noyau spermatique qui copule avec le pronucleus femelle, et ensuite, que celui-ci ne choisit nullement le noyau auquel il s'unira. C'est le hasard de la pénétration des spermatozoides qui décide de tout.“ (BRACHET, 29, p. 286.)

köpfe im Innern des Froscheies. Jedem Spermakopfe folgt die Pigmentstraße, welche von VAN BAMBEKE (6, 7) zum erstenmal nachgewiesen, von W. ROUX (192, p. 368) näher erforscht und in ihrem ersten Teil als Penetrationsbahn bezeichnet wurde. Diese Pigmentstraße charakterisiert die Richtung der Wanderung des Spermakopfes. Betrachtet man genau die Richtungen der einzelnen Pigmentstraßen, so kann man mit HERLANT zu dem Schluß gelangen, daß man schon danach die gegenseitige Abstoßung einzelner Spermaköpfe feststellen kann. Die Spermaköpfe streben danach, das Zentrum der einzelnen Synergiden einzunehmen; infolgedessen ist die Pigmentstraße der Penetrationsbahn nicht immer geradlinig. Die Lagerung einzelner Spermaköpfe im Ei ist nach HERLANT als Resultat von zwei Hauptfaktoren zu betrachten: 1) des Bestrebens, auf möglichst breitem Territorium ihre repulsive Tätigkeit (Irradiation) zu entfalten und 2) das Zentrum dieses Territoriums einzunehmen. In Anbetracht der Unabhängigkeit einzelner Territorien muß nach HERLANT (76) jede Synergide als eine besondere morphologische und physiologische Einheit aufgefaßt werden.

Fig. 279—281 zeigen ferner den Kopulationsprozeß in polyspermen Eiern. Wir ersehen daraus, daß die Kopulation des weiblichen Vorkernes nur mit einem männlichen Pronucleus stattfindet,

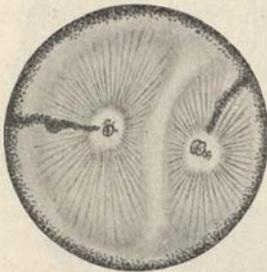


Fig. 279.

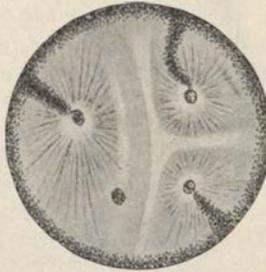


Fig. 280.

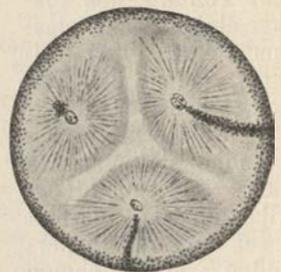


Fig. 281.

Fig. 279—281. Polyspermi sche (di- und trispermische) Befruchtung des Froscheies. In Fig. 279 und 281 ist der Karyogamieprozeß wahrnehmbar. Nach HERLANT (76).

und zwar mit demjenigen, welcher seine Einflußsphäre eben in der Nähe des betreffenden Spermakopfes entfaltet. Im Gebiete dieser Synergide verläuft die Kopulation ganz so wie im monosperm befruchteten Ei<sup>1)</sup>.

Die Beobachtungen von HERLANT über die gegenseitige Abstoßung einzelner Spermatozoen während und besonders unmittelbar nach der Befruchtung führen den genannten Autor zu der Schlußfolgerung, daß es eben die Spermatozoen sind, welche der Polyspermie entgegenarbeiten („c'est le spermatozoïde qui lutte contre la polyspermie“).

Nach der Kopulation beginnt die Teilung des Eies. HERLANT hat hier nachgewiesen, daß in trisperm befruchteten Eiern die Furchung

1) „Cela signifie simplement que le pronucleus femelle est compris dès ce moment dans une région où tout ce passera comme si l'œuf était monospermique.“ (HERLANT, p. 168.)

in drei gleich große Blastomeren erfolgt, während die Teilung disperm befruchteter Keime gewöhnlich zwei gleiche Blastomeren ergibt, in seltenen Fällen aber auch ungleiche Blastomeren ergeben kann. Die gleiche Größe der Blastomeren entsteht trotz ungleich großen Synergiden. Die Unterschiede in dem Furchungstypus der di- und trispermischen Eier lassen sich in späteren Furchungsstadien von der Morula ab nicht mehr wahrnehmen. Ich bedaure sehr, auf die Einzelheiten der wirklich sehr geistreich von HERLANT durchgeführten Analyse des Furchungsprozesses hier nicht eingehen zu können, da dies den Rahmen der Physiologie der Zeugung überschreiten würde. Ich muß jedoch als allerwichtigsten Punkt seiner Untersuchungsergebnisse hervorheben, daß diese Entwicklungsphänomene als direkte Folge der polyspermischen Zeugungsform betrachtet werden müssen. Wir haben gesehen, daß einzelne Spermatozoenköpfe unabhängig voneinander im Froschei liegen, daß sie einander sogar abstoßen. Der Kernteilungsprozeß (Fig. 282, 283) ergibt bei der Furchung eine große Anzahl von Zellen, manche von ihnen sind Derivate des Amphikaryons, welches durch Verschmelzung des weiblichen und des männlichen Vorkernes

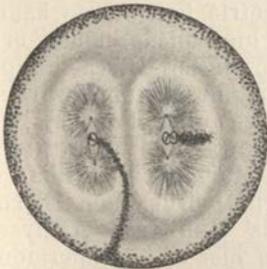


Fig. 282.

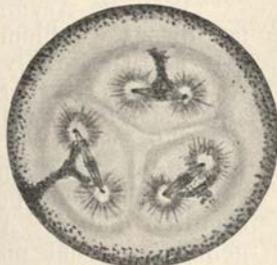


Fig. 283.

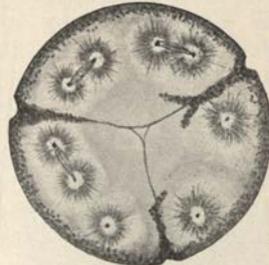


Fig. 284.

Fig. 282—284. Karyokineticische Prozesse nach der di- und trispermischen Befruchtung des Froscheies. Nach HERLANT (76).

entstanden ist, andere aber entstehen durch Teilung der Keimterritorien, welche nur den männlichen Kernapparat enthalten. Viele Zellen in dem polyspermisch befruchteten und gefurchten Ei zeichnen sich dadurch aus, daß sie zwei Kerne enthalten, und es kommt, wie aus Forschungen von HERLANT hervorgeht, sehr oft vor, daß in diesen zweikernigen Zellen der eine Kern rein männlich ist, der andere als Derivat des Amphikaryons aufgefaßt werden muß. Die nähere Betrachtung der Fig. 284 belehrt uns sofort darüber, daß in der Tat solche zweikernige Zellen entstehen müssen. Aus derselben Figur kann auch ferner deduziert werden, daß manche von den Zellen zwei Zentren enthalten werden. Wenn nur z. B. die obere Zelle der Fig. 284 ihre Teilung vollenden wird, dann müssen sich in ihr zwei Kerne und zwei Zentren finden.

Die Häufung so vieler Abweichungen in der Gestaltung und der inneren Zusammensetzung der Keimkomponenten kann natürlich auch auf den Verlauf der Furchung nicht ohne Einfluß bleiben. Die Sistierung der Furchung in gewissen Keimbereichen, die nachträgliche Degeneration einzelner Keimpartien wurde mehrmals von HERLANT beobachtet.

Die polyspermen Keime können jedoch dank vielen regulatorischen Vorgängen, welche dort eingreifen, sich noch weiter über die Keimblätterbildung hinaus entwickeln. Das Resultat dieser morphogenetischen Prozesse ist die Entstehung von Larven, die jedoch gewöhnlich stark anormal sind. Fig. 285, welche der Arbeit von HERLANT entnommen ist, beweist, daß die Entwicklung bei solchen di- oder tri-spermischen Larven verhältnismäßig weit vorschreiten kann. Die Lebensfähigkeit solcher Larven ist indessen sehr beschränkt; alle sterben auf früheren oder späteren Entwicklungsstadien ab. Die näheren Untersuchungen von HERLANT ergaben, daß das Wesen der Abnormalität bei solchen Larven 1) in der zum Vorschein kommenden Asymmetrie und 2) in der Existenz von zwei verschiedenenkernigen

Regionen besteht. Die eine Region enthält sogenannte Monokaryonten, welche als Abkömmlinge von lauter Spermatozoenköpfen aufzufassen sind, die andere zeichnet sich durch Amphikaryonten, d. i. durch Kerne aus, welche vom Kopulationskern herkommen.

Was die Asymmetrie betrifft, so kann ich dieses Problem hier nicht näher erörtern. Die Analyse dieser Erscheinung, welche von HERLANT durchgeführt wurde, stützt sich hauptsächlich auf die Forschungsergebnisse von W. ROUX und BRACHET, welche die kausalen Momente der Bilateralität bei monosperm befruchteten Eiern ermittelt haben. Aus HERLANTS Analyse geht hervor, daß man hier bei polyspermen Keimen die Asymmetrie wirklich erwarten mußte.

Die Verschiedenwertigkeit der Kerne bei polyspermen Keimen liegt nach HERLANTS Untersuchungen der beschränkten Lebens- und Entwicklungsfähigkeit solcher Embryonen zugrunde. HERLANT schließt sich in dieser Hinsicht den Anschauungen von BRACHET an, nach welchem solche cytologische Verhältnisse, bei denen in den einen Zellen Monokaryonten, in anderen wiederum Amphikaryonten vorhanden sind, schädlich wirken müssen. BRACHET behauptet, daß hier entweder

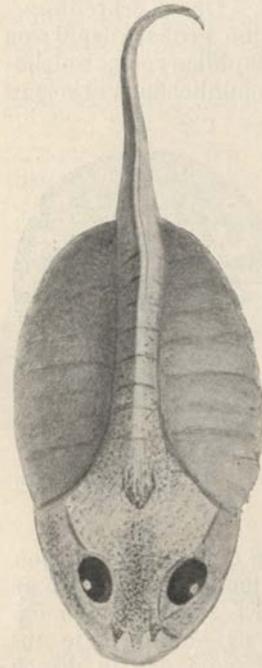


Fig. 285. Froschlarve aus polyspermischer Befruchtung. Nach HERLANT (76).

die Armut an Chromatin in den Zellen schädlich wirkt, oder daß die Abnormalitäten der Keime auf die Manifestation von geringen spezifischen Eigentümlichkeiten, die jedem Spermatozoon inhärieren, zurückzuführen sind. Das muß nach dem genannten Autor im Laufe der Entwicklung zu gewissen Konflikten führen, welche die für die normale Ontogenese unerlässliche Harmonie stören. HERLANT entwickelt diesen Gedanken weiter, er weist auf die Variabilitätsverhältnisse hin, die z. B. aus jeder Variationskurve von QUATELET hervorgehen, und die durch jedes Spermatozoon als bestimmte erblich übertragbare Tendenzen dem Keim eingepflanzt werden; er glaubt, daß so viele

Tendenzen im einheitlichen Plasmaterritorium nicht realisiert werden können, und daß deshalb die Entwicklung nicht richtig verlaufe.

HERLANT glaubt, daß die beiden Hypothesen von BRACHET, die die Armut an Chromatin und die Unmöglichkeit der Realisierung verschiedener Entwicklungstendenzen betreffen, einander nicht ausschließen, und daß sie sich gegenseitig ergänzen. Daß sie sich wirklich nicht ausschließen, das gebe ich gerne zu; es scheint mir jedoch fraglich zu sein, ob man wirklich von einer zu geringen Quantität des Chromatins in solchen Keimen sprechen darf. Ich will die Schlüsse HERLANTS und BRACHETS nicht in Abrede stellen, möchte jedoch darauf hinweisen, daß jeder polysperme Keim als Ganzes eigentlich mehr Chromatin „von Haus aus“ bekommt, als ein monospermer. Berücksichtigt man die Forschungsergebnisse von MASING (vgl. p. 838), so ergibt sich daraus, daß der Keim mit dem Vorrat an chromatogener Substanz, welchen er im Ooplasma besaß, durch längere Zeit manipulieren muß. Dieser Vorrat wurde unter dem Einfluß des Furchungskernes umgewandelt und verarbeitet. Nun kommt zu jedem polyspermen Keime noch etwas Chromatin aus den überzähligen Spermaköpfen hinzu. Vielleicht ist diese Verarbeitung nicht in entsprechender Weise reguliert, da diese Regulation nicht einem einheitlichen Kernapparat, sondern mehreren Kernen überlassen werden muß. Obschon aber diese erste Hypothese von BRACHET und HERLANT mir noch diskutabel erscheint, glaube ich, daß die zweite Hypothese vollständig begründet ist und das Problem in befriedigender Weise erklärt.

Die Arbeiten von BRACHET und HERLANT stellen nach meiner Beurteilung wesentliche und recht bedeutsame Ergänzungen unserer Kenntnisse über Polyspermie dar; dieser vielleicht interessanteste Typus bildet ein Uebergangsstadium zwischen der physiologischen und anormalen Polyspermie und wird vielleicht Anregung zu weiteren Forschungen geben.

Endlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß Polyspermie oft bei Kreuzbefruchtungen beobachtet wurde (O. und R. HERTWIG, 84, KUPELWIESER, 107, HERBST 72, GODLEWSKI, 64 u. a.), wie wir bereits oben besonders bei den Beschreibungen der heterogenen Kreuzungen gehört haben (vgl. p. 838).

Es erübrigt noch die Frage, welche Faktoren und Einrichtungen es den Eiern ermöglichen, Polyspermie zu verhüten. Die Tatsache, daß die Polyspermie überhaupt schädlich wirkt, unterliegt nach dem oben Auseinandergesetzten keinem Zweifel. Wir wissen auch, daß in der Regel die Eier monosperm befruchtet werden. Wie ist es also zu erklären, daß in das bereits befruchtete Ei andere Samenfäden nicht einzudringen vermögen. Die erste Möglichkeit, die sich bei der Betrachtung dieses für die Zeugungsphysiologie sehr wichtigen Problems ergibt, ist die Rolle der Dottermembran, welche sich gleich nach Eindringen des Spermatozoons auf der Eioberfläche erhebt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß in normal beschaffenen und unter normalen äußeren Bedingungen sich entwickelnden Eiern die Dotterhaut für die Spermatozoen undurchdringlich ist. Diese Tatsache jedoch berechtigt noch lange nicht zu der Behauptung, daß die Dotterhaut allein die Eier vor der Polyspermie bewahrt. Es ist bekannt, daß die Dottermembran sich von den Eiern einige Minuten nach der Befruchtung oft abschütteln läßt, was sehr leicht z. B. an Echinideneiern durchzuführen ist. Wäre nur die Dottermembran das einzige Mittel um

die Eier mechanisch vor der Polyspermie zu schützen, so müßte man erwarten, daß die Eier, welche künstlich von ihr befreit worden sind, sich sehr leicht polyspermisch befruchten lassen. Das ist jedoch nicht der Fall. Es wurden oftmals solche Versuche gemacht, stets mit negativem Erfolg. Es geht daraus hervor, daß nicht die Befruchtungsmembran als solche, sondern die Befruchtung des Eies selbst die Polyspermie verhindert. Die Befruchtung muß hier einen bestimmten Einfluß auf das Ooplasma ausüben, welcher die Natur des Protoplasmas derart verändert, daß es nicht mehr befruchtungsfähig ist. Schon DELAGE hat darauf hingewiesen, daß das Ei zwei kritische Phasen durchmacht: die Reifungsphase, von welchem Moment an das Ei befruchtungsfähig wird, und den Moment des Eindringens des ersten Spermatozoons, von welchem ab die anderen Samenfäden nicht mehr einzudringen vermögen. DELAGE führt dies auf die Veränderungen in dem Zustande des Cytoplasmas zurück. Die von DELAGE (41a) für die Echinodermen festgestellte Tatsache wurde von E. WILSON (213) für die Nemertinen positiv nachgewiesen. Nicht nur ganze Eier, sondern auch kernlose Eifragmente, welche also nur das Protoplasma enthalten, sind vor der Reifung und nach der Befruchtung nicht mehr befruchtungsfähig.

Es drängt sich aber nach der Feststellung der Tatsache, daß die Unfähigkeit zur Befruchtung von dem veränderten Cytoplasma abhängt, die weitere Frage auf, was für kausale Momente bei diesem Prozeß in Frage kommen, mit anderen Worten, auf welche Weise die Befruchtung diesen Zustand im Protoplasma hervorruft. HERLANT zieht aus seinen soeben genau besprochenen Studien den Schluß, daß es eben die Spermatozoen sind, welche der Polyspermie entgegenarbeiten (vgl. p. 896). Das Abstoßungsvermögen innerhalb einer Synergide soll hier diesen Einfluß auf andere Spermatozoen ausüben. Ich will nicht behaupten, daß dieser so überzeugend zuerst von RÜCKERT sodann von BRACHET und HERLANT nachgewiesene Faktor absolut keinen Anteil an der Abwehr der Polyspermie nimmt, es kommt ihm jedoch sicher hier eine ganz sekundäre Bedeutung zu. Die von DELAGE und WILSON festgestellte Tatsache, daß die kernlosen Fragmente der vor der Fragmentierung befruchteten Eier nicht mehr befruchtet werden können, bildet den Beweis, daß auch ohne Vorhandensein des Spermatozoons im gegebenen Protoplasma eine wiederholte Befruchtung nicht möglich ist. Auf die Eigenschaften des Protoplasmas in dieser Hinsicht haben zuerst die Gebrüder HERTWIG hingewiesen: „Unter allen Umständen müssen wir dem Eiplasma eine die Spermatozoen abweisende Kraft zuschreiben, da ja bei den Bastardierungen Spermatozoen verwandter Arten mit einer nicht zu bewältigenden Energie von der Befruchtung ausgeschlossen werden.“ (O. und R. HERTWIG, 84, p. 139). Auch HERBST (72) weist auf die Veränderungen in dem Cytoplasma hin. Von Bedeutung ist in dieser Beziehung die Feststellung der Tatsache, daß man denselben Effekt, d. i. die Unfähigkeit der Befruchtung, durch vollständig vollzogene Anregung zu künstlicher Parthenogenese veranlassen kann. GODLEWSKI (60, p. 305) hat die Echinideneier zur künstlichen Dotterhautbildung durch Behandlung mit CO<sub>2</sub>-haltigem Seewasser angeregt und sich überzeugt, daß sogar nach dem Abschütteln der Dotterhaut die nachträgliche Befruchtung mit Spermatozoen unmöglich ist. Es unterliegt keinem

Zweifel, daß dieselben Veränderungen, welche der Dottermembranbildung zugrunde liegen, auch das Cytoplasma gegen Polyspermie resistent machen.

Es ist hier aber zu beachten, daß die leichte Anregung zu künstlicher Parthenogenese, wie sie HERBST angewandt hat, also ohne Erzeugung der Dottermembran die Befruchtung nicht nur nicht beeinträchtigt, sondern sogar die Polyspermie erleichtert. HERBST schließt aus seinen Beobachtungen, daß in solchen Eiern, welche durch Fettsäure einen leichten Anstoß zur Parthenogenese erhalten haben, „der Mechanismus, welcher nach dem Eindringen eines Spermatozoons das Eindringen weiterer Samenfäden unmöglich macht“, nicht richtig funktioniert (72, p. 274). Worauf jedoch das Wesen dieses Mechanismus beruht, ist bisher nicht ermittelt und in Anbetracht dessen, daß es sicher mit den dotterhautrezeugenden Faktoren verknüpft ist, wird es sich wahrscheinlich erst dann ermitteln lassen, wenn auch der letzterwähnte Vorgang genauer bekannt sein wird.

Vom Standpunkte der Zeugungsphysiologie aus wäre noch wichtig zu wissen, ob der Prozeß, welcher die befruchteten Eier für die weitere Befruchtung unfähig macht, irreversibel ist. Damit steht nämlich die Frage der sogenannten Superfö Kondation in Zusammenhang, das ist der eventuellen Möglichkeit der nachträglichen nochmaligen Befruchtung des Keimes resp. seiner Teile. Die künstlich zur Parthenogenese (jedoch ohne Dotterhaut) angeregten Echinideneier wurden während der Furchung in einzelne Blastomeren von J. LOEB (141) mit Samen versetzt. Es zeigte sich, daß solche Keime befruchtet werden konnten und unter dem Einfluß des Spermas eine Dotterhaut gebildet haben. Dasselbe Resultat konnte, wie mir Prof. KOSTANECKI mündlich mitgeteilt hat, mit den Eiern von *Maetra* erzielt werden. Das sind jedoch parthenogenetische Keime, so daß die erste Entwicklungserregung nicht durch das Sperma veranlaßt wurde.

Wichtig hingegen scheinen mir die neuesten Resultate von J. BURY (36) zu sein. Die Echinideneier wurden 30—40 Minuten nach der Befruchtung, bei welcher die Dottermembran erzeugt wurde, in eine Temperatur von 0° C gebracht. Bei dieser Temperatur drangen in die bereits monosperm befruchteten Eier mehrere Spermatozoen ein und erfuhren im Eiinneren den Vakuolisierungsprozeß. Aus dieser Beobachtung ist ersichtlich, daß hier durch Einwirkung niedriger Temperatur die Resistenz der Eier gegen nachträgliche Befruchtung aufgehoben wurde, resp. daß die Eigenschaft der Unfähigkeit zur Befruchtung rückgängig gemacht wurde.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Resistenz der Keime gegen das Eindringen von überzähligen Spermatozoon im Laufe der Entwicklung abnimmt und daß eventuell die Spermatozoen noch eindringen könnten. Für diese Anschauung sprechen die Beobachtungsergebnisse von J. H. F. KOHLBRUGGE (89, 90), welcher das Eindringen überzähliger Samenfäden in die in der Entwicklung vorgeschrittenen Keime beobachtet hat. Dieser Autor untersuchte die Genitalien der weiblichen Wirbeltiere nach dem Coitus und überzeugte sich, daß die Spermatozoen nach dem Coitus in die Schleimhaut der Genitalwege eindringen. Fig. 286 stellt einen Schnitt durch die Mucosa des Huhnes kurz nach dem Coitus dar. Die Abbildung macht die Imprägnation der Schleimhaut mit den Spermatozoen ersichtlich. Solche Imprägnationen der Gewebe mit Spermatozoen sind uns bereits z. B. aus den

Verhältnissen bei Hirudineen bekannt (vgl. p. 699 u. 77). Demnach sollen also die Spermatozoen nicht nur das Lumen der Genitalwege, sondern auch ihre Wände ausfüllen. KOHLBRUGGE (90) behauptet, daß die Samenfäden auch in Keime eindringen können, die in Furchung begriffen sind oder im Blastulastadium stehen. Besonders genau konnte er diese Erscheinung bei der Fledermaus (*Xantharpyia amplexicaudatu*)

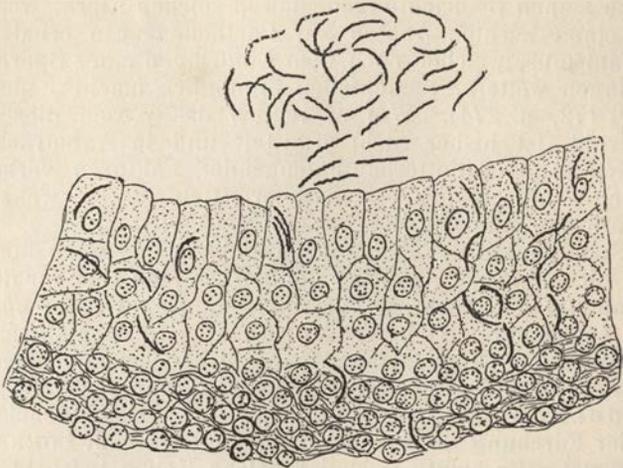


Fig. 286. Schnitt durch die Mucosa des Huhnes, welche mit Spermatozoen imprägniert ist. Nach KOHLBRUGGE.

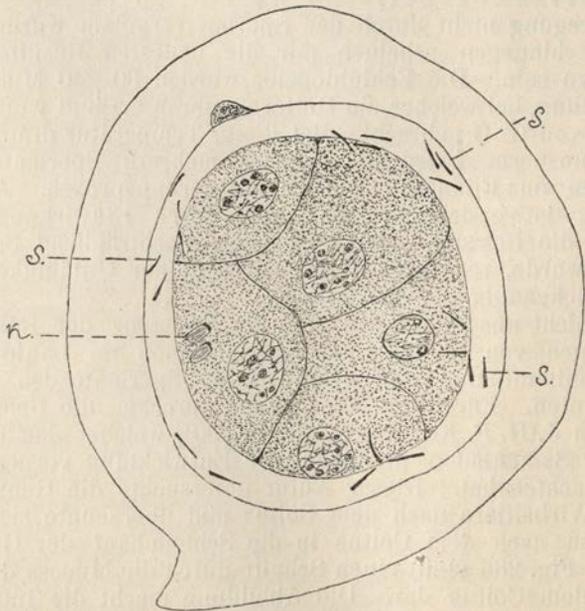


Fig. 287. Kaninchenkeim im Morulastadium. S Spermatozoen, K männliche Vorkerne im Spindelstadium. Nach KOHLBRUGGE.

beobachten. Bei diesem Tier soll bis zum Morulastadium das Eindringen von überzähligen Spermatozoen unmöglich sein, diese dringen erst später in den Keim ein. Bei Kaninchen dagegen sollen während der Furchung die überzähligen Samenfäden durch die Zona pellucida hindurchdringen. Fig 287 (aus der Arbeit von KOHLBRUGGE reproduziert) zeigt ein solches Bild. An der Innenfläche der Zona pellucida und im Innern der Furchungszellen sieht man tatsächlich die Spermatozoen (*S*), manche von ihnen haben die Spindelform (*K*) angenommen. Die Spermatozoen kopulieren aber nicht mit Blastomerenkernen und ihre biologische Aufgabe faßt KOHLBRUGGE so auf, „daß die Spermatozoiden einerseits als Aktivitäts- oder Energiespender zu betrachten sind, welche die Eizellen reizen, zur Teilung anregen, andererseits, daß die Spermatozoiden dem Ei Nahrungsstoffe zuführen, solange dieses noch frei schwebt, also noch nicht mit der Uteruswand verklebt ist“. Sie sollen auch bei dem Implantationsprozeß des Keimes behilflich sein.

Nach meiner Beurteilung erfordern diese Versuchsergebnisse noch eine gründliche Revision, da sie ziemlich stark von den bisher bekannten Tatsachen abweichen. Das ganze Problem der Superfökonation bedarf noch weiterer Forschungen.

#### Die Beeinflussung der Spermatozoen durch entwicklungs- erregende Momente und die Einwirkung der Eier auf dieselben.

Bekanntlich wird die Entwicklungstätigkeit des Organismus durch das zur Entwicklung angeregte Ei entfaltet; da jedoch das Ei und das Spermatozoon als morphologisch gleichwertige Elemente wenigstens vom morphologischen Standpunkte aus aufzufassen sind, so drängt sich die Frage auf, wie das Spermatozoon auf die entwicklungs-erregenden Momente reagiert, und ob es eventuell unter günstigen künstlichen Bedingungen Entwicklungsfähigkeit entfalten könnte.

Die Befruchtung kernloser Eifragmente, welche also nur aus dem Protoplasma bestehen, und welche in ihrer Organisation durch den Samenkern ergänzt werden (BOVERI, 24; DELAGE, 40; WILSON, 213; YATSU, 217; KRAHELKA, 104; GODLEWSKI, 60 u. a.), konnten als erste Versuche auf diesem Gebiete aufgefaßt werden. Diese Merogonievorsuche könnten nämlich so gedeutet werden, daß durch Ooplasmafragmente den Spermatozoen Gelegenheit zur Entfaltung ihrer Entwicklungstätigkeit geboten wird; es werden dadurch die Bedingungen geschaffen, in denen das männliche Element seine Potenz zu aktivieren vermag. Andererseits aber kann auch ein solches Experiment als Befruchtung des verletzten, aber allerdings morphologisch organisierten Eies gedeutet werden und deshalb kann dadurch das Problem nicht gelöst werden.

In neuerer Zeit hat sich J. DE MEYER (172a) die Frage gestellt, ob es für die Auslösung des Entwicklungsprozesses durchaus nötig ist, daß das Spermatozoon in das organisierte Protoplasma eindringe, oder ob man auch künstlich in unorganisierten Medien wenigstens diejenigen Veränderungen im Spermakern hervorrufen kann, welche gewöhnlich dem Befruchtungsvorgang vorangehen und die der Autor als „proconjugaison“ bezeichnet. Diese Prokonjugation äußert sich in Anschwellen und Abrunden des Kopfes und des

Mittelstückes des Spermiums. MEYER hat aus den Eiern von *Echinus microtuberculatus* ein Extrakt<sup>1)</sup> bereitet, welches sodann zu seinen Versuchen verwendet wurde. Dem Extrakt zugesetzte Samenfäden von *Echinus* rundeten ihre Köpfe nach Untersuchungen von MEYER bald ab und schwellen stark an. Dieses Anschwellen bezieht sich, wie aus den der Arbeit MEYERS beigegebenen Photographien ersichtlich ist, sowohl auf den Kopf als auch auf das Mittelstück des Spermatozoons; das sind also in morphologischer<sup>2)</sup> Hinsicht dieselben Veränderungen, welche auch die Prokonjugation kennzeichnen.

Weiter hat sich DE MEYER überzeugt, daß hypertonische Lösungen schädlich auf die Spermatozoen einwirken, indem sie die Spermaköpfe deformieren; unter dem Einfluß der hypotonischen Lösungen erfolgt die Umlagerung (deplacement) der zentrosomalen Körperchen und die so veränderten osmotischen Verhältnisse beeinflussen außerdem auch die Motilität der Samenfäden.

Säuren und Alkalien, welche bekanntlich den Echinideneiern den ersten Anstoß zur Parthenogenese verleihen, rufen in den Samenfäden gewisse Veränderungen hervor. In sauren Lösungen schwellen ihre Köpfe an und verhalten sich wie in den kolloidalen Lösungen. Die Alkalinität veranlaßt eine Verlängerung, welcher das Anschwellen des Spermakopfes folgt, es waren jedoch später keine Spuren eigentlicher Entwicklung oder gar der echten Kernorganisation wahrnehmbar.

Die interessanten Beobachtungen von DE MEYER haben jedoch nur den ersten Schritt auf dem Wege dieser Forschungen gemacht, diese Untersuchungen bedürfen noch der Fortsetzung.

Auch die soeben erschienene Arbeit von LOEB und BANCROFT (161) hat die Lösung des Problems nicht viel weiter gebracht. Zu diesen Versuchen wurden Huhnspermatozoen verwendet. Als Medium, in welchem die Entwicklungsproben gemacht wurden, gebrauchten die Autoren Hühnereidotter, Eiweiß, Blutserum des Huhnes und  $\frac{m}{6}$  und  $\frac{m}{10}$  RINGERSche Flüssigkeit. Alle Experimente wurden bei 39° C durchgeführt, die Autoren haben das Verhalten der Spermatozoen sowohl in vitro als auch an Präparaten studiert.

Das Hauptresultat dieser Untersuchungen gipfelt darin, daß der Spermakopf in den oben aufgezählten Medien stark anschwillt, und aus den der Arbeit von J. LOEB und W. BANCROFT beigegebenen Zeichnungen ist sofort zu ersehen, daß sich hier die typische Organisation eines tätigen Kernes ausbildet. Das Chromatingerüst ist deutlich wahrnehmbar, jedoch konnten keine Spuren von Karyokinese oder von Astrosphären festgestellt werden.

1) Zu diesem Behufe wurden die Eier durch starkes Schütteln fragmentiert, sodann zentrifugiert und diese Lösung, welche noch reich an morphologischen Partikelchen war, wurde abfiltriert. Das Filtrat wird von MEYER als Extrakt der Eier betrachtet.

2) Es ist beachtenswert, daß auch physiologische Eigenschaften der Spermatozoen unter dem Einfluß des Eierextraktes eine Veränderung erfahren. Die Samenfäden agglutinieren in solchem Extrakt und büßen ihre positive Chemotaxis gegenüber den Eiern ein; diese Tatsache, allerdings ohne Berücksichtigung der MEYERschen Arbeit, hat neuerdings F. R. LILLIE näher diskutiert.

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir viel über den Einfluß gesprochen, welchen die Spermatozoen auf die Eier ausüben, hier möchte ich nach der Schilderung der Einwirkung der entwicklungs-erregenden Faktoren und Eierextrakte auf die Samenfäden noch einige Bemerkungen dem Problem widmen, welchen Einfluß die Eier als solche auf das Sperma ausüben vermögen. Es ist ohne weiteres klar, daß auch die Eier die Spermatozoen, die sich in ihrer Umgebung befinden, in gewissem Sinne beeinflussen müssen, und zwar wahrscheinlich nicht nur dasjenige Spermatozoon, welches zur Befruchtung gelangt, sondern auch andere zur Besamung angewandte Elemente. In einer soeben erschienenen Arbeit hat sich F. R. LILLIE (114a) eingehender mit dieser Erscheinung befaßt<sup>1)</sup>. Seine Untersuchungen wurden an *Nereis*- und *Arbacia*-Samen ausgeführt. LILLIE hat festgestellt, daß im Verhalten der Spermatozoen drei Hapterscheinungen besonders beachtenswert sind: 1) Aktiviation, 2) Aggregation und 3) Agglutination der Spermatozoen.

Die zwei ersten Phänomene, Aktiviation und Aggregation, äußern sich dadurch, daß die Spermatozoen, welche sich im verdünnten Spermagewebe befinden, nach kürzerer oder längerer Zeit sich zu kleinen nebelartig aussehende Gruppen zusammenballen, und daß solche spermatozoale Massen bald auf den Boden des Gefäßes sinken. Je schneller eine solche Aggregation eintritt, desto größer ist die Aktivität der Spermatozoen. Diese Aktivität hängt zum großen Teile davon ab, ob die Spermatozoen frisch sind oder nicht; diejenigen, welche vor längerer Zeit der Gonade entnommen worden sind, zeigen eine schwächere Aktivität. Weiter soll nach LILLIE die Aktivität von der Temperatur und der chemischen Zusammensetzung des Mediums wie auch von den osmotischen Verhältnissen abhängig sein.

Die Erscheinung der Aggregation der Samenfäden scheint mit der positiven Chemotaxis zusammenzuhängen, und zwar entweder gegenüber gewissen chemischen Substanzen, welche künstlich in das umgebende Medium eingeführt werden, oder vielleicht gegenüber denjenigen, welche in anderen Spermatozoen unter dem Einfluß solcher chemischen Stoffe ausgeschieden werden.

Die wichtigste Erscheinung für unser Problem ist jedoch die Agglutination der Spermatozoen. Die Spermatozoen, welche infolge ihrer Aktivität Aggregationsgruppen gebildet haben, können unter gewissen Bedingungen miteinander mehr oder weniger fest verkleben. In der Bildung solcher Klumpen von Samenfäden besteht das Wesen der Erscheinung, welche als Agglutination bezeichnet wird. Zur Bildung der Agglutinationsflocken der Spermatozoen ist im umgebenden Medium das Vorhandensein einer Substanz nötig, die Agglutinin genannt wird. Die Untersuchungen von LILLIE (114a) zeigen, daß für *Nereis*-Spermatozoen das Agglutinin nur von den Eiern der betreffenden Tierart produziert wird. Die agglutinierende Substanz, welche von den Eiern ausgeschieden wird, sammelt sich im umgebenden Seewasser und vermag jetzt die Agglutination der Spermatozoen auch in Abwesenheit der Eier durchzuführen. Andere Gewebe des Tieres produzieren kein Agglutinin. Die agglutinierende Substanz ist recht thermostabil, sie kann jedoch durch eine Temperatur von 95° vernichtet werden. Die Agglutination reduziert die Befruchtungsfähigkeit

1) F. R. LILLIE scheint die Arbeit von DE MEYER (172a) übersehen zu haben.

der Samenfäden. Die agglutinierende Substanz wird von unbefruchteten *Arbacia*-Eiern ausgeschieden, bei *Nereis* hingegen wird das Agglutinin während und hauptsächlich nach der Befruchtung produziert.

LILLIE hat sich noch die Frage gestellt, ob *Arbacia* und *Nereis* dieselben oder verschiedene agglutinierende Substanzen produzieren. Die Experimente haben gezeigt, daß das *Arbacia*-Agglutinin Spermatozoen von *Nereis* zu agglutinieren vermag. Nichtsdestoweniger glaubt aber F. R. LILLIE, daß man es bei beiden Arten mit verschiedenen Substanzen zu tun hat. Ich kann hier nicht die Versuche besprechen, auf die sich der Schluß bezüglich der Spezifität der beiden agglutinierenden Substanzen gründet, es scheint mir aber, daß diese sehr interessanten Experimente von LILLIE noch zu weiteren Forschungen auf diesem Gebiet anregen sollen, da sich mit diesem Problem auch andere Fragen der Zeugungsphysiologie verbinden.

### Literatur.

(K: Entwicklungserregung und Kreuzung.)

1. Allen, E. J., and Nelson, E. W., On the artificial culture of marine plankton organisms. Journ. of the Marine Biological Assoc., Vol. 8 (1910), auch im Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 55.
- 1a. Allyn, H. M., The initiation of development in *Chaetopterus*. Biol. Bull., Vol. 24 (1912).
2. Baltzer, F., Ueber mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 96 (1908).
3. — Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. Arch. f. Zellf., Bd. 2 (1909).
4. — Ueber die Entwicklung der Echiniden-Bastarde mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Zool. Anz., Bd. 35 (1909).
5. — Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und der Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellf., Bd. 5 (1910).
6. van Bambeke, Ch., Sur les trous vitellins que présentent les œufs fécondés des Amphibiens. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, Sér. 2 T. 30 (1870).
7. — Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Ebenda, T. 61 (1876).
- 7a. Bataillon, E., Évolution de la fonction respiratoire chez les embryons d'Amphibiens et de Téléostéens. Compt. rend. de la Soc. de Biol., 1896.
- 7b. — Nouvelles recherches sur les mécanismes de l'évolution. Les premiers stades du développement chez les Amphibiens et les Poissons. Arch. de Zool. exp., 1897.
8. — La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11 (1900).
9. — Nouveaux essais de parthénogenèse expérimentale chez les Amphibiens. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris, T. 134 (1902).
10. — Nouveaux essais de parthénogenèse expérimentale chez les Vértébrés inférieurs (*Rana fusca* et *Petromyzon Planeri*). Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 18 (1904).
11. — L'imprégnation hétérogène sans amphimixie nucléaire chez les Amphibiens et les Echinoderms (à propos du récent travail de H. Kupelwieser). Ebenda, T. 38 (1909).
12. — L'embryogenèse complète provoquée chez les Amphibiens par piqûre de l'œuf vierge, larves parthénogénétiques de *Rana fusca*. Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 150 (1910).
13. — Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogenèse traumatique. Arch. de Zool. expér., Sér. 5 T. 6 (1910).
14. — Les deux facteurs de la parthénogenèse traumatique chez les Amphibiens. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris, T. 152 (1911).
15. — La parthénogenèse expérimentale chez *Bufo vulgaris*. Ebenda.
16. — L'embryogenèse provoquée chez l'œuf vierge d'Amphibiens par inoculation de sang ou de sperme de Mammifère. Parthénogenèse traumatique et l'imprégnation sans amphimixie. Ebenda.
17. — La parthénogenèse des Amphibiens et la fécondation chimique de Loeb (Étude analytique). Ann. des Sc. nat. Zool., 1912.

18. **van Beneden, E., et Neyt, A.,** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocephale.* Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, 1887
19. **Białasiewicz, K.,** *Beiträge zur Kenntnis der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen.* Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1908.
- 19a. — *Ueber das Verhalten des osmotischen Druckes während der Entwicklung der Wirbeltierembryonen. Teil I u. II. Versuche an Hühner- und Froschembryonen.* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 34 (1912).
20. **Bonnevie, Kr.,** *Untersuchungen über Keimzellen. III. Physiologische Polyspermie bei Bryozoen.* Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 42 (1907).
- 20a. **Born, G.,** *Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren.* Pflügers Arch., Bd. 32 (1883).
21. — *Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren.* Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 27 (1886).
22. **Boveri, Th.,** *Ueber partielle Befruchtung.* Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. in München, Bd. 4 (1888).
23. — *Zellenstudien. IV. Ueber die Natur der Centrosomen,* Jena, Fischer, 1900.
24. — *Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung.* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895)
- 24a. — *Polarität der Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus.* Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).
25. — *Das Problem der Befruchtung,* Jena, Fischer, 1902.
26. — *Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns.* Verhandl. d. Physiol.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 35 (1902).
27. — *Zellenstudien. Heft 5. Ueber die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen.* Jena, Fischer, 1905.
28. — *Zellenstudien. VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns.* Jena, Fischer, 1907.
29. **Brachet, A.,** *La polyspermie expérimentale comme moyen d'analyse de la fécondation.* Arch. f. Entw.-Mech., Festband für Roux, Bd. 30 (1910).
30. — *Recherches sur l'influence de la polyspermie expérimentale dans le développement de l'œuf de Rana fusca.* Arch. de Zool. expér. et gén., Sér. 5 T. 6 (1910).
31. — *Les localisations germinales dans l'œuf parthénogénétique de Rana fusca.* Bull. Acad. Roy. de Bruxelles, 1911.
32. — *Études sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'œuf parthénogénétique de Rana fusca.* Arch. de Biol., T. 26 (1911).
33. **Braus, H.,** *Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies.* Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 26 (1896).
34. **Buchner, H.,** *Weitere Untersuchungen über die bakterienfeindlichen und globuliciden Wirkungen des Blutersums.* Arch. f. Hyg., Bd. 17 (1893).
35. **Bullot, G.,** *Artificial parthenogenesis and regular segmentation in Annelid (Ophelia).* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 18 (1904).
36. **Bury, J.,** *Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur 0° C auf die Entwicklung der Echinideneier.* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 36 (1913).
37. **Conklin, E. G.,** *Cell size and nuclear size.* Journ. of exper. Zool., Vol. 12 (1912).
38. **Danton, J. L.,** *La fécondation chez le Paracentrotus lividus et le Psammechinus miliaris.* Compt. rend. de l'Acad. de Sc. Paris, T. 152 (1911).
39. **Dehorne, A.,** *Le nombre des chromosomes chez les Batraciens et, chez les larves parthénogénétiques de Grenouille.* Compt. rend. des Sc. Paris, T. 150 (1910).
40. **Delage, Y.,** *Études sur la mérogonie.* Arch. de Zool. expér., Sér. 3 T. 7 (1899).
41. — *Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale.* Arch. de Zool. expér. et génér., Sér. 3 T. 7 (1899).
- 41a. — *Sur la maturation cytoplasmique et sur le déterminisme de la parthénogenèse expérimentale.* Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 133 (1901).
- 41b. — *L'acide carbonique comme agent de choix de la parthénogenèse expérimentale chez les Asteries.* Ebenda, T. 135 (1901).
- 41c. — *Études expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogenèse artificielle chez les Echinodermes.* Arch. de Zool. expér., Sér. 3, T. 9 (1901).
- 41d. — *Les théories de la fécondation.* Verhandl. d. V. internat. Zool.-Kongresses in Berlin 1901.
42. — *Les vrais facteurs de la parthénogenèse expérimentale. Élevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite.* Arch. de Zool. expér., Sér. 4 T. 7 (1903).
43. — *Le sexe chez les Oursins issus de parthénogenèse expérimentale.* Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris, T. 148 (1909).

44. **Delage, Y.**, *Les vrais causes de la prétendue parthénogenèse électrique*. *Ebenda*, T. 149 (1909).
45. **Dewitz, J.**, *Kurze Notiz über die Furchung von Froscheiern in Sublimatlösung*. *Biol. Ctbl.*, Bd. 7 (1888).
46. **Doflein, F.**, *Lehrbuch der Protozoenkunde*, 3. Aufl., Jena, Fischer, 1911.
- 46a. **Driesch, H.**, *Entwicklungsmechanische Studien. V. Ueber die Furchung doppeltbefruchteter Eier*. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 55 (1892).
47. — *Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von Strongylocentrotus*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 19 (1905).
48. **v. Dungern, E.**, *Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung*. *Ztschr. f. allg. Physiol.*, Bd. 1 (1902).
49. **Elder, J. C.**, *The relation of the zona pellucida to the formation of the fertilization membrane in the egg of the Sea-Urchin (Strongylocentrotus purpuratus)*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 55 (1913).
- 49a. **Erdmann, Rh.**, *Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigel*. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 2 (1908).
50. — *Kern- und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander*. *Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 18 (1908).
51. — *Quantitative Analyse der Zellbestandteile bei normalem, experimentell verändertem und pathologischem Wachstum*. *Ebenda*, Bd. 20 (1912).
52. **Fick, R.**, *Ueber die Befruchtung des Azolotleies*. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 56 (1893).
53. **Fisher, M. H.**, *Further experiments on artificial parthenogenesis in Annelids*. *Amer. Journ. of Physiol.*, Vol. 7 (1902).
54. — und **Ostwald, W.**, *Zur physikalisch-chemischen Theorie der Befruchtung*. *Pflügers Arch.*, Bd. 106 (1905).
55. **Garbowski, T.**, *Ueber parthenogenetische Entwicklung der Asteriden*. *Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*, 1903.
- 55a. **Gerassimow, J.**, *Ueber den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle*. *Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou* 1901.
- 55b. — *Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse*. *Ztschr. f. allg. Physiol.* Bd. 1 (1902).
56. **Giard, A.**, *Développement des œufs d'Échinoderms sous l'influence d'actions kinétiques anormales*. *Compt. rend. de Sc. et Mém. de la Soc. de Biol.*, Paris 1900.
57. **Godlewski, E. jun.**, *Ueber die Einwirkung des Sauerstoffes auf die Entwicklung und über den Gaswechsel in den ersten Entwicklungsstadien von Rana temporaria*. *Bull. de l'Acad. des Sc. Cracovie*, 1900.
58. — *Die Einwirkung des Sauerstoffes auf die Entwicklung von Rana temporaria und Versuch der quantitativen Bestimmung des Gaswechsels in den ersten Entwicklungsstadien*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 11 (1901).
59. — *Die Hybridisation der Echinideen- und Crinoideenfamilie*. *Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*, 1905.
60. — *Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 20 (1906).
61. — *Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden*. *Ebenda*, Bd. 26 (1908).
62. — *Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet*, Leipzig 1909.
63. — *Ueber den Einfluß des Spermas der Annelide Chaetopterus auf die Echinideneier und über die antagonistische Wirkung des Spermas fremder Tierklassen auf die Befruchtungsfähigkeit der Geschlechts Elemente*. *Bull. internat. de l'Acad. de Sc. de Cracovie*, 1910.
64. — *Studien über die Entwicklungsregung. I. Kombination der heterogenen Befruchtung mit der künstlichen Parthenogenese. II. Antagonismus der Einwirkung des Spermas von verschiedenen Tierklassen*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 33 (1911).
- 64a. **Gray, J.**, *The effects of hypertonic solutions upon the fertilized eggs of Echinus (E. esculentus and E. acutus)*. *The Quart. Journ. of micr. Sc.*, Vol. 58 (1913).
- 64b. **Greely, A. W.**, *On the effect of variations in the temperature upon the process of artificial parthenogenesis*. *Biol. Bull.*, Vol. 4 (1903).
65. **Gurwitsch, A.**, *Morphologie und Biologie der Zelle*, Jena, Fischer, 1904.
66. **Hagedorn**, *On the purely maternal character of the hybrids produced from the eggs of Strongylocentrotus*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 27 (1909).
67. **Harper, E. H.**, *The fertilization and early development of the pigeons egg*. *The Americ. Journ. of Anat.*, Vol. 3 (1904).

68. **Harvey, E. N.**, Membrane formation and pigment migration in Sea-Urchin eggs as bearing on the problem of artificial parthenogenesis. *Science*, N. S. Vol. 30 (1909).
69. — The mechanism of membran formation and other early chances in developing sea-urchins eggs as bearing upon the problem of artificial parthenogenesis. *Journ. of exper. Zool.*, Vol. 8 (1910).
70. **Heilbrunn, L. V.**, Studies in artificial parthenogenesis. I. Membrane elevation in the Sea-Urchin egg. *Biol. Bull.*, Vol. 24 (1913).
71. **Henking**, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 54 (1892).
72. **Henneguy**, Sur la parthénogénèse expérimentale chez les Amphibiens. *Compt. rend. de l'Acad. des Sc. de Paris*, T. 152 (1911).
73. **Herbst, C.**, Ueber die künstliche Hervorrufung der Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern nebst einigen Bemerkungen über die Dotterhautbildung überhaupt. *Biol. Ctbl.*, Bd. 13.
74. — Vererbungsstadien. VI. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 1. Mitteil. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 27 (1909).
75. **Herlant, M.**, Sur le mécanisme de la fécondation et l'allure du développement dans les œufs de grenouille di- et trispermiques. *Bull. de la Soc. Royale d. Sc. méd. et nat. Bruxelles*, 1910.
76. — Recherches sur l'œufs di- et trispermiques de grenouille. *Arch. de Biol.*, T. 26 (1911).
77. — Recherches sur l'inhibition réciproque de deux spermes provenant d'espèces éloignées. *Bull. de la Soc. Roy. des Sc. méd. et nat. Bruxelles*, 1912.
78. — Recherches sur l'antagonisme de deux spermes provenant d'espèces éloignées. *Anat. Anz.*, Bd. 42 (1912).
- 78a. **Hertwig, G.**, Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 77 (1911).
- 78b. — Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. *Ebenda*, Bd. 79 (1912), Abt. 2.
79. — Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. *Ebenda*, Bd. 81 (1913), Abt. 2.
- 79a. **Hertwig, O.**, Allgemeine Biologie, 4. Aufl., Jena, Fischer, 1912.
- 79b. — Mesothoriumversuche an tierischen Keimzellen, ein experimenteller Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen. *Sitz-ber. d. k. pr. Akad. d. Wiss.*, Bd. 40 (1911).
80. — Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Ein Beitrag zur experim. Zeugungs- und Vererbungslehre. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 77 (1911).
- 80a. — Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Abt. 2, Bd. 82 (1913).
- 80b. **Hertwig, P.**, Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Abt. 2, Bd. 81 (1913).
81. **Hertwig, R.**, Ueber Befruchtung und Konjugation. *Ber. d. Dtsch. Zool. Ges.*, 1892.
82. — Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. *Festschr. f. Gegenbaur*, 1896.
83. — Eireife und Befruchtung. In O. Hertwigs *Handb. d. vergl. u. exper. Entw.-Gesch.*, Bd. 1 (1906).
84. **Hertwig, O.**, und **R.**, Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien, Jena, 1887.
85. **Hindle, E.**, A cytological study of artificial parthenogenesis in *Strongylocentrotus purpuratus*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 81 (1911).
86. **Hoyer, H. jun.**, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors *Colpidium Colpoda*. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 45 (1899).
87. **Koehler, O.**, Ueber Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifeszustand der Eier. *Arch. f. Zellf.*, Bd. 8 (1912).
88. v. **Knappf-Lenz, E.**, Ueber die Beziehung zwischen Lipoidverflüssigung und Cytolyse. *Pflügers Arch.*, Bd. 123 (1908).
89. **Kohlbrugge, J. H. F.**, Der Einfluß der Spermatozoiden auf die Blastula. II. *Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch.*, 1911.
90. — Die Verbreitung der Spermatozoiden im weiblichen Körper und im befruchteten Ei. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 35 (1912).
91. **Konopacki, M.**, Ueber den Einfluß hypertotonischer Lösungen auf befruchtete Echinideneier. *Arch. f. Zellf.*, Bd. 7 (1911).
92. — Ueber mikroskopische Veränderungen, welche während der in Echinideneiern mittels verschiedener chemischer Reagentien hervorgerufenen Cytolyse auftreten. *Bull. internat. de l'Acad. des Sc. Cracovie*, 1912.
93. **Korschelt, E.**, und **Heider, K.**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 2. Lief., Jena, Fischer, 1903—1910.

94. **Kostanecki, K.**, *Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern*. Anz. d. Akad. d. Wiss. Kraków, 1895.
95. — *Badania nad zapłodnieniem jajkami jeżowców*. Rozpr. Akad. Umiej. Kraków, 1895.
96. — *Ueber künstliche Befruchtung und künstliche parthenogenetische Furcierung bei Mactra*. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1902.
97. — *Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra*. Arch. f. mikrosk. Anat., 1904.
98. — *Ueber die Veränderungen im Inneren des unter dem Einfluß von KCl-Gemischen künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eies*. Bull. de l'Acad. des Sc. Cracovie 1904.
99. — *Mitotische Kernteilung ohne Zellteilung in künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra*. Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie, 1908.
100. — *Einleitung der künstlichen Parthenogenese bei Aricia*. Ebenda, 1909.
101. — *Experimentelle Studien an den Eiern von Mactra*. Ebenda, 1911.
102. — *Ueber parthenogenetische Entwicklung der Eier von Mactra mit vorausgegangener oder unterbliebener Ausstoßung der Richtungskörperchen*. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch., Abt. 2, Bd. 78 (1911).
103. — *und Wierzejski*, *Ueber das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen im befruchteten Ei (Physa fontinalis)*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 47 (1896).
104. **Krahelska, M.**, *Sur le développement mérogonique des œufs du Psammechinus*. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1905.
105. — *Zapłodnienie odłamek jaj jeżowcow i pierwsze okresy ich rozwoju*. Rozpr. Wyzd. Mat. Prz. Ak. Um. w Krakowie, 1905.
106. **Kupelwieser, H.**, *Versuche über Entwicklungsirregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma*. Biol. Ctbl., Bd. 26 (1906).
107. — *Entwicklungsirregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 27 (1909).
108. — *Entwicklungsirregung durch stammfremde Spermien*. Vorl. Mitteil. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 1911.
109. — *Weitere Untersuchungen über Entwicklungsirregung durch stammfremde Spermien insb. über die Befruchtung der Seeigeleier durch Wurmsperma*. Arch. f. Zellf., Bd. 8 (1912).
110. **Lefevre, G.**, *Artificial parthenogenesis in Thalassema mellita*. Journ. of exper. Zool., Vol. 4 (1907).
111. **Lillie, F. R.**, *Differentiation without cleavage in the egg of the Annelid Chaetopterus pergamentaceus*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 14 (1902).
112. — *Studies of fertilization in Nereis. I. The cortical changes in the egg. II. Partial fertilization*. Journ. of Morph., Vol. 22 (1911).
113. — *Studies of fertilization in Nereis. III. Morphology of the normal fertilization of Nereis. IV. The fertilizing power of portions of the spermatozoon*. Journ. of exper. Zool., Vol. 12 (1912).
114. — *The penetration of spermatozoon and the origin of the sperm aster in the egg of Nereis. On the fertilizing power of portions of the spermatozoon*. Science, Vol. 35 (1912).
- 114a. — *Studies fertilization. V. The behavior of spermatozoa of Nereis and Arbacia with special reference to egg-extractives*. Journ. of exp. Zool., Vol. 14 (1913).
115. **Lillie, R. S.**, *The physiology of cell-division. II. The action of isotonic solutions of neutral salts on unfertilized eggs of Asterias and Arbacia*. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 26 (1910).
116. — *Momentary elevation of temperature as a means of producing artificial parthenogenesis in Starfish eggs and the condition of its action*. Journ. of exper. Zool., Vol. 5 (1908).
117. — *The significance of changes in the permeability of the plasma membrane of the living cell in the process of stimulation and contraction*. Proc. of the Soc. for exper. Biol. and Med., 1909.
118. — *On the connection between changes of permeability and stimulation and on the significance of changes in permeability to carbon dioxide*. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 24 (1909).
119. — *On the nature of chemical stimulation and on the influence of neutral sodium salts on various forms of chemical stimulation*. Proc. Soc. for exper. Biol. and Med., 1910.
120. — *The physiology of cell division. III. The action of calcium salts in preventing the initiation of cell division in unfertilized eggs through isotonic solutions of sodium salts*. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 27 (1911).

121. **Lillie, R. S.**, *The physiology of cell division. IV. The action of salt solutions followed by hypertonic sea water on unfertilized sea-urchin eggs and the role of membranes in mitosis.* Journ. of Morph., Vol. 22 (1911).
122. — *Antagonism between salts and anaesthetics. I. On the conditions of the antistimulating action of anaesthetics with observations on their protective or antitoxic action.* Amer. Journ. of Physiol., Vol. 29 (1912).
123. **Loeb, J.**, *Ueber Kernteilung ohne Zellteilung.* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895).
124. — *Ueber den Einfluß von Alkalien und Säuren auf die embryonale Entwicklung und das Wachstum.* Ebenda, Bd. 7 (1898).
125. — *On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the Sea-Urchin.* Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1900).
126. — *Further experiments of artificial parthenogenesis.* Ebenda, Vol. 5 (1900).
127. — *On artificial parthenogenesis in sea-urchins.* Science, Vol. 11 (1900).
128. — *Artificial parthenogenesis in Annelids.* Science, Vol. 12 (1900).
129. — *Ueber die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen.* Pflügers Arch., Bd. 99 (1903).
130. — *The fertilization of the egg of Sea-Urchin by the sperm of Starfish.* Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 1 (1903).
131. — *On a method by which the eggs of a Sea-Urchin (Strongylocentrotus purpuratus) can be fertilized with the sperm of a Starfish (Asterias ochracea).* Ebenda.
132. — *Further experiments on heterogeneous hybridization in Echinoderms.* Ebenda, Vol. 2 (1904).
133. — *Ueber Befruchtung, künstliche Parthenogenese und Cytolyse des Seeigeleies.* Pflügers Arch., Bd. 103 (1904).
134. — *Weitere Versuche über die heterogene Hybridisation bei Echinodermen.* Ebenda, Bd. 104 (1904).
135. — *Further experiments on the fertilization of the egg of the Sea-Urchin with sperm of various species of Starfish and a Holothurian.* Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 1 (1905).
136. — *Artificial membrane formation and mechanical fertilization in a Starfish (Asterina).* Ebenda, 1904.
137. — *On an improved method of artificial parthenogenesis (I, II, III Communications).* Ebenda, Vol. 2 (1905).
138. — *Die Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig 1906.*
139. — *Untersuchungen über künstliche Parthenogenese und das Wesen des Befruchtungsvorgangs, Leipzig, Barth, 1906. Deutsche Ausgabe unter Mitwirkung des Verfassers, herausg. von E. Schwalbe, enthält folgende Mitteilungen:*
- a) *Experimente über Furchung.* Journ. of Morph., Vol. 7 (1892).
- b) *Ueber die Natur des Befruchtungsprozesses und die künstliche Erzeugung von normalen Larven (Plutei) aus den unbefruchteten Eiern des Seeigels.* Amer. Journ. of Physiol., Vol. 3 (1900).
- c) *Ueber die Ionen der Eiweißsubstanzen und ihre Rolle in der Mechanik der Lebenserscheinungen. Der giftige Charakter einer reinen NaCl-Lösung.* Ebenda, 1900.
- d) *Ueber verschiedene Wirkung der Ionen auf myogene und neurogene rhythmische Zusammenziehungen und auf embryonales Muskelgewebe.* Ebenda.
- e) *Ueber die künstliche Erzeugung von normalen Larven aus den unbefruchteten Eiern des Seeigels (Arbacia).* Ebenda.
- f) *Ueber künstliche Parthenogenese bei Seeigeln.* Science, Vol. 11 (1900).
- g) *Weitere Experimente über künstliche Parthenogenese und die Natur des Befruchtungsprozesses.* Amer. Journ. of Physiol., Vol. 4 (1900).
- h) *Experimente über künstliche Parthenogenese bei Anneliden (Chaetopterus) und die Natur des Befruchtungsprozesses.* Ebenda.
- i) *Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (Asterias Forbesi) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung.* Pflügers Arch., Bd. 93 (1902).
- j) *Ueber Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenese.* Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 13 (1902).
- k) *Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese.* Pflügers Arch., Bd. 87 (1901).
- l) *Künstliche Parthenogenese bei Mollusken.* Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 1 (1903).
- m) *Ueber Befruchtung, künstliche Parthenogenese und Cytolyse des Seeigels.* Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 103 (1904).
- n) *Ueber die Natur der Lösungen, in welchen sich die Seeigeleier zu entwickeln vermögen.* Ebenda.

- o) Ueber eine verbesserte Methode künstlicher Parthenogenese (erste Mittel.). Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 2 (1905).
- p) Ueber eine verbesserte Methode künstlicher Parthenogenese (zweite Mittel.). Ebenda.
- q) Ueber eine verbesserte Methode künstlicher Parthenogenese. Ebenda.
- r) Künstliche Membranbildung und chemische Befruchtung bei einem Seestern (Asterina). Ebenda.
- s) Ueber eine chemische Methode, durch welche Molluskeneier (*Lottia gigantea*) zur Reife gebracht werden können. Ebenda, Vol. 3 (1905).
- t) Ueber die Befruchtung der Seeigeleier durch Seestemplasma. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 99 (1903).
- u) Ueber die Reaktion des Seewassers und die Rolle der Hydroxylionen bei der Befruchtung der Seeigeleier. Ebenda.
- v) Weitere Versuche über heterogene Befruchtung bei Echinodermen. Ebenda, Bd. 104 (1904).
- w) Die Giftigkeit des atmosphärischen Sauerstoffes für die Eier des Seeigels (*Strongylocentrotus purpuratus*) nach dem Prozeß der Membranbildung. Univ. of California Publ. Physiol., Vol. 3 (1906).
- x) Von der Notwendigkeit des Vorhandenseins von freiem Sauerstoff in dem hypertonen Seewasser für die Erzeugung künstlicher Parthenogenese. Ebenda.
- y) Ueber die Hemmung der Giftwirkung der hypertonen Lösungen auf das befruchtete und unbefruchtete Ei des Seeigels durch Sauerstoffmangel. Ebenda.
140. Loeb, J., Zur Analyse der osmotischen Entwicklungserregung unbefruchteter Seeigeleier. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 118 (1907).
- 140a. — Ueber die Hervorrufung der Membranbildung beim Seeigeli durch das Blut gewisser Würmer. Ebenda.
141. — Ueber die Superposition von künstlicher Parthenogenese und Samenbefruchtung in demselben Ei. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 23 (1907).
142. — Ueber die allgemeinen Methoden der künstlichen Parthenogenese. Pflügers Arch., Bd. 118 (1907).
143. — Weitere Versuche über die Notwendigkeit von freiem Sauerstoff für die entwicklungs-erregende Wirkung hypertoner Lösungen. Ebenda.
144. — Ueber die Hervorrufung der Membranbildung und Entwicklung bei Seeigeli durch Blutserum von Kaninchen und durch cytolytische Agenzien. Ebenda, Bd. 122 (1908).
- 144a. — Weitere Versuche über die Entwicklungserregung des Seeigeleies durch das Blutserum von Säugetieren. Ebenda, Bd. 124 (1908).
145. — Ueber die Entwicklungserregung unbefruchteter Annelideneier (*Polynoë*) mittelst Saponin und Solanin. Ebenda.
146. — Ueber den Unterschied zwischen isosmotischen und isotonischen Lösungen bei der künstlichen Parthenogenese. Biochem. Ztschr., Bd. 11 (1908).
147. — Ueber den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. Vortr. u. Aufsätze über Entw.-Mech., Heft 2, 1908.
148. — Biochemie der Zelle. II. Die künstliche Parthenogenese in Handbuch der Biochemie, Jena 1909.
- 148a. — Ueber die osmotischen Eigenschaften und die Entstehung der Befruchtungsmembran beim Seeigeli. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 26 (1908).
- 148b. — Ueber die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (*Strongylocentrotus franciscanus*) und Molluskensamen (*Chlorostema funebrale*). Ebenda.
149. — Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies, Berlin 1909.
150. — Ueber das Wesen der formativen Reizung. Compt. rend. de 16. Congr. internat. de Méd., Budapest 1910.
151. — Die Hemmung verschiedener Giftwirkungen auf das befruchtete Seeigeli durch Hemmung der Oxydationen in demselben. Biochem. Ztschr., Bd. 29 (1910).
- 151a. — How can the process underlying membrane formation cause the development of the egg? Proc. of the Soc. for exper. Biol., Vol. 7 (1910).
152. — Ueber die Hemmung der Giftwirkung von Hydroxylionen auf das befruchtete Seeigeli mittelst Sauerstoffmangel. Biochem. Ztschr., Bd. 26 (1910).
153. — Die Sensitivierung der Seeigeleier mittels Strontiumchlorid gegen die entwicklungs-erregende Wirkung von Zellextrakten. Arch. f. Entw.-Mech., (Fest-)Bd. 30 f. Roux (1910).
154. — The role of alkali in the development on the Sea-Urchin. Proc. of Soc. f. exper. Biol. and Med., Vol. 7 (1910).
155. — Ueber den autokatalytischen Charakter der Kernsynthese bei der Entwicklung. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910).

156. **Loeb, J.**, Ueber die Hemmung der Giftwirkung von Hydroxylionen auf das Seeigeelei mittels Cyankalium. *Biochem. Ztschr.*, Bd. 26 (1910).
157. — Auf welche Weise rettet die Befruchtung das Leben des Eies? *Arch. f. Entw.-Mech. d. Org.*, Bd. 31 (1911).
158. — On the fertilizing effect of foreign blood-serum upon the egg of the sea-urchin. *Proc. of the Path. Soc. of Philadelphia*, 1911.
159. — Die Beeinflussung der Entwicklung und der Oxydationsvorgänge im Seeigeelei (*Arbacia*) durch Basen. *Biochem. Ztschr.*, Bd. 37 (1911).
160. — Ueber einige neuere Ergebnisse auf dem Gebiete der künstlichen Parthenogenese. *Ergeb. d. wiss. Med.*, Jahrg. 2 (1911).
161. — and **Bancroft, F. W.**, Can the spermatozoon develop outside the egg? *Journ. of exper. Zool.*, Vol. 12 (1912).
162. — — The sex of parthenogenetic tadpole and frog. *Ebenda*, Vol. 14 (1913).
163. — **Fischer, und Neilson**, Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. *Pflügers Arch.*, Bd. 87 (1901).
164. — and **Lewis, W. H.**, On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of the Sea-Urchins by potassium-cyanide. *Amer. Journ. of Physiol.*, Vol. 6 (1902).
165. — und **Wastenays, H.**, Sind die Oxydationsvorgänge die unabhängige Variable in den Lebenserscheinungen? *Biochem. Ztschr.*, Bd. 36 (1911).
166. — — Weitere Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen Oxydationsgröße und Cytolyse der Seeigeelei. *Ebenda*, Bd. 31 (1911).
167. — — Die Oxydationsvorgänge im befruchteten und unbefruchteten Seesternei. *Arch. f. Entw.-Mech. d. Org.*, Bd. 35 (1912).
168. — — Fertilization of the egg of various Invertebrates by ox-serum. *Science*, Vol. 36 (1912).
- 168a. — — The relative influence of weak and strong-bases upon the rate of oxidations in the unfertilized egg of the Sea urchin. *Journ. of biol. chemistry*, Vol. 19 (1913).
- 168b. — — The influence of hypertonic solution upon the rate of oxidations in fertilized and unfertilized eggs. *Ebenda*.
169. **Marcus, H.**, Ueber die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeeleiern. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 22 (1906).
170. **Masing, E.**, Ueber das Verhalten der Nucleinsäure bei der Furchung des Seeigeeleies. *Ztschr. f. physiol. Chem.*, Bd. 67 (1910).
171. **Mathews, A. P.**, Artificial parthenogenesis produced by mechanical agitation. *Amer. Journ. of Physiol.*, Vol. 6 (1901).
172. **Mc Clendon**, Dynamics of cell division. III. Artificial parthenogenesis in vertebrates. *Amer. Journ. of Physiol.*, Vol. 29 (1912).
- 172a. **De Meyer, J.**, Observations et expériences relatives à l'action exercée par des extraits d'oeufs et d'autres substances sur les Spermatozoïdes. *Arch. de Biol.*, T. 26 (1911).
173. **Moenkhaus, W. J.**, The development of the hybrids between *Fundulus Heteroclitus* and *Menidia notata* with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin. *Journ. of Anat.*, Vol. 3 (1904).
174. **Montgomery, Th., H.**, On the maturation, mitosis and fertilization of the egg of *Theridium*. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontol. d. Tiere*, Bd. 25 (1908).
175. **Morgan, T. H.**, The production of artificial astrosphaeres. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 3 (1896).
176. **Müller, P.**, Ueber Antihämolyse. *Ctbl. f. Bakt.*, Bd. 29 (1901).
177. — Ueber die Antihämolyse normaler Sera. *Ebenda*.
178. **Nicolas A.**, Recherches sur l'embryologie des Reptiles. II. Contribution à l'étude de la fécondation chez l'orvet. *Arch. d'Anat. microsc.*, T. 3 (1900).
179. — *Idem.* III. Nouvelles observations relatives à la fécondation chez l'orvet. *Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris* 1903.
180. — *Idem.* IV. La segmentation chez l'orvet. *Arch. de Biol.*, T. 20 (1904).
181. **Normann, W.**, Segmentation of the nucleus without segmentation of the protoplasm. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 3 (1896).
182. **Oppel, A.**, Die Befruchtung des Reptilieneies. *Anat. Anz.*, Bd. 6 (1891), No. 19.
183. — *Idem.* *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 39 (1892).
184. **Patterson, J. T.**, Studies on the early development of the hen's egg. *Journ. of Morph.*, Vol. 21 (1910).
185. **Petrunkewitsch, A.**, Künstliche Parthenogenese. *Zool. Jahrb., Festschr. f. Weismann, Suppl.-Bd.* 7 (1904).
- 185a. **Pflüger, E.**, Die Bastardzeugung bei den Batrachiern. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, Bd. 29 (1882).

186. **Riess, J.**, Die Bildung der Befruchtungsmembran und die physiologischen Beziehungen zwischen Kern, Protoplasma und Hüllen in verschiedenen Reifestadien des Eies. *Ctbl. f. Physiol.*, Bd. 22 (1909).
187. **Robertson, T. Br.**, Studies in the fertilization of the eggs of a sea-urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*) by blood-sera, sperm, sperm-extract and other fertilizing agents. *Arch. f. Entw.-Mech. d. Org.*, Bd. 35 (1912).
188. — On the non-enzymatic character of oocytin (oocytase). *Journ. of biol. Chem.*, Vol. 12 (1912).
189. — On the isolation of oocytase, the fertilizing and cytolysing substance in mammalian blood-sera. *Ebenda*, Vol. 11 (1912).
190. — On the extraction of a substance from the sperm of a sea-urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*), which will fertilize the eggs of that species. *Ebenda*, Bd. 12 (1912).
191. **Rostański, J.**, O podzielnosci jaja. *Rozpr. Akad. Umiej. Wydz. mat. przyrod.* Kraków, 1877.
192. **Roux, W.**, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. III. Ueber die Bestimmung der Haupttrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. *Ges. Abhandl.*, Bd. 2 (1885), Leipzig, Engelmann, 1895.
193. **Rückert, J.**, Ueber die Befruchtung bei Elasmobranchiern. *Verhandl. d. Anat. Ges.*, V. Vers. in München, 1891.
194. — On the fertilization of the Selachiereies. *Anat. Anz.*, Bd. 6 (1891), No. 11.
195. — Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern. *Ebenda*, Bd. 7 (1892).
196. — Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. *Festschr. zum 70. Geburtstag von Carl v. Kupffer*, Jena 1899.
197. — Ueber Polyspermie. *Anat. Anz.*, Bd. 37 (1910).
- 197a. **Schaxel, J.**, Das Zusammenwirken der Zellbestandteile und ersten Organbildung der Echiniden. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 76 (1911).
198. **Scott, J. W.**, Morphology of the parthenogenetic development of *Amphitrite*. *Journ. of exper. Zool.*, Vol. 3 (1906).
199. **Shearer, C.**, and **Lloyd, D. J.**, On methods of producing artificial parthenogenesis in *Echinus esculentus* and the rearing of the parthenogenetic plutei through metamorphosis. *The Quart. Journ. of microsc. Sc.*, Vol. 58 (1913).
200. **Siedlecki, M.**, Étude cytologique et cycle évolutif de *Adelea ovata* Schneider. *Ann. de l'Inst. Pasteur*, 1898.
201. **Teichmann, E.**, Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Beteiligung des Spermakerns. *Jen. Ztschr. f. Naturwiss.*, Bd. 37 (1902).
202. **Tennent, D. H.**, The chromosomes in cross-fertilized Echinoid eggs. *Biol. Bull.*, Vol. 13 (1907).
203. **Tennent, D. H.**, Echinoderm hybridization. *Publ. No. 132 of the Carnegie Inst. of Washington*, Jan. 1911.
204. **Titchomtroff, A.**, Chemische Studien über die Entwicklung der Insekteneier. *Ztschr. f. phys. Chem.*, Bd. 9 (1885).
205. — Die künstliche Parthenogenesis bei Insekten. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, *Physiol. Abt.*, 1886.
- 205a. — Nochmals über Parthenogenesis bei *Bombyx mori*. *Zool. Anz.*, Jahrg. 11 (1888).
206. **Treadwell, A. L.**, Notes on the nature of artificial parthenogenesis in the egg of *Podarke obscura*. *Biol. Bull.*, Vol. 3 (1902).
207. **Vernon, H. M.**, The relation between the hybrid or parent forms of Echinoid larvae. *Phil. Trans. Roy. Soc. Biol.*, Vol. 190 (1898).
208. — Cross fertilization among Echinoids. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 9 (1900).
209. **Warburg, O.**, Ueber Oxydationen in lebenden Zellen. *Hoppe-Seylers Ztschr. f. physiol. Chem.*, Bd. 66 (1910).
210. — Beobachtungen über Oxydationsprozesse im Seeigelei. *Ebenda*, Bd. 57 (1908).
211. **Wastlieff, A.**, Ueber künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies. *Biol. Ctbl.*, Bd. 22 (1902).
212. **Wilson, E. B.**, *The cell in development and inheritance*, London 1900.
- 212a. — Experimental studies in cytology. A cytological study of artificial parthenogenesis in Sea-Urchin eggs. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 11 (1901).
213. — Experiments on cleavage and localisation in the Nemerline egg. *Ebenda*, Bd. 16 (1903).
214. — Experimental studies in cytology II, III. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 13 (1903).
215. **Winkler, H.**, Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. *Nachrichten d. K. Ges. d. Wiss. z. Göttingen Math.-phys. Kl.*, 1900, Heft 2.
216. — Merogonie und Befruchtung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 36 (1901).
217. **Yatsu, N.**, The formation of centrosomes in enucleated egg-fragments. *Journ. of exper. Zool.*, Vol. 2 (1905).

## L. Das Vererbungsproblem.

### 1. Allgemeines.

Die von den Naturforschern als Vererbung bezeichnete Erscheinung steht mit dem Zeugungsproblem im innigsten Zusammenhang. Es ist allgemein bekannt, daß die Organismen, welche Nachkommen erzeugen, auch imstande sind, auf ihre Deszendenten diejenigen morphologischen und physiologischen Merkmale und Eigenschaften zu übertragen, durch welche sie sich selbst auszeichnen. Nicht jede Eigenschaft der Eltern, die wir bei den Nachkommen konstatieren, werden wir als vererbt bezeichnen, sondern das wird von der Art und Weise der Uebertragung auf den Deszendenten abhängen. Gewisse Merkmale gehen z. B. auf placentarem Wege während der Schwangerschaft von dem mütterlichen Organismus auf den Keim über; in anderen Fällen dagegen können sich sowohl die elterlichen Organismen wie auch die Tochtergeneration unter gleichartigen Einwirkungen der äußeren Welt entwickelt und beide Generationen dieselben Merkmale neu erworben haben, ohne daß sie eigentlich der lebendigen Substanz inhärent gewesen wären. In diesen beiden Fällen werden wir solche Charaktere nicht als vererbt bezeichnen. In der Definition der Vererbung muß also die Bestimmung enthalten sein, daß die Uebertragung des betreffenden Merkmales auf die Deszendenten durch diejenige Substanz erfolgt, welche vom elterlichen Organismus produziert wurde und den Ausgangspunkt der Entwicklung für die nächste Generation bildet. Nur von solchen Charakteren, welche sich von einer Generation auf die andere auf diesem Wege zu übertragen vermögen, kann man behaupten, daß sie gewissermaßen in der lebendigen Materie eingewurzelt sind. Die Bedeutung dieser Erscheinung für die ganze Biologie bedarf keiner weiteren Motivierung, denn es leuchtet ohne weiteres ein, daß das ganze konservative Prinzip der Natur in dieser Eigenschaft seinen Ausdruck findet. Aber außerdem ist das Vererbungsproblem für die Evolution der lebenden Substanz von höchster Bedeutung. Dank dem Variabilitätsvermögen entstehen bekanntlich in der lebenden Materie neue Merkmale, neue vorher nicht konstatierte Eigenschaften und Charaktere. Von diesen kommen jedoch für die Evolution nur solche in Betracht, welche in der lebendigen Substanz so tief eingewurzelt sind, daß sie durch Vererbung definitiv fixiert wurden.

Während der Lebensdauer eines jeden Organismus erfahren die Eigenschaften und Merkmale gewisse qualitative und quantitative Veränderungen. Der Tochterorganismus macht eine lange Reihe von solchen Veränderungen, eine ununterbrochene Kette aufeinander folgender Metamorphosen durch, bis er endlich die nämliche Phase erreicht, in welcher er selber von dem elterlichen Individuum erzeugt wurde. Darin besteht das Zyklische der ganzen Erscheinung. Den Ausgangspunkt für die Entwicklung des Organismus bildet die Zelle z. B. das Ei, resp. eine Zellgruppe, z. B. eine vom elterlichen Körper gebildete Knospe, und dieser kommt nach einer Abfolge von zahlreichen Zellgenerationen selbst wieder in die Lage, ein solches Gebilde zu erzeugen, welches seinerzeit den Ausgangspunkt seiner Entwicklung darstellte — er bildet also wieder ein solches Ei, resp. eine solche Knospe.

Diese Bemerkungen werden genügen, um daraus die Definition

der Vererbung abzuleiten<sup>1)</sup>. Ich finde, daß die von CHILD (26) angegebene Definition vielleicht am besten den Begriff der Definition wiedergibt: „Die Vererbung ist die Gesamtsumme von Fähigkeiten und ‚Potenzen‘, mit denen ausgerüstet das reproduktive Element jeder Art natürlich oder künstlich, geschlechtlich oder ungeschlechtlich den Entwicklungsprozeß beginnt, um dem ganzen neuen Organismus oder einem Teil desselben Ursprung zu geben“<sup>2)</sup>.

Die Beobachtungen, welche in der Biologie sowohl auf dem Gebiete der Botanik als auch der Zoologie gemacht wurden, beweisen, daß nicht alle Eigenschaften, welche den mütterlichen Organismus auszeichneten, sich auf die Nachkommen vererben. Es wurde ferner mehrmals eine Abnahme der Intensität im Auftreten gewisser elterlicher Charaktere in der nächsten Generation festgestellt. Der Einfluß, welchen die beiden Eltern auf die von ihnen erzeugten Nachkommen ausüben, ist ebenfalls nicht immer gleichmäßig. Bei der Betrachtung der ganzen Vererbungserscheinung drängt sich weiter die Frage nach den kausalen Momenten der Vererbung auf, die Frage, wie es dazu kommt, daß die Charaktere der elterlichen Organismen in der zweiten oder dritten Generation wiedererscheinen. Aus allen diesen Betrachtungen ergeben sich Aufgaben, deren Ermittlung die Wissenschaft von der Vererbungslehre erwartet.

Zuerst muß die Analyse der sich vererbenden Merkmale durchgeführt werden. Man muß nämlich die Frage beantworten, was sich vererbt und welche Charaktere nur als Eigenschaft gewisser Generationen zu betrachten sind und sich auf die Nachkommen nicht übertragen.

Ein weiteres Kapitel der Vererbungslehre bildet die Betrachtung der Regeln, nach welchen vererbare Eigenschaften auf die weiteren Generationen übergehen, mit anderen Worten, wie sich die Merkmale vererben.

Endlich gehört hierher das Problem nach den kausalen Momenten der Vererbung, d. h. die Frage, warum die betreffenden elterlichen Charaktere vererbt werden. Mit diesem Gegenstand befaßt sich jene Disziplin, welche in der Biologie als Entwicklungsphysiologie oder Entwicklungsmechanik bezeichnet wird.

Ueber das Vererbungsproblem gibt es bereits eine kolossale Literatur, welche besonders in der neueren Zeit gewaltig gewachsen ist. Eine beträchtliche Anzahl von Spezialzeitschriften und Archiven sammelt diesbezügliche Arbeiten, besonders seit der Neuentdeckung der MENDELSCHEN Regel.

Es ist selbstverständlich, daß ich hier nicht eine Darstellung dieses Gegenstandes geben kann, wie sie sich für ein Handbuch eignen würde, sondern sehe mich vielmehr gezwungen, mich auf eine gedrängte Zusammenfassung der wichtigsten Forschungsergebnisse auf diesem Gebiete zu beschränken; es handelt sich an dieser Stelle

1) Ich habe früher die Vererbung folgendermaßen definiert: „Unter Vererbung verstehen wir ein Geschehen, welches sich dadurch äußert, daß der Organismus den morphologischen Ausgangspunkt seiner Entwicklung aus einem bestimmten Teil seines Körpers zu erzeugen und vermittelst desselben seine Eigenschaften auf die sich daraus entwickelnde Nachkommenschaft zu übertragen vermag“ (56).

2) „Heredity is the sum total of the inherent potences with which a reproductive element of any kind, natural or artificial, sexual or asexual, giving rise to a whole or to a part, enters upon the developmental process.“

darum, die Leser in großen Zügen über die Zeugungsphysiologie zu orientieren.

In neuerer Zeit ist eine beträchtliche Anzahl von Monographien über das Vererbungsproblem erschienen, auf die ich hier verweisen möchte: Die jüngst veröffentlichten Werke von BATESON (7), BAUR (8), CASTLE (18), GODLEWSKI (56), GOLDSCHMIDT (58) HÄCKER (64), JOHANNSEN (94), PLATE (137) u. a. stellen das Vererbungsproblem von verschiedenen Gesichtspunkten dar.

## 2. Die Bedeutung verschiedener Merkmale der lebendigen Substanz für die Vererbung.

Bei der Diskussion des Vererbungsproblems muß die zweifache Bedeutung des Begriffs der Heredität berücksichtigt werden. Erstens ist zu beachten, daß man bei der Vererbung an die Bedeutung des konservativen Prinzipes für die Mannigfaltigkeit der lebendigen Substanz denkt, durch welches die morphologischen und physiologischen Merkmale sich durch ganze Reihen von Generationen forterben, so daß hierdurch die Individualität einzelner biologischer Einheiten erhalten bleibt. Andererseits aber steht die Vererbung im Dienste der Evolution der lebendigen Materie, da alles, was neu entsteht, sich nur dann erhalten kann, wenn es sich vererbt und auf die späteren Generationen übergeht. Die Vererbung bezieht sich demnach entweder auf die längst in der betreffenden biologischen Form vorhandenen Eigenschaften, oder aber auf ihre Abänderungen, Modifikationen, welche im Laufe der Generationen blastogen, also im Keimplasma, oder somatogen, also im vegetativen Körperteil des Organismus entstehen können.

Daß die Merkmale, welche die gesamten Typen, Ordnungen, Klassen, Familien, Sippen, Arten und Rassen charakterisieren, sich auf die Nachkommen vererben, ist eine längst bekannte Tatsache und wir haben tagtäglich Gelegenheit, die so häufig vorkommende Aehnlichkeit zwischen Eltern und Kindern oder zwischen Geschwistern zu konstatieren.

Zieht man aber die Charaktere in Betracht, welche eine bestimmte Rasse oder Art kennzeichnen, so fällt es gleich auf, daß solche Merkmale nicht in allen Generationen und Individuen mit gleicher Intensität auftreten. Eine vollständige Aehnlichkeit zwischen zwei aufeinander folgenden Generationen, also eine absolute Vererbung, ist nie zu erwarten, da der lebendigen Materie die Eigenschaft der Variabilität innewohnt. Mit Recht hebt JOHANNSEN (94) hervor, daß man hier nicht von zwei besonderen Kräften: der Vererbungs- und der Variabilitätskraft sprechen darf, ebensowenig, wie man bei der Schießfertigkeit nicht etwa von der Fähigkeit, das Zentrum zu treffen und der Fähigkeit, vorbeizuschießen, spricht, man darf jedoch nicht vergessen, daß die Resultate der Vererbungserscheinung von verschiedensten Faktoren abhängig sind, welche in der Genauigkeit der Wiedererzeugung der elterlichen Eigenschaften ihren Ausdruck finden.

Oft scheinen diese Abweichungen in der Struktur oder in den physiologischen Charakteren „spontan“ aufzutreten, also ohne jede nachweisbare Ursache; man gewinnt den Eindruck, als ob etwas in der Keimzelle, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet, modifiziert wäre und man spricht in solchem Falle von der blasto-

genen Modifikation resp. von blastogener oder angeborener Variabilität.

Im anderen Falle lassen sich die neu entstehenden Merkmale oder besser die Modifikationen der elterlichen Merkmale auf die Einwirkung gewisser äußerer oder innerer Faktoren zurückführen. Man kann ganz sicher nachweisen, daß sie nicht als Aeußerung der bereits im Keim plasma vorhandenen Anlagen entstehen, sondern als Reaktion des Somas durch die Einwirkung äußerer oder innerer Momente in der individuellen Ontogenese erworben wurden. Man spricht in diesem Falle von erworbenen oder somatischen Eigenschaften resp. Modifikationen.

In diesem Kapitel werden wir es versuchen, die blastogene oder angeborene Variabilität in bezug auf das Vererbungsproblem zu prüfen. Die modernen Vererbungsstudien haben nämlich festgestellt, daß die infolge der Variabilität entstandenen Modifikationen in bezug auf ihren Vererbungswert nicht als gleichwertig gelten können.

Es ist allgemein bekannt, daß die geringen Differenzen besonders in quantitativer Hinsicht bezüglich der Intensität verschiedener Merkmale zwischen den Eltern und Kindern resp. zwischen verschiedenen Geschwisterindividuen als Ausdruck der ersten Kategorie der Variabilität aufgefaßt werden muß, nämlich der fluktuierenden oder kontinuierlichen Variabilität. Sie beruht also auf der beständig bei jeder Ontogenese auftretenden Ungleichheit zwischen Nachkommen und Vorfahren resp. einzelnen Geschwistern.

Die ersten rationellen Untersuchungen über die Frage, ob und inwieweit sich solche Veränderungen der elterlichen Merkmale vererben, stammen von GALTON (52); in seinen Forschungen bedient er sich als erster der Methode der Behandlung einzelner Eigenschaften für sich, und befaßt sich hauptsächlich mit der quantitativen Seite des Problems resp. mit der Intensität einzelner Merkmale.

In bezug auf das Vererbungsproblem, welches uns hier ausschließlich interessiert, drängt sich zuerst die Frage auf, welchen Vererbungswert die einzelnen Modifikationen im Bau der Organe haben können. Es müssen dabei quantitativ die betreffenden Merkmale bei den Eltern und ihren Nachkommen bestimmt werden. In den älteren Studien, besonders denjenigen von GALTON, wurden z. B. die Längen verschiedener Individuen einer gewissen Pflanzenart, oder die Größen verschiedener menschlicher Individuen bestimmt. Daraus wurde eine Reihe von Zahlen zusammengestellt, die quantitative Unterschiede aufwiesen. In einer solchen Reihe kann man stets einen Mittelwert feststellen sowie auch die quantitativen Abweichungen nach oben und unten. Als Beispiel nehmen wir eine anthropologische diesbezügliche Zusammenstellung, in welcher sowohl die Größe des Körpers der gemessenen Soldaten, wie auch die Anzahl der Soldaten angeführt ist und zwar in der Weise, daß wir hier angeben, wie viele Soldaten auf 1000 gemessene die betreffende Größe haben<sup>1)</sup>:

Größe in Zoll:	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Anzahl Soldaten pro 1000:	2	2	20	48	75	117	134	157	140	121	80	57	26	13	5	2	1

Der Mittelwert (hier 67) entspricht, wie sofort aus dieser Zusammenstellung ersichtlich ist, der größten Anzahl von Individuen,

1) Die Zahlen stammen aus der QUATTELETSchen Statistik her und wurden aus dem Werke von GOLDSCHMIDT, (58) entnommen.

die kleinsten Zahlen stehen an beiden Enden der Reihe, dazwischen liegen alle Uebergänge symmetrisch gruppiert. Nun hat man in weiteren Forschungen auch die Nachkommen der Individuen untersucht, deren Zugehörigkeit zu einzelnen Klassen früher bestimmt worden war. Wenn man nun z. B. Nachkommen der kleinsten Individuen untersuchte und sie mit Nachkommen der großen verglich, so ergab sich, daß die letzteren im Durchschnitt größer, die ersteren kleiner sind. Zieht man jedoch den Mittelwert der Nachkommen in Betracht, so ist er bei den von kleinen Eltern abstammenden Individuen kleiner als bei der elterlichen Generation. Er betrüge z. B. in den von uns angeführten Generationen nicht 67 wie bei Eltern, sondern z. B. 65; dagegen ist der Mittelwert des untersuchten Merkmales bei den Nachkommen, die von größeren Eltern abstammen, größer als derjenige der Eltern und betrüge z. B. etwa 69, nicht 67. Im ersteren Falle haben wir für unser Studium kleinere Eltern gewählt und in der Nachkommengeneration ein Abweichen des Mittelwertes nach unten, also in der Minus-Richtung konstatiert; im letzteren dagegen finden wir bei den Nachkommen von größeren Eltern ein Abweichen des Mittelwertes in der Plus-Richtung. Bei genauerer Vergleichung der Quantität der Mittelwerte der aufeinander folgenden Generationen sehen wir also deutlich, daß zwar der Mittelwert der Nachkommengeneration in gleicher Richtung wie die Größe der Eltern abweicht, daß aber die äußere Grenze dieser Schwankungen geringer ist als bei den Eltern.

Auf Grund zahlreicher statistischer Untersuchungen stellt GALTON seine Rückschlagsregel der Vererbung auf, nach welcher die Kinder etwa  $\frac{2}{3}$  der Abweichungen der Eltern erben, während  $\frac{1}{3}$  der Abweichung vom Mittelwert der Intensität bei dem Uebergang auf die Nachkommengeneration verloren geht.

In einem gewissen Widerspruch zu der Rückschlagsregel steht ein anderer sich auf die Vererbung der Variationsmerkmale beziehender und aus den statistischen Zusammenstellungen gezogener Schluß, daß nämlich eine konsequent geführte Selektion bei aufeinander folgenden Generationen infolge der Vererbungsfähigkeit und trotz des dabei wahrnehmbaren Rückschlages zur Verschiebung des Mittelwertes der in Rede stehenden Eigenschaft führen kann. Demnach müßte man annehmen, daß konsequente Selektion die Ausbildung einer mit neuen Eigenschaften ausgestatteten Type zur Folge haben dürfte.

Es ergibt sich jedoch aus den rationell durchgeführten und gut analysierten Forschungen des berühmten dänischen Botanikers JOHANSEN (94), daß diese Schlüsse sich nicht aufrecht erhalten lassen.

Der genannte Autor hat zuerst die Frage aufgeworfen, ob wir bei Betrachtung des ganzen Bestandes der Nachkommen dieselben als einen einheitlichen Typus auffassen dürfen. Unter dem Begriff „Typus“ versteht JOHANSEN „immer nur eine Beschaffenheit, oder — genauer gesagt — da wir ja vorläufig hier nicht nur mit quantitativen Unterschieden zu tun haben, ein Maß einer Beschaffenheit“. Nun glaubt er, daß wir schon aus dem Material von GALTON bei den Nachkommen von großen, mittelgroßen und kleinen Menschen wenigstens drei Gruppen, drei Typen nach der Körperlänge unterscheiden können, und zwar den Typus der Plusabweicher über 70“, der Minusabweicher unter 67“ und der Mittelmaß-

individuen zwischen 67"—70". Zu dieser Annahme berechtigen uns die beträchtlichen quantitativen Unterschiede. Obschon sich also eine einheitliche Reihe von Uebergängen auch zusammenstellen läßt, so kann auf Grund dieser ausschließlich statistischen Untersuchungen nicht entschieden werden, ob ein solcher Typus einheitlich ist, oder das Vorhandensein von Gruppen verschiedener Natur verschleiert. Eine Antwort hierauf kann nur eine biologische Analyse liefern. Die Bastardexperimente von JOHANNSEN, in welchen als Versuchsmaterial z. B. lange und kurze Bohnen gewählt wurden, wo also verschiedene Typen an dem Zeugungsakt schon sicher teilgenommen haben, ergaben Resultate, welche in Zahlen ausgedrückt eine ganz ähnliche Reihe darstellen, wie die oben besprochene GALTONsche statistische Reihe.

Schon daraus ist ohne weiteres ersichtlich, daß der „Typus“, vom statistischen Gesichtspunkte aus, als solcher betrachtet, „nur eine Erscheinung oberflächlicher Natur ist, welche täuschen kann; erst durch weitere Untersuchungen wird entschieden, ob ein einziger oder mehrere biologisch verschiedene Typen vorhanden sind. Darum könnte man den statistisch hervortretenden Typus passend als Erscheinungstypus bezeichnen oder kurz und klar als Phänotypus“<sup>1)</sup>. „Durch das Wort Phänotypus ist nur die notwendige Reservation genommen, daß aus der Erscheinung selbst kein weitergehender Schluß gezogen werden darf. Ein gegebener Phänotypus mag Ausdruck einer biologischen Einheit sein; er braucht es aber durchaus nicht zu sein. Die in der Natur durch variationsstatistische Untersuchungen gefundenen Phänotypen sind es wohl in den allermeisten Fällen nicht.“ (JOHANNSEN, p. 123.)

Es ist demnach klar, daß bei Benutzung rein statistischer Methoden, wie es GALTON tat, das Ergebnis bloß auf die Verschiebung des Mittelwertes der Phänotypen hinweist.

Wir gehen jetzt weiter: aus zahlreichen Untersuchungen sowohl auf dem Gebiete der Vererbungslehre wie der Entwicklungsmechanik ist bekannt, daß durch das Vorhandensein aller morphologischen und physiologischen Eigenschaften jeder Organismus sich gewissermaßen auf die in den Gameten resp. Zygoten inhärenten Anlagen zurückprojizieren läßt, welche Gameten den Ausgangspunkt der Entwicklung gebildet haben. Die Natur dieser Anlagen, die JOHANNSEN „Gene“ nennt, ist bisher nicht näher erforscht, obschon es keinem Zweifel unterliegt, daß die Gameten besondere voneinander trennbare Gene enthalten. Wenn die im Organismus hervortretenden Eigenschaften auch quantitativ voneinander abweichen, so ist nach JOHANNSENS Untersuchungen anzunehmen, daß dies durch verschiedene Gene der Gameten bedingt ist. Die Unterschiede in den Phänotypen können durch die bezüglichen Differenzen in den Genen bedingt sein: also genotypische Natur haben.

Nun hat sich aber JOHANNSEN eine weitere Frage gestellt, und zwar ob alle augenfälligen phänotypischen Unterschiede auch genotypisch sind. Wenn durch Selektion von Plus- und von Minusabweichern Nachkommen erzielt werden können, welche einen anderen, nämlich nach der Selektionsrichtung verschobenen Typus, also Phänotypus haben, so drängt sich jetzt die Frage auf, ob diese

1) Von φαίνομαι = scheinen.

Verschiebung wirklich durch genotypische Aenderung veranlaßt wird. In diesbezüglichen Untersuchungen ging JOHANNSEN von der Ansicht aus, daß sich diese Frage doch auf statistischem Wege, wie es GALTON oder PEARSON (132, 132a) versuchten, nicht entscheiden läßt. Bei allen solchen Zusammenstellungen wurde doch ein Material verwendet, das durchaus nicht als eine Einheit angesehen werden kann, sondern vielmehr ein Gemenge darstellt, es war immer ein Bestand von Tieren oder Pflanzen, bei denen eine mehr oder weniger freie Paarungswahl stattfand. Deshalb schien es von Bedeutung zu sein, die Sache an einem Material zu prüfen, an welchem man durch Anwendung der Selbstbefruchtungsmethode und Getrennzüchtung jeder Pflanze die Vererbung und Variabilität bei einem wirklich einheitlichen Typus beobachten könnte. Ein solches Studium verdanken wir JOHANNSEN. Die Nachkommen eines einzigen selbstbefruchtenden Individuums, das selbst kein Bastard ist, wurden von ihm reine Linie genannt. Die Selbstbefruchtung muß hier auch weitergeführt werden. Da nun die Selbstbefruchtung die Variabilität nicht ausschließt, kann hier ermittelt werden, wie sich in den reinen Linien die Nachkommen größerer und kleinerer Individuen verhalten werden. Wir haben bereits gesehen, daß in Populationen, d. i. in Beständen von Tieren oder Pflanzen, bei welchen mehr oder weniger freie Paarungswahl herrscht, also ohne Anwendung von Selbstbefruchtung, einer Steigerung der Merkmalsintensität bei den Eltern auch eine solche bei den Nachkommen entspricht. JOHANNSEN (95) hat z. B. die Vererbung und Variabilität in reinen Linien bei den selbstbefruchtenden Bohnen untersucht, und sie in der nachstehenden Tabelle in bezug auf das Samengewicht zusammengestellt:

Erblichkeit des Samengewichts in einer reinen Linie.

Gewicht der Mutterbohnen	Gewicht der Tochterbohnen in Milligramm									Summe	Mittleres Gewicht der Töchtergruppen
	10	20	30	40	50	60	70	80	90		
30 mg •	—	1	—	2	7	15	19	7	—	51	63,53 mg
40 „	—	5	8	41	145	357	202	9	—	767	59,34 „
50 „	1	4	25	126	461	1150	565	59	3	2394	59,51 „
60 „	—	—	17	82	329	820	367	18	—	1633	59,14 „
70 „	—	—	1	1	11	72	39	3	—	134	61,12 „
Summe	1	10	51	252	953	2414	1192	96	3	4979	59,45 mg

Aus dieser Tabelle ist sofort ersichtlich, daß mit dem größeren Gewichte der Mutterbohnen in reinen Linien das Gewicht der Tochttersamen durchaus nicht zunimmt, sondern daß die Nachkommen in ähnlicher Weise wie die Eltern über den Bereich des Typus der betreffenden Linie nicht hinausgehen.

Daraus ergibt sich also, daß die Selektion, welche in den verunreinigten Populationen die Verschiebung der Typen in der Selektionsrichtung hervorruft, hier in reiner Linie absolut wirkungslos bleibt. Das haben vollauf auch die späteren Versuche von JOHANNSEN, wie auch diejenigen anderer Autoren sowohl an pflanzlichem wie an tierischem Material bestätigt.

Von zahlreichen an tierischem Material durchgeführten Studien möchte ich an dieser Stelle nur die sehr interessanten und gründlich

durchdachten Untersuchungen von JENNINGS (88—93) erwähnen, welcher an Paramäcien experimentierte und zwar die Größe dieser Infusorien als Untersuchungsmerkmal ins Auge faßte. Dort, wo vegetative Fortpflanzung stattfindet und wo keine Verunreinigung durch andere Typen möglich ist, kann man mit Anwendung der gewöhnlichen Isolationsmethoden leicht reine Linien kultivieren. JENNINGS hat hier zuerst die Selektion in Populationen durchgeführt und die Rückschlagsregel konstatiert, wobei man aber doch eine Verschiebung in die Selektionsrichtung wahrnehmen konnte. Bei reinen Linien dagegen hat sich die Selektion auch für die Protozoen als wirkungslos erwiesen.

Ich kann hier leider nicht näher auf diese Arbeiten eingehen, möchte nur bei Gelegenheit auf die Wichtigkeit derjenigen Arbeiten von JENNINGS (88—93) hinweisen, in denen er den Einfluß der Konjugation auf die Vererbungsverhältnisse bei Paramäcien bespricht, die auch das von uns bereits früher diskutierte Verjüngungsproblem ergänzen. Hier kann ich bloß hervorheben, daß nach JENNINGS (93, p. 378) die Konjugation als Quelle verschiedenster Variationen im Sinne der erblichen Differentiation verschiedener „Linien“ aufzufassen ist.

Die Studien von E. HANEL (66a) über Hydren, von WOLTERECK (190a) über Daphnien bestätigen ebenfalls die Resultate von JOHANNSEN.

Alles, was hier über Variationen gesagt wurde, bezieht sich auf die Kategorie der fluktuierenden Variationsmerkmale.

Von größter biologischer und evolutionistischer Bedeutung ist aber die zweite Kategorie der Merkmale, deren genauere Erforschung wir den epochemachenden Studien von DE VRIES (180) verdanken. Es handelt sich hier um diejenigen Variationserscheinungen, welche von dem genannten Autor als Mutationen bezeichnet wurden, und welche in bezug auf die Vererbbarkeit besonders wichtig sind.

Unter Mutation versteht man die Abweichungen von dem gewöhnlichen Arttypus, welche spontan, gewöhnlich in periodischen Zeitabständen sprungweise hervortreten, ein oder mehrere Charaktere einer Art mit einem Schlage qualitativ abändern, resp. neubilden und sich zuerst entweder an einer aus einem Samen hervorgehenden ganzen Pflanze oder an einem aus einer Knospe sich entwickelnden Teil derselben zeigen. Bei den Tieren wurden ebenfalls Mutationen beobachtet (vgl. TOWER, 174; NUSSBAUM, 129). Sie sind von ihrem ersten Auftreten an stets konstant bei der Vererbung, was ihnen eine große Bedeutung im Evolutionsprinzip sichert.

Aber auch andere auf dem Wege der Variabilität neuentstehende angeborene Merkmale können vererbt werden. Die DARWINSchen „single variations“ wurden ebenfalls von DE VRIES untersucht. Unter diesem Namen versteht man die stoßweise auftretenden, verhältnismäßig wenig variablen Neuheiten, welche sich ebenfalls durch Vererbung fixieren. Man unterscheidet solche Merkmale von den sogenannten fluktuierenden, denen man früher die Bedeutung einer kontinuierlichen Umwandlung der lebenden Materie zuschrieb. Die Forschungen von DE VRIES haben nachgewiesen, daß in bezug auf das Evolutionsprinzip diesen Eigenschaften keine so hohe Bedeutung zukommt. Die Vererbung der fluktuierenden Charaktere findet allerdings statt, man gewinnt jedoch den Eindruck, daß sie in der nächsten Generation nicht mit derselben Intensität auftreten. Diese

Neuheiten sind sehr variabel, was sich besonders in dem quantitativen Charakter der Vererbung geltend macht.

Was die Vererbung der teratologischen Eigenschaften betrifft, so unterliegt es keinem Zweifel, daß sie sich auch vererben können, obschon man nicht behaupten kann, daß sie sich vererben müssen. In neuerer Zeit wurde dieses Problem unter anderen auch von D. BARFURTH (1, 2, 3) gründlich untersucht. Dieser Forscher studierte nämlich die Vererbung der Hyperdaktylie bei den Hühnern der Orpingtonrasse und stellte in seinen Versuchen fest, daß sich diese Mißbildung sowohl durch die Mutter als auch durch den Vater auf die Nachkommenschaft in einem beträchtlichen Prozentsatz vererben kann. Es wird aber nur die Mißbildung im allgemeinen, nicht die besondere Variante derselben (in unserem Fall der verschiedene Grad der Hyperdaktylie) auf die Nachkommen übertragen.

Die teratologischen Merkmale können oft als Abweichungen in der physiologischen Funktion eines gewissen Organs auftreten. Zu diesen Anomalien muß meiner Ansicht nach die Erscheinung der Hämophilie gezählt werden. Die Hämophilie äußert sich bekanntlich dadurch, daß jede Blutung sehr schwer gestillt werden kann. Die Natur dieser Erscheinung ist bisher noch nicht voll erklärt, von den Pathologen wird sie jedoch als Anomalie in der Blutzusammensetzung (es handelt sich besonders um Gerinnungsfermente) und in der abweichenden Beschaffenheit des Gefäßendothels aufgefaßt. Die Hämophilie ist vererbbar und zwar in ganz besonderer Weise, indem hier nämlich das Geschlecht des Individuums eine große Rolle spielt. Aus den Stammbäumen der Bluterfamilien, z. B. aus dem von LOSSEN zusammengestellten Stammbaum, welcher im Handbuch der Mißbildungslehre von E. SCHWALBE (150) veröffentlicht wurde, geht hervor, daß in einer solchen Familie z. B. nur männliche Individuen Bluter sind, daß jedoch diese Mißbildung durch das weibliche Geschlecht zur Vererbung gelangt, oder vice versa. Diese Tatsache ist für die Vererbungslehre sehr wichtig; sie beweist, daß ein bestimmter vererbbarer Charakter auch latent werden kann, wenn andere näher unbekannte Faktoren ihn nicht hervortreten lassen.

Was den Zusammenhang mit dem Geschlecht anbelangt, so kann dasselbe nach meiner Beurteilung das Hervortreten dieses Merkmales direkt beeinflussen. Es handelt sich hier vielmehr um eine Korrelationserscheinung, d. h. es müssen wahrscheinlich dieselben auslösenden Momente für den ganzen Charakterenkomplex wirksam sein.

Auch die Farbenblindheit wird in ihrem vererbbaaren Auftreten mit dem Geschlecht zusammenhängen.

Die Vererbung der teratologischen Merkmale hat jedoch für das Evolutionsprinzip keine besondere Bedeutung, und zwar aus dem Grunde nicht, weil, wenn sich auch manche Mißbildungen erblich erweisen, die Zahl der Generationen, in welchen sie sich äußern, dennoch oft recht beschränkt ist. In anderen Fällen wieder liegt es direkt in der Natur der Mißbildung, daß die damit behafteten Individuen oft ziemlich kurzlebig sind und sich nicht fortpflanzen.

Die Art und Weise der Vererbbarkeit solcher Anomalien wurden in neuerer Zeit auf dieselben Regeln zurückgeführt, nach denen die Vererbung anderer angeborenen Charaktere erfolgt. Wir werden noch auf diesen Gegenstand zurückkommen.

### 3. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Viel diskutiert wurde in neuerer Zeit die Frage, ob sich die sogenannten erworbenen Charaktere auf die Nachkommen vererben. Bei der Erörterung dieses biologisch sehr wichtigen Problems ist zu beachten, daß hier sehr viel an der Fragestellung liegt, da eben davon auch die Antwort abhängig ist. Wenn die Rede von den „erworbenen Merkmalen“ ist, so denkt man hier selbstverständlich an die Eigenschaften, welche während des individuellen Lebens eines Individuums unter dem Einfluß gewisser äußerer resp. bestimmter innerer Faktoren entstanden sind. Die äußere Welt ruft in der gewissermaßen plastischen lebendigen Materie verschiedene Modifikationen hervor, welche auch als Resultat einer gewissen Lebensweise entstehen können, und es drängt sich die Frage auf, ob die Dauer solcher Modifikationen sich nur auf die Lebenszeit eines Individuums beschränkt, oder ob sie auch auf seine Nachkommenschaft erblich übergeht. Die Entstehung der während des Lebens auftretenden Merkmale muß als Reiz- resp. Erregungswirkungen aufgefaßt werden, was SEMON (152, 153) mit Recht hervorhebt, denn bei den Eltern ist der „Erwerb“ einer hierhergehörigen Eigenschaft nichts anderes als die Reaktion einer reizbaren plastischen Substanz auf bestimmte Reize. Diese Reaktion trägt den Charakter einer Modifikation entweder im physiologischen oder morphologischen Merkmalskomplex des betreffenden Individuums. SEMON geht in seinem Gedankengang noch weiter, er glaubt nämlich, „daß Reizwirkungen, die bei der Eltern- generation, welche den Reizen selbst ausgesetzt worden war, nur schwach in Erscheinung getreten sind, bei der nächsten Generation überhaupt nicht mehr merklich hervortreten. Wir dürfen deshalb auch nicht erwarten, daß jede Reizwirkung in manifester Weise von der einen Generation auf die andere vererbt wird, wir müssen vielmehr erwarten, daß dies nur in günstigen Fällen geschieht.“ Er glaubt aber, daß zum Nachweis der Vererbung eines erworbenen Merkmals die Feststellung „einer gesteigerten Disposition zur Reproduktion des Vorganges“ genügt. Auch BAUR (8, 8a) faßt die Vererbung der erworbenen Eigenschaften, als eine Anordnung der Reaktionsweise bei der Nachkommengeneration auf.

Nach der Beurteilung der meisten Biologen ist es von prinzipieller Wichtigkeit, die Genese solcher erworbenen Merkmale bei Elternindividuen genau kennen zu lernen, und zwar sowohl hinsichtlich der Faktoren, welche die betreffende Modifikation veranlaßt haben, wie auch in bezug auf die Art und Weise, wie diese Faktoren auf den Organismus eingewirkt haben, ob also der ganze Körper oder nur einzelne Organe beeinflußt wurden. Infolge der Einwirkung der veränderten Temperatur- und der Beleuchtungsverhältnisse, unter der Wirkung mechanischer Reize und anderer äußerer Bedingungen, auch unter dem Einfluß innerer Faktoren, wie der Gebrauch oder Nichtgebrauch der Organe, können im Laufe des individuellen Lebens oft weitgehende Veränderungen zustande kommen. Alle diese im Organismus unter der Einwirkung äußerer oder innerer Faktoren entstehenden Eigenschaften sind im allgemeinen Sinne des Wortes als erworben zu bezeichnen. Die Vererbung der erworbenen Eigenschaften wurde früher in geringerem oder höherem Grade fast allgemein angenommen. Die von LAMARCK begründete Deszendenzhypothese erblickte in der Vererbung erworbener Charaktere eines der wichtigsten

Momente der Evolution. Auch der von EIMER aufgestellten Hypothese wurde dies Prinzip zugrunde gelegt. Aber erst WEISMANN gebührt das bleibende Verdienst, eine wirklich wissenschaftliche Würdigung und Analyse des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften in der Biologie angebahnt zu haben. WEISMANN ist der Ansicht, daß in den Bestandteilen der lebenden Wesen eine deutliche Segregation der Elemente sich durchführen läßt, und zwar in die somatischen und die generativen Zellen. Ich habe in unseren bisherigen Betrachtungen mehrmals den Unterschied zwischen diesen beiden Zellkategorien erklärt. Die Veränderungen, welche unter dem Einfluß der äußeren oder der inneren Faktoren in den Organismen entstehen, betreffen nach WEISMANN größtenteils die somatischen Elemente. Da jedoch die generativen Zellbestandteile des Individuums eine Sonderstellung in der Organisation desselben einnehmen, können sich diese Veränderungen auf die generativen Zellen nicht übertragen und deshalb auch nicht vererbt werden. Die WEISMANNsche Lehre von der Scheidung der generativen Zellbestandteile, welche zusammen das Keimplasma bilden, von dem somatischen Protoplasma führt also notwendig zu der Annahme, daß die durch das „Soma“ erworbenen Charaktere sich nicht vererben. Diese Lehre wurde von vielen Autoren angenommen: es werden jedoch auch von anderen Autoren Argumente ins Feld geführt, welche gegen diese Hypothese zu sprechen scheinen. Die äußeren Faktoren, welche in der lebendigen Materie tiefgreifende Veränderungen hervorrufen, können vielleicht neben dem Soma auch das Keimplasma direkt beeinflussen (simultane Reize von PLATE). Wir haben es hier mit der sogenannten Parallelinduktion zu tun. In solchen Fällen kann man von einer Erwerbung neuer Eigenschaften sprechen, da die somatischen Zellen beeinflußt werden; da jedoch gleichzeitig auch die Keimzellen unter dem Einfluß derselben Faktoren modifiziert werden können, so können auch eventuell die im Keimplasma inhärenten erblichen Anlagen modifiziert werden. Es ist endlich zu beachten, daß im Lichte der JOHANNSENSchen Lehre die Tier- und Pflanzenarten keine „reinen Linien“ darstellen, daß sie keine einheitlichen Typen, sondern sogenannte Phänotypen sind. Es treten demnach gewisse Merkmale nicht manifest auf, obschon ihre Anlagen im Keimplasma inhärent sein können. Die Rolle der direkten Beeinflussung des Keimplasmas durch äußere Faktoren würde in diesem Fall darauf beruhen, daß die latent bleibenden Anlagen durch die betreffenden Reize aktiviert werden.

Beim Uebertragen der während des individuellen Lebens der Elterngeneration erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommengeneration sind demnach folgende theoretisch begründete Eventualitäten in Betracht zu ziehen:

1. Durch die Einwirkung äußerer Faktoren kommt der Erwerb der neuen Eigenschaften im Soma des Individuums zustande, und gleichzeitig vollzieht sich die Modifikation des Keimplasmas, welche die Vererbung der neuen Eigenschaften sichert.

2. Gleichzeitig mit dem Beibringen neuer Charaktere in dem somatischen Teil des Organismus, werden diejenigen Anlagen des Keimplasmas durch seine direkte Beeinflussung aktiviert, welche bisher nicht manifest auftreten.

3. Die Faktoren, welchen der Organismus den Erwerb neuer Merkmale verdankte, beeinflussen nur und ausschließlich den soma-

tischen Organismusteil, so daß das Keimplasma nicht affiziert wird. Ist in diesem Fall trotzdem die erbliche Uebertragung der neu erworbenen Merkmale auf die Nachkommengeneration nachgewiesen, so müßte angenommen werden, daß das Keimplasma durch somatische Gewebe beeinflusst worden ist. Die äußere Welt hat demnach bloß einen indirekten Einfluß auf die Vererbung gehabt.

Wenn wir nach Durchführung dieser Analyse fragen, ob überhaupt Merkmale, welche nicht angeboren sind, sondern im individuellen Leben erworben wurden, sich vererben, so wird die Antwort unzweifelhaft bejahend ausfallen müssen. Hält man in der biologischen Literatur Umschau, so kann mit größter Leichtigkeit eine ganz beträchtliche Anzahl von Fällen aufgezählt werden, die zu unserer ersten Kategorie gehören und bei denen die Vererbung der neu erworbenen Eigenschaften über jedem Zweifel steht. Die Merkmale werden durch den somatischen Teil des Organismus neu erworben, gleichzeitig wird aber auch das Keimplasma mitbeeinflusst.

In neuerer Zeit hat man aber den Begriff dieser erworbenen Charaktere bedeutend eingeengt, und zwar hat man sie auf sogenannte somatogene Eigenschaften beschränkt. Sehr gut finde ich die diesbezügliche Definition von W. Roux (143, p. 277): „Unter Vererbung somatogener oder vom Soma erworbener oder kurz (NB. zu kurz) bloß sogenannter erworbener Variationen ist zu verstehen die Uebertragung der durch irgendwelche äußere oder innere (NB. nicht ererbte) Einwirkung im Soma entstandenen Veränderung auf die Nachkommen, also auf die folgenden Generationen, ohne daß die primären alterierenden Einwirkungen auch auf die Keimzellen oder auf die Nachkommen entsprechend verändernd wirken.“

Nun muß ferner beachtet werden, worauf wieder W. Roux mit besonderem Nachdruck aufmerksam macht, daß eine Vorbedingung jeder Vererbung ist, daß das am Organismus am Soma Sichtbare, Differenzierte in einen undifferenzierten Zustand, in den Keim resp. Gameten übergehe. „Diese Zurückverwandlung des Explicitum in ein Einfaches, Unentwickeltes, in ein Implicitum muß als das Wesen und damit als das eigentliche Problem der Vererbung betrachtet werden“ (Roux, 143, p. 281). Erst während der Entwicklung der nächsten Generation muß aus diesem undifferenzierten Zustande wieder die differenzierte Mannigfaltigkeit der Merkmale entstehen.

In Anbetracht dieser Zustände segregiert Roux den ganzen Prozeß der Vererbung der erworbenen somatogenen Charaktere in drei Phasen:

1. Die *Translatio hereditaria*, die Uebertragung einer Veränderung des mehr oder weniger weit entwickelten Individuums, also des Somas, auf den Keim.

Diese Uebertragung kann eventuell ganz passiv sein. Wenn z. B. SITOWSKI (158) die Raupen von *Tineola biselliella* mit einer mit Sudanfarbstoffen durchtränkten Wolle fütterte und alle Gewebe, die Fett enthielten, also auch die Keimzellen des Eierstockes rot gefärbt erscheinen, so handelt es sich hier um passive Translation dieser Verfärbung aus dem Soma auf die Keimzellen. Zu dieser Kategorie könnte event. die perminative Uebertragung der Krankheitserreger (*Pebrine*, *Spirochaete pallida* usw.) durch Geschlechtselemente gerechnet werden.

2. Die Implikation oder blastoide Metamorphose, d. i. die Umwandlung der neuen Eigenschaft des mehr oder weniger entwickelten Somas in eine dem Keimplasma entsprechende Beschaffenheit. Wie dieser Vorgang sich vollzieht, ist schwer hier kurz zu schildern; die betreffende Darstellung hängt sehr viel von der Auffassung des Entwicklungsprozesses ab, worauf ich an dieser Stelle nicht näher eingehen kann. Ich möchte bloß hervorheben, daß die moderne Vererbungslehre mit unabweisbarer Notwendigkeit zur Annahme gewisser Merkmalsanlagen führt. Die Natur solcher Anlagen ist bisher absolut nicht näher erforscht, obschon viel für ihren enzymatischen Charakter spricht. Allerdings besteht diese Phase der Rouxschen Einteilung des Vererbungsprozesses in der Erzeugung der betreffenden Anlagen im Keimplasma.

3. Die blastogene Insertion oder die keimbildende Einfügung der neuen Determination an die geeignete Stelle; diese Phase muß im Sinne der Rouxschen Entwicklungsauffassung gleichzeitig mit der vorhergehenden, also mit der Implikation verlaufen. Die Implikation mußte derart verlaufen, daß bei der Entwicklung die richtige Wirkung sich ergebe.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften müssen wir diese Erscheinung durch einige Beispiele der verschiedenen Gruppen dieser Charaktere illustrieren. Ich kann hier bloß die allerwichtigsten Beispiele anführen, und zwar von erworbenen Charakteren, bei deren Erwerb auch das Keimplasma mitbeeinflußt wurde, wie auch der echt somatogener Eigenschaften. In dem neuen Buche von SEMON (153) findet sich eine erschöpfende Zusammenstellung von verschiedensten Erscheinungen der Vererbung erworbener Eigenschaften. Indem ich auf dieses Buch hinweise, und zwar mit der Bemerkung, daß der genannte Autor Anhänger der Lehre ist, daß sich die erworbenen Charaktere im breitesten Umfange vererben, möchte ich hier bloß einige der wichtigsten Beispiele aus diesem Gebiete anführen.

**a) Direkte Beeinflussung des Keimplasmas bei Alkoholintoxikation des Organismus.**

Sehr schöne und überzeugende Beweise für eine Beeinflussung des Keimplasmas durch äußere chemische Faktoren haben die neuen Versuche über den Einfluß des Alkohols auf die Geschlechtselemente und sich entwickelnde Embryonen der Meerschweinchen ergeben, von denen für unser Problem selbstverständlich nur der erste Teil von Bedeutung ist. CH. STOCKARD (165—167) hat nämlich schon in seinen früheren Arbeiten rationelle Untersuchungen über Degenerationserscheinungen durchgeführt, welche der Alkoholismus bei den Tieren herbeiführt. In einer neuen Arbeit, die CH. STOCKARD und D. M. CRAIG (168) veröffentlicht haben, haben sie sich die Frage gestellt, in welcher Weise die Nachkommenschaft der alkoholischen Eltern alteriert wird. Zu diesem Behufe wurden die männlichen und weiblichen Meerschweinchen mittels einer Inhalationsmethode behandelt, bis sie Zeichen von Intoxikation aufwiesen. Sie wurden dabei aber nie völlig betrunken gemacht. Die Intoxikation wurde künstlich einmal in 6 Tagen durch einstündige Inhalation der Tiere wiederholt, was ungefähr  $1\frac{1}{2}$  Jahre

fortgesetzt wurde. Auf diese Weise wurden die Tiere in den Zustand des chronischen Alkoholismus versetzt.

Die alkoholische Intoxikation wurde entweder bei dem Vater, oder bei der Mutter, oder bei beiden Eltern hervorgerufen und sodann die Nachkommenschaft solcher Eltern untersucht. Wie wichtig auch die Experimente sind, bei denen die weiblichen Individuen mit Alkohol behandelt wurden, so haben sie hier für uns keine Bedeutung, da selbstverständlich dadurch nicht nur das Keimplasma (die Eier) beeinträchtigt werden, sondern die Intoxikation durch die placentare Verbindung des Foetus mit der Mutter auch die Entwicklung des Keimes alterieren konnte. Prinzipiell wichtig jedoch sind die Ergebnisse der Versuchsserie, in welcher STOCKARD und CRAIG die Paarung des alkoholisierten Männchens mit einem gesunden Weibchen durchführten. Der Einfluß der Intoxikation konnte hier selbstverständlich nur das Spermatozoon affizieren und nur durch Vermittlung des Samenfadens auf den sich entwickelnden Embryo übergehen. Aus 24 Paarungen dieser Kombination haben 14 überhaupt keine Nachkommenschaft oder sehr frühzeitige Aborte ergeben. Fünf totgeborene Sätze enthielten alles in allem 8 Individuen, und 5 lebende Sätze ergaben 12 Junge. Sieben von diesen starben bald nach der Geburt, und nur fünf sind am Leben geblieben.

Die Ergebnisse dieser Versuche lehren, daß die Intoxikation des ganzen Organismus auch das Keimplasma mitbeeinflußt; wir sehen, daß die Spermatozoen hier entweder so stark beeinträchtigt sein mußten, daß sie überhaupt ihre befruchtende Funktion eingebüßt haben, oder aber abgeschwächte resp. lebensunfähige Embryonen ergaben.

#### b) Veränderung des Farbenkleides als erworbene Eigenschaft.

Die ältesten Experimente, welche den Ausgangspunkt zu zahlreichen Versuchen an verschiedenstem Material gebildet haben und das Substrat zu vieljähriger Diskussion in der Literatur lieferten, sind die Experimente an Schmetterlingen, welche von STANDFUSS (162, 163), E. FISCHER (48—50), SCHRÖDER (155), LINDEN (105) u. a. durchgeführt wurden. Die genannten Autoren haben festgestellt, daß bei den Schmetterlingen *Vanessa urticae*, *Arctia caja*, *Abraxas grossularia* durch Temperaturveränderung, welche auf die Puppen dieser Tiere einwirkt, gewisse Aberrationen, besonders in der Verfärbung der Schmetterlingsflügel, eintreten, welche sich auch auf die nächsten Generationen vererben. Man setzte bei den in Rede stehenden Experimenten entweder die Puppen einer stark erniedrigten resp. stark erhöhten Temperatur nur kurze Zeit hindurch aus, oder veränderte in anderen Versuchsserien die Temperatur nicht so stark, verlängerte hingegen beträchtlich die Expositionsdauer.

Diese Versuchsergebnisse beweisen selbstverständlich, daß die äußere Welt eine gewisse Umgestaltung in der Struktur des Organismus hervorrufen kann, welche auch in der nächsten Generation zum Vorschein kommt. Es ist dabei jedoch ganz mit Recht von WEISMANN, ROUX (142) u. a. hervorgehoben worden, daß dieser Reiz nicht nur die somatischen Elemente, sondern auch die generativen, und zwar in der Periode ihrer Ausbildung angegriffen hat und in ihnen gewisse Veränderungen veranlassen konnte. Wir haben hier also mit

blastogenen Eigenschaften zu tun (vgl. ROUX, 142, p. 127), mit anderen Worten, es wurden hier künstlich durch Veränderungen im Keimplasma neue angeborene erbliche Veränderungen zur Entfaltung gebracht.

In dieselbe Kategorie können die Experimente von PICTET (132b—135) eingerechnet werden, welcher durch Veränderung der Nahrung bei Raupenkultur die Aberrationen der Zeichnung und Größe bei Schmetterlingen veranlaßt hat. Er konnte feststellen, daß gewisse Stoffe als Nahrungsmittel das Puppenstadium verkürzen; die Schmetterlinge, welche daraus hervorgehen, sind kleiner und ihre Flügelzeichnung ist nicht gut ausgeprägt. Andere Stoffe wirken entgegengesetzt. Die Nachkommenschaft hat gewisse künstlich bei den Eltern veranlaßte Veränderungen trotz der normalen Ernährung beibehalten.

Hier ist ebenfalls die Möglichkeit absolut nicht ausgeschlossen, daß, ebenso wie andere Gewebe, auch die Fortpflanzungselemente durch Nahrungsveränderung beeinflußt werden, daß also dadurch parallel zu dem Neuerwerb früher nicht vorhandener Merkmale auch im Keimplasma gewisse Modifikationen eintreten.

Reich an Resultaten sind die an anderen Insekten durchgeführten und berühmt gewordenen Experimente von TOWER (174), welcher an Blattkäfern, *Leptinotarsa*, experimentierte. Diese Species zeichnet sich dadurch aus, daß die Geschlechtsreife erst dann eintritt, wenn die Imago ihre definitive Färbung angenommen hat. Durch den Einfluß der geänderten Temperatur, Feuchtigkeit und des atmosphärischen Druckes konnten gewisse Aberrationen in der Farbe der Käfer herbeigeführt werden. Wenn diese transmutierenden Einflüsse während der Reifungsperiode auf das Tier einwirken, so kann dadurch das Keimplasma angegriffen werden, auch wenn sich seine Wirkung auf den somatischen Teil des Elternorganismus nicht kenntlich machte. Die nächste Generation der Tiere, möge sie auch ohne Fortdauer der transmutierenden Faktoren gezüchtet werden, wird die vom Keimplasma aufgenommenen Aberrationen aufweisen. Wirken dagegen die transmutierenden Momente während der sich vollziehenden Reifeperiode der Geschlechtszellen nicht, so können sie zwar auch somatische Färbungsmerkmale bei der gegebenen Generation umändern, die Aberration kann jedoch auf das Keimplasma nicht übertragen werden: die nächste Generation wird nie die geänderten Charaktere erben.

Nun ist TOWER (174) und eine Anzahl der Autoren, welche sich über seine Versuche geäußert haben, der Ansicht, daß hier ein unbestreitbarer Beweis vorliegt, daß die erworbenen Eigenschaften nur in dem Falle sich vererben, wenn gleichzeitig durch denselben Reiz das Keimplasma in seiner sensiblen Periode direkt beeinflußt wird.

Gegen die oben angegebene Interpretation der TOWERschen Versuchsergebnisse hat in neuerer Zeit SEMON (153) eingewendet, daß zum Zustandekommen der erblichen Übertragung nicht nur die Sensibilität der Keimzellen nötig ist, sondern auch in der sensiblen Periode der Keimzellen von seiten der betreffenden somatischen Bildung resp. Modifikation ein Reiz ausgehen muß, welcher die Keimzellen angreift. Nun glaubt SEMON, daß, wenn TOWER durch Einwirkung äußerer Faktoren vor der sensiblen Periode der Keimzellen somatische Modifikationen der Eltern erhalten hat, die sich nicht vererben konnten, dieses Nichtvererben dadurch zu erklären ist,

daß von den somatischen, allerdings in dieser Periode vorhandenen Modifikationen kein Reiz ausgehen konnte. Diese Modifikationen bestehen nämlich in den Pigmentveränderungen in der Cuticula, die zu jener Zeit ganz starr ist.

Eine solche Starrheit der Cuticula ist nach SEMON auch der Grund, warum bei Tieren, welche dem Einfluß äußerer Faktoren spät ausgesetzt worden sind, nur die Nachkommenschaft beeinflusst wird, obschon die Tiere selbst sich nicht beeinflussen lassen.

Wenn man diese Argumente überlegt, so erscheint mir ein Punkt in diesem Gedankengang bedenklich: wir wissen nämlich absolut nichts über die Wanderung dieser Reizarten im Organismus. Es ist demnach schwer, sich darüber entschieden auszusprechen, ob die Reize wirklich von einer so beschaffenen Cuticula ausgehen können oder nicht. Allerdings ist die Argumentation von SEMON beachtenswert.

Aber auch dann, wenn wir uns den SEMONschen Erörterungen anschließen, läßt sich eine von TOWER festgestellte Tatsache vollständig aufrecht erhalten, nämlich, daß die äußeren Reize nicht nur das Keimplasma direkt zu beeinflussen vermögen, sondern, daß es in der ontogenetischen Entwicklung der Keimzellen eine Periode besonderer Sensibilität gibt, in welcher die Erregungswirkung am effektivsten ist.

Von allen an Wirbeltieren ausgeführten Versuchen haben sich die von KAMMERER vorgenommenen Experimente vielleicht den größten Ruf erworben. Eine Reihe von diesbezüglichen Experimenten hat KAMMERER (101) an *Proteus anguineus* ausgeführt. Lebt dieses Tier im Finstern, so ist es nahezu pigmentlos und erscheint, weil die Haut reich mit Blutgefäßen durchsetzt ist, fleischfarben. Bei hungernden Tieren findet man in der Haut ein rötliches und gelbes Pigment, doch genügt schon eine minimale und sogar kurz dauernde Lichtexposition, um die dunklen Pigmente entstehen zu lassen. Hinsichtlich der quantitativen Verhältnisse der Pigmentbildung hat KAMMERER festgestellt, daß die Pigmentmenge mit der Belichtungsdauer und der Intensität in dem Grade der Dunkelfärbung wächst, mit dem Alter der Versuchstiere hingegen abnimmt: je älter also die Alme, desto langsamer und unvollständiger bilden sie Pigment. Die Bildung des Pigmentes ohne Belichtung kann durch andere Faktoren nicht ausgelöst werden. Im Lichte aber wirkt gute Ernährung und erhöhte Temperatur auf die Pigmentbildung beschleunigend.

Der Pigmentierungsprozeß zeigt reversible Eigenschaften: gefärbte Tiere lassen sich durch Rückversetzung in Dunkelheit entfärben, depigmentierte neuerdings färben.

Besonders wichtig ist aber dabei das von KAMMERER bei der Fortpflanzung solcher künstlich geänderten Tiere erhaltene Resultat: Wenn nämlich die Tiere entsprechend lange der Lichteinwirkung ausgesetzt wurden (2 Jahre und 7 Monate, 4 Jahre 7 Monate) und infolgedessen dunkle Farbe angenommen hatten, so brachten sie zumeist ebenfalls dunkelfarbige Nachkommenschaft hervor, ob sich nun diese aus Eiern entwickelte oder lebendig zur Welt gebracht wurde. Es liegt hier die Annahme nahe, daß dieses Resultat als Beweis für eine Vererbung erworbener Eigenschaft aufgefaßt werden kann. Jedoch eine gründliche Ueberlegung hat KAMMERER selbst auf die Vermutung gebracht, daß unter dem Einfluß der Belichtung nicht nur in der Haut, sondern auch in den Keimzellen Pigment entstanden und sodann

bei der Embryogenese verwendet worden sein kann. Die nähere Untersuchung ergab jedoch, „daß das Licht im Almkörper zwar fast überallhin durchdringen kann, trotzdem aber an den inneren Organen, im Gegensatz zum äußeren Integument, keinerlei Pigmentbelag hervorgebracht hat“ . . . .

Trotzdem hebt KAMMERER (101) mit lobenswerter Vorsicht hervor, daß diesen Experimenten keine entscheidende Beweiskraft für eine Vererbung erworbener Eigenschaften innewohnt, da es nicht ausgeschlossen ist, daß das Licht „in den Gonaden ein Ferment hervorbringen oder aktivieren kann, etwa eine Tyrosinase, welche dann ihrerseits bei dem sich entwickelnden Organismus Pigment erzeugt“.

Wir gehen jetzt zu einer der wichtigsten Arbeiten von P. KAMMERER über. Es handelt sich hier um Vererbung der erzwungenen Farbveränderungen des Feuersalamanders<sup>1)</sup>. KAMMERER (102) beschreibt zuerst das normale Farbkleid von *Salamandra maculosa* und dessen Ontogenese. Zwei Hauptarten von Pigment sind in der Haut des erwachsenen Feuersalamanders zu finden: 1) das schwarze Pigment (Melanin) tritt bei gesunden Exemplaren als Grundfarbe auf, 2) das gelbe Pigment, welches in mehreren Schattierungen als Chrom-, Orange-, Stroh-, Schwefelgelb in Form von Punkten, Streifen, Flecken usw. auftritt. Neben diesen zwei Hauptarten treten bei manchen Exemplaren noch zwei Farbstoffe auf, ein rotes und ein gelblichweißes Pigment.

Bezüglich der Ontogenese des Farbkleides hat KAMMERER nachgewiesen, daß beide Hauptfarben, Schwarz und Gelb, bereits bei älteren Larven vorhanden sind, in denen ansehnliche Chromatophorenbewegungen vorkommen.

Die Intensität der Entwicklung des schwarzen oder des gelben Pigmentes hängt nach den Untersuchungen von KAMMERER viel von der Farbe der Unterlage ab, auf welcher die Tiere gezüchtet werden. Die Exponierung auf gelbem Boden oder gelber Unterlage hat eine rasche Vermehrung der gelben Chromatophoren und die Ausdehnung der gelben Flecken zur Folge. Auf schwarzem Boden resp. schwarzer Unterlage werden in ähnlicher Weise die schwarzen Chromatophoren beeinflußt, während sich die gelben Chromatophoren kontrahieren. Der Einfluß verschiedener Farben der Unterlage läßt sich durch Zu- resp. Abnahme der gelben Flecken am Tierkörper leicht makroskopisch erkennen. Fig. 288 stellt die Zunahme der gelben Farbe eines auf Lehmerde gezüchteten Salamanders dar. Fig. 289 zeigt, wie die schwarze Farbe bei Züchtung auf schwarzem Boden zunimmt. Auf weißem Boden bleiben Grundfarbe und Zeichnung in Form und Flächenraum konstant, nur geht das Gelbe teilweise in Gelblichweiß über.

Nasse oder trockene Umgebung, verschiedene Erdsorten verändern bis zu einem gewissen Grade Zeichnung resp. Farbnuancen der Haut. Hunger resp. knappe Ernährung vermag die Entwicklung des gelben Pigmentes zu hemmen. In der Haut stattfindende Regenerationsprozesse, wie auch erhöhte Temperatur beschleunigen die farbverändernde Wirkung der äußeren Faktoren.

1) Diese Arbeit enthält auch eine ganze Reihe von anderen biologisch sehr wichtigen Tatsachen aus anderen Gebieten; darauf kann ich hier leider nicht eingehen.



Fig. 288 a.



Fig. 288 b.



Fig. 288 c.



Fig. 288 d.

Fig. 288 a—d. *Salamandra mac. typ.* Aufeinander folgende Stadien der Zunahme der gelben Farbe bei dem auf gelber Lehmerde gezüchteten Tier der P-Generation. Nach KAMMERER.

Nach Feststellung dieser Tatsachen ging KAMMERER daran, Fortpflanzungsversuche anzustellen und fand, daß sowohl diejenigen Farbenveränderungen, welche durch veränderte Bodenfarben, als diejenigen, welche als Folgen der Feuchtigkeitsveränderungen auftraten, sich auf die Nachkommenschaft vererben. Werden die Nachkommen der künstlich veränderten Salamander von neuem der Wirkung derselben Faktoren ausgesetzt, welche auf die Eltern eingewirkt haben, so werden die künstlich bei Eltern erzwungenen Farbenmodifikationen in der zweiten Generation noch verstärkt (Fig. 290); und umgekehrt



Fig. 289 a.



Fig. 289 c.



Fig. 289 d.

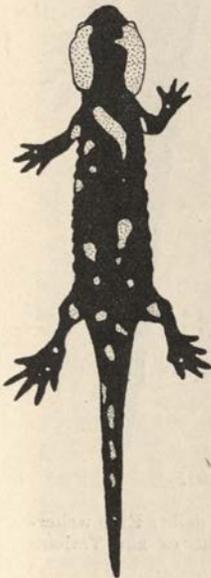


Fig. 289 b.

Fig. 289 a—d. *Salamandra mac. typ.* Aufeinanderfolgende Stadien der Zunahme der schwarzen Farbe bei dem auf schwarzer Erde gezüchteten Salamander der P-Generation. Nach KAMMERER.

erfolgt eine Abschwächung der vererbten von den Eltern erworbenen Eigenschaft, wenn die Nachkommen in unwirksame oder entgegengesetzt wirksame Umgebung versetzt werden (Fig. 291). Wird auch die Enkelgeneration weiter unter den nämlichen Bedingungen, also z. B. auf gelbem Boden gezüchtet, so ist ein weiterer Fortschritt in dieser



Fig. 290.



Fig. 291.

Fig. 290. Nachkomme des in Fig. 288 abgebildeten Tieres auf gelber Erde weitergezogen (erwachsen). Symmetrische Aufteilung der Zeichnung macht es zur Varietas *taeniata*. Nach KAMMERER (102).

Fig. 291. Nachkomme des auf Fig. 288 abgebildeten Tieres auf schwarze Erde übertragen. Nach KAMMERER (102).

Richtung, eine noch größere Intensität der erworbenen Eigenschaft unverkennbar: die Tiere dieser Generation besitzen nicht mehr eigentliche Fleckenreihen, sondern bereits wenig unterbrochene Längsbinden zu beiden Seiten des Rückens, die bald zu gänzlich ununterbrochenen verschmelzen.

Es wäre vielleicht schon eine Uebertreibung, wenn wir auch in diesen Experimenten die sogenannte parallele Induktion auf das Keim-

plasma annehmen wollten. Nach meiner Beurteilung handelt es sich hier lediglich um indirekte Beeinflussung der Keimzellen, d. h. um somatogene Beeinflussung. Theoretisch wäre gewiß recht wahrscheinlich, daß die Einwirkung der oben aufgezählten Faktoren nur die Bedeutung eines aktivierenden Momentes für nicht-manifeste Anlagen hat. Der Feuersalamander muß als Phänotypus aufgefaßt werden und man könnte einwenden, daß hier das Auftauchen reiner Linie durch Einwirkung äußerer Faktoren ausgelöst wurde. Dieser Einwand kann nicht ganz abgelehnt werden, da man mit wirklich reinen Linien nicht arbeiten konnte; immerhin glaubt aber KAMMERER aus besonderen Kontrollversuchen schließen zu können, daß wirklich eine neuerworbene Eigenschaft gewonnen wurde.

Das bedeutsamste Resultat erzielte aber der Verfasser, wie es mir scheint, durch seine Versuche mit Transplantation der Gonaden der Salamander, da diese Versuchsserie meiner Ansicht nach zum ersten Male wirklich die somatische Induktion definitiv beweist. Die Methode ist hier nicht neu. Schon im Jahre 1900 (146, 147) hat W. SCHULTZ nachgewiesen, daß aus ihrem natürlichen Zusammenhange gerissene Keimorgane höherer Tiere nach Verpflanzung auf das andere Geschlecht auch wachsen und Keimzellen produzieren können. Später versuchte derselbe Autor (148) die Eierstöcke auf Tiere zu verpflanzen, die sich durch andere Eigenschaften auszeichnen, ohne indessen in diesen Arbeiten, in denen die Methode bereits angedeutet wurde, positive Resultate zu erzielen. MAGNUS (113) hat Ovarien von einem weißen albinotischen Kaninchen in ein schwarzes Tier, dem die eigenen Eierstöcke extirpiert worden waren, transplantiert. Das operierte schwarze Tier mit dem Eierstock eines weißen wurde mit einem weißen Kaninchen begattet und gebar zwei junge, ein albines und ein schwarzes. Dieses Experiment ist aber nicht rein, da man keine Evidenz hat, ob das gebärende Tier selbst nicht heterozygotisch war.

Die Experimente von GUTHRIE (61), welcher mit derselben Transplantation an Hühnern arbeitete, schienen zu beweisen, daß das Soma des Individuums mit fremden Gonaden seine Eigenschaften dem implantierten Keimplasma zu induzieren vermag. Indessen konnte DAVENPORT (39) diese Experimente bei späterer Wiederholung und gründlicher Nachuntersuchung nicht bestätigen.

Die Experimente von CASTLE und PHILIPS (19), welche auf Transplantation der Ovarien von einem ganz schwarzen Meerschweinchen auf ein Albinomeerschweinchen beruhen, wie auch die Verpflanzungsversuche mit noch anderen verschiedenen Meerschweinchenrassen ergaben in bezug auf die somatische Induktion vollständig negative Resultate, es schien, daß keine Beeinflussung der vererbaren Eigenschaften durch die Verpflanzungsträger stattfindet.

Sehr beachtenswert sind die von KAMMERER an seinem Material vorgenommenen Versuche mit Gonadentransplantation. Zu Ovarientransplantationen wurden folgende Weibchenkategorien verwendet: 1) unregelmäßig gefleckte (forma *typica*) mit Bevorzugung wenig gefleckter und Ausschluß sehr reichlich gefleckter; 2) regelmäßig gestreifte (var. *taeniata*) mit Bevorzugung reich gelber und Ausschluß solcher, deren Längsbinden nicht vollkommen ununterbrochen verlaufen (die gestreifte Naturrasse); 3) regelmäßig gestreifte, deren Eltern noch reich, aber unregelmäßig gefleckt waren, also der forma *typica* ange-

hörten und die ihren Zeichnungsreichtum der induktiven Wirkung gelben Untergrundes verdankten (die gestreifte Kunstrasse).

Der Experimentator hat größte Sorge getragen, bei dem Befruchtungsprozeß Versuchsfehler zu vermeiden. Es ist noch zu bemerken, daß aus technischen Gründen Hodenverpflanzungen undurchführbar waren. Die Kontrollversuche ergaben, daß bei reiner Zucht z. B. der var. *taeniata* nie anders als zur *taeniata* gehörende Individuen erzeugt werden.

Ein Teil von diesen Versuchen verlief in bezug auf die somatische Induktion in ähnlicher Weise negativ wie die oben besprochenen Versuche von CASTLE und PHILIPS, aber ein anderer, beträchtlicher Teil lieferte doch ganz positive Ergebnisse. Ich möchte es bloß durch ein Beispiel illustrieren: „Ein künstlich gezüchtetes, gestreiftes Weibchen mit Eierstock eines gefleckten, befruchtet von geflecktem Männchen, ergab 25 Nachkommen, wovon 14 mit zwei in ihrer Symmetrie etwas gestörten Fleckenreihen, 11 ganz unregelmäßig gefleckt; bei späterem Wurf aus dem Spermavorrat derselben Begattung 31 Nachkommen, wovon 22 mit ziemlich regelmäßiger Fleckendoppelreihe, 9 unregelmäßig gefleckt.“

Bei Besprechung dieser und ähnlicher Versuchsergebnisse hebt KAMMERER hervor: „In diesen Geburten kann die Nachkommenfarbe nirgendswoher so ausgefallen sein, als durch einen Einfluß des abweichend gefärbten Körpers der Tragamme auf das ihr eingesetzte Keimplasma.“

Ich stimme hier KAMMERER bei, daß durch diese Versuchsergebnisse die Möglichkeit somatischer Beeinflussung des Keimplasmas nachgewiesen wurde und es handelt sich bloß um Entscheidung, ob wirklich neue Merkmale dadurch erreicht worden sind. Leider haben wir es hier mit Phänotypen zu tun, so daß man eigentlich nicht von Einfügung neuer Zonen oder von Beseitigung früher vorhandener sprechen darf, sondern vielleicht nur von der Aktivierung gewisser inaktiver Zonen.

Will man aber auch die Versuche von KAMMERER mit größter Vorsicht deuten, so geht doch aus ihnen hervor, daß das Keimplasma von seiten des Somas beeinflußt werden kann, und zwar wenigstens in der Richtung, daß die inaktiven Gene reaktiviert werden können. Mir scheint, daß wir in Beurteilung solcher Versuche zu skrupulös sind und daß sehr viele Autoren die Meinung vertreten, daß die Annahme der somatischen Induktion ein biologisches Unglück bedeutet. So weit möchte ich nicht gehen. Aber auch in diesem Fall könnte die vollständige Unabhängigkeit des Keimplasmas vom Soma nicht mehr aufrecht erhalten werden.

#### c) Vererbungsversuche über Modifikation des Fortpflanzungstypus.

KAMMERER (98) verdanken wir auch eine Serie von Experimenten, welche an verschiedenen Amphibien ausgeführt wurde, und durch welche er den Nachweis lieferte, daß sich bei dieser Tiergruppe der Fortpflanzungstypus künstlich verändern läßt. Die erste Gruppe dieser Versuche bezieht sich auf *Salamandra maculosa* und *atra*. Das erste Tier ist bekanntlich im Freien und unter normalen Bedingungen in Gefangenschaft entweder vivipar und gebiert dann ins Wasser eine Anzahl 23—30 mm langer, vierbeiniger, kurzkiemiger Larven, oder

es ist ovovivipar und legt dann gleichfalls ins Wasser eine gleich große Anzahl von Eiern, aus denen sofort, oder wenige Minuten nach der Ablage, 23—25 mm lange Larven ausschlüpfen. KAMMERER ist es gelungen, unter dem Einfluß mechanischer, thermischer und psychischer Agentien die Oviparität hervorzurufen. *Salamandra atra* ist vivipar und gebiert eine ebenfalls konstante Anzahl von Vollsalamandern. Unter den bereits bei der Schilderung der Versuche an *Salamandra maculosa* erwähnten Bedingungen kann *Salamandra atra* veranlaßt werden, nicht Vollsalamander, sondern Larven zu gebären. Die Versuche von KAMMERER beweisen, daß diese künstlich veränderte Fortpflanzungsweise hereditär ist. Zwar hat SEMON diese Versuchsergebnisse als Beweis gegen die WEISMANNsche Ansicht ins Feld geführt. Doch ist dazu zu bemerken — und das betont ausdrücklich KAMMERER selbst — „daß eine Eventualität einer direkten Beeinflussung des Keimplasmas“ in den von ihm ermittelten Fällen bestehen bleibt.

Dasselbe gilt auch von den vor kurzem veröffentlichten Versuchsergebnissen, in denen KAMMERER künstlich die Fortpflanzungsverhältnisse und die Art der Brutpflege bei *Alytes obstetricans* veränderte und diese Abänderungen in den nächsten Generationen verfolgen konnte, ohne daß die betreffenden Faktoren hier wieder eingzugreifen brauchten. Es gelang KAMMERER, folgende Eigenschaften bei dem Frosch *Alytes obstetricans* künstlich abzuändern: Größe der gezeugten Eier, Termin des Ausschlüpfens aus den Eihüllen, Verlängerung der Periode des Larvenzustandes resp. Verspätung der Metamorphose,

Fig. 292. *Alytes obstetricans* ♂. Männchen aus zweiter Gefangenschaftsgeneration der Normalkultur, befruchtet und aufgeladen.  
Nach KAMMERER (98).



Beschleunigung der Geschlechtsreife und endlich Verhinderung der Brutpflege (unter normalen Verhältnissen werden die aus der weiblichen Kloake vom Männchen herausgezogenen Eier um die Hinterschenkel des Männchens gewickelt [Fig. 292]). Diese Resultate wurden hauptsächlich durch Veränderung der Temperatur und Feuchtigkeit erzielt. Ein ansehnlicher Teil der neuerworbenen Charaktere konnte in der nächsten Generation auch ohne Fortwirkung der Versuchsbedingungen auftreten.

Eine genauere Analyse dieser Versuchsergebnisse führte jedoch KAMMERER zu dem Ergebnis, daß man hier eine direkte Mitbeeinflussung der Keimzellen absolut nicht ausschließen kann. Das ergibt sich in ganz klarer Weise aus der Erwägung derjenigen Versuchsergebnisse KAMMERERS, welche die künstlich hervorgerufene Neotenie betreffen. Unter Neotenie (vgl. p. 523 u. 524) versteht man bekanntlich die Eigentümlichkeit gewisser Tierformen, ihren larvalen Charakter bedeutend länger zu behalten resp. ihre Metamorphose zu verzögern. Entwickeln sich bei verlängertem larvalen Zustande des Tieres seine Geschlechtsdrüsen nicht bis zur Zeugungsfähigkeit, so

spricht man von partieller Neotenie. Wenn dagegen die Metamorphose verzögert wird und das larval gestaltete Tier geschlechtsreif und zeugungsfähig wird, so heißt diese Erscheinung totale Neotenie. Ich habe oben bemerkt, daß es KAMMERER gelang, die Neotenie bei *Alytes* künstlich hervorzurufen. Es waren das jedoch mit einer einzigen Ausnahme Fälle partieller Neotenie. „Zahlreiche, durch welchen Faktor immer an der rechtzeitigen Metamorphose gehinderte *Alytes*-Larven zeugen nach ihrer verspäteten Verwandlung in die Vollkröte untereinander eine Nachkommenschaft, die niemals auch nur eine Spur abnorm langer Postembryonalentwicklung aufweist; eine einzige *Alytes*-Larve hingegen, welche nicht partiell, sondern total neotenisches war, d. h. sich nicht schon vor, sondern erst nach Erlangung der Geschlechtsreife verwandelte, diese *Alytes*-Larve zeugt vor ihrer verspäteten Verwandlung mit einem nicht neotenisches Tiere eine Nachkommenschaft, die samt und sonders zu Riesenlarven ohne rechtzeitigen Verwandlungstrieb heranwächst.“

Es erscheint demnach nicht ausgeschlossen, daß die Uebertragung dieser künstlich veranlaßten Modifikation des Fortpflanzungstypus auf die Nachkommenschaft im Zusammenhang mit Beeinflussung des Keimplasmas steht. Wenn aber gesagt wird, daß es „nicht ausgeschlossen ist“, daß das Keimplasma mitbeeinflusst wird, so muß man beachten, daß wir nur hervorheben wollen, daß das ganze Problem der somatogenen Vererbung durch dieses Experiment noch nicht positiv festgestellt ist. Es läßt sich aber aus diesen Versuchen nicht schließen, daß hier sicher das Keimplasma direkt beeinflusst wurde.

#### d) Die Folgen von Verletzungen als erworbene Eigenschaften.

Die Untersuchung der unmittelbaren und der später erscheinenden Folgen von Verletzungen gehört in bezug auf ihre Vererbbarkeit zu derjenigen Versuchskategorie, welche am leichtesten durchführbar erschien, und deshalb gründen sich auf dieser Versuchsgruppe zahlreiche Argumentationen, durch welche man das Problem der Heredität zu entscheiden versuchte.

Die ältesten diesbezüglichen Versuche beruhten auf Verstümmelungen, welche besonders an höheren Tieren, an Mäusen, Ratten, Schafen, Hunden usw., eventuell an ganzen Reihen von Generationen durchgeführt wurden, da man sehen wollte, ob die hier künstlich hervorgerufenen Defekte in späteren Generationen spontan auftreten werden. Die Resultate waren stets negativ und man wollte bekanntlich daraus den Schluß ziehen, daß sich die auf dem Wege der mechanischen Verletzungen erworbenen Eigenschaften nicht vererben.

Aber diese Methode des Experimentierens ist absolut nicht rationell. SEMON (153, p. 51) hat vollkommen recht, wenn er behauptet, daß für unser Problem einzig und allein bedeutsam ist, „ob sich unter günstigen Umständen eine Vererbung von bei der Elterngeneration erfolgten und bereits bei ihr durch bestimmte Reaktionen oder eine Aenderung ihrer Reaktionsfähigkeit manifestierten Reiz- bzw. Erregungswirkungen nachweisen läßt. Ist nun aber ein traumatischer Defekt oder eine traumatische Deformation eine Reaktion auf einen Reiz? Selbstverständlich ist er das nicht. Eine Reaktion ist die aktive Antwort des Organismus auf den Eingriff; ein traumatischer Defekt aber ist eine Folge des Eingriffes, bei der sich der Organismus, soweit es sich z. B. um das daraus resultierende Fehlen dieses Gliedes

handelt, durchaus passiv verhält. Ein traumatischer Defekt bedingt zwar eine Veränderung des Organismus, aber dies ist keine reaktive Veränderung, die bei einer in die Tiefe gehenden Auffassung unseres Problems allein in Frage kommt.“

Ich glaube, daß die hier zitierten Worte von SEMON am besten charakterisieren, warum die Experimente mit künstlicher Hervorrufung der Verstümmelungen ohne größere Bedeutung für unser Problem geblieben sind. Anders liegt die Sache aber mit den Reaktionen auf gewisse mechanische Verletzungen, welche im Organismus als reaktive Antwort auf Verletzung entstehen.

Zu dieser Kategorie der Erscheinungen könnten die Resultate der BROWN-SÉCQUARDSchen (14, 15) Versuche gerechnet werden, welche mit Meerschweinchen angestellt wurden. Durch Verletzungen an somatischen Geweben, Durchschneidung des N. ischiadicus, des Halssympathicus, durch Entfernung der Cervicalganglien, Verletzung des Corpus restiforme usw. hat der genannte Forscher gewisse, oft tiefgreifende Veränderungen besonders in dem physiologischen Zustand der Tiere hervorgerufen. Epilepsie, teilweiser Schluß der Augenlider, Exophthalmie, Hämatome, trockene Gangrän der Ohren und verschiedene krankhafte Zustände der Haut und der Haare waren durch diese Operationseingriffe hervorgerufen. Diese künstlich veranlaßten Veränderungen können sich von den Eltern auf die Nachkommenschaft vererben; es tritt also z. B. in der Tochtergeneration die Epilepsie auf, ohne daß die Tiere dieser Generation operiert worden wären. Die hereditäre Übertragung anderer Veränderungen wurde von dem französischen Physiologen ebenfalls nachgewiesen.

Die Versuchsergebnisse von BROWN-SÉCQUARD wurden von den Biologen und Pathologen mehrfach nachgeprüft und besprochen. Ich verweise hier auf das Sammelreferat von E. HÄHNLE (66), welcher die betreffende Literatur bespricht. Hier möchte ich mich nur auf die Bemerkung beschränken, daß manche Autoren, wie WEISMANN, diesen Versuchsergebnissen eine ganz andere, meiner Ansicht nach unwahrscheinliche, Deutung geben wollen, während andere Forscher auf Grund der negativen Resultate ihrer Nachprüfungsversuche die Befunde von BROWN-SÉCQUARD einfach in Abrede stellen. Es fehlt aber auch nicht an Versuchen, die die BROWN-SÉCQUARDSchen Resultate bezüglich der Vererbung von Epilepsie bestätigen. So glaubt OBERSTEINER, daß unter geeigneten Verhältnissen auch erworbene pathologische Zustände auf die Tochtergeneration übertragen werden können.

Neuerlich wurden von MACIESZA und WRZOSEK (110—112) die BROWN-SÉCQUARDSchen Versuche über Epilepsievererbung nachgeprüft; das Resultat war insofern ein negatives, als die Autoren typische Epilepsieanfälle bei den Nachkommen der operierten Eltern nicht beobachteten, sondern nur pseudoepileptische Anfälle, die man vielleicht als Epilepsie mit Nachlassen der Intensität betrachten könnte. Es muß aber bemerkt werden, daß bei den nicht operierten Kontrolltieren gelegentlich, und zwar ziemlich oft, auch solche Anfälle auftraten. WRZOSEK und MACIESZA haben aber insofern positive Resultate erhalten, daß sie eine gewisse Steigerung der Disposition für Epilepsie bei den Nachkommen der operierten Tiere feststellen. Die Epilepsie trat eventuell früher auf und war leichter hervorzurufen als bei Nachkommen nicht operierter Tiere.

Allerdings ist hier aber zu diesen letzterwähnten Versuchen zu bemerken, daß selbstverständlich nicht mit reinen Linien gearbeitet werden konnte; da auch bei normalen Tieren diese physiologische Eigenschaft bei vielen Exemplaren konstatiert wurde, so ist auch in anbetracht der Kontrollversuche anzunehmen, daß es sich hier nicht um eine neue, durch die Operation erworbene Eigenschaft handelt, sondern daß der Operation bloß die Bedeutung der Auslösung einer dem Phänotypus inhärenten Eigenschaft zukommt.

Ich verzichte auf die Aufzählung der langen Reihe von Experimenten, welche von verschiedenen Autoren angestellt wurden, jedoch stets negative Resultate ergaben, und ich möchte hier nur kurz über die Resultate von KAMMERER berichten, welche bisher in einer größeren Publikation noch nicht veröffentlicht wurden. Jahrelang hat KAMMERER bei vielen aufeinander folgenden Generationen der Tunicate *Ascidia intestinalis* die Siphone abgeschnitten. Als Reaktion auf diese Verstümmelung trat eine Hyperregeneration, d. i. die regenerative Herstellung eines Siphons von enormer Länge, ein. Das Wichtigste ist nun, daß die Nachkommen solcher Individuen, die nach der Operation besonders lange Siphonen ausgebildet haben, ebenfalls solche Siphonen bilden, und zwar spontan ohne Operation.

Wenn sich in weiteren Untersuchungen von KAMMERER diese Erscheinung bestätigen sollte (die definitive Arbeit ist bisher nicht erschienen), so hätten wir hier einen Fall der Vererbung eines durch mechanische Verstümmelung veranlaßten quantitativ neuen Merkmales. Wichtig wäre jedoch, zu wissen, wie sich in konstanter Variation die Längen der Siphonen bei nicht operierten Kontrolltieren verhalten.

e) **Zusammenfassung der Bemerkungen über Vererbung erworbener Eigenschaften.**

Ueberblickt man die in der bisherigen Literatur angegebenen Fälle der Vererbung erworbener Eigenschaften und erwägt man die ihnen von verschiedenen Autoren gegebenen Deutungen, so gelangt man zu der Ueberzeugung, daß heutzutage der Streit sich eigentlich nur noch auf einen beschränkten Kreis von Erscheinungen erstreckt. Alle Autoren stimmen heute darin überein, daß die sog. blastogenen Eigenschaften vererbbar sind.

Das nehmen E. STANDFUSS, E. FISCHER, LINDEN, SEMON, WEISMANN, ROUX u. a. an. Strittig bleiben dagegen weiter diejenigen Fälle, in welchen man wirklich glauben könnte, daß der transmutierende Reiz derart lokalisiert war, daß davon die Propagationselemente, resp. deren Mutterzellen nicht betroffen wurden. Manche Autoren, wie z. B. SEMON, wollen die Trennung zwischen dem Keimplasma und den somatischen Elementen nicht anerkennen, resp. sind der Meinung, daß die Reize, welche die Veränderung des Somas herbeiführen, durch Vermittelung des letzteren auch das Keimplasma entsprechend modifizieren.

Unzählige tatsächlich festgestellte Fälle bestätigen, daß die äußere Welt das Keimplasma direkt beeinflussen kann. Sehr viele Experimente, welche als Beweise der Beeinflussung des Keimplasmas durch das Soma angeführt wurden, können nicht als eindeutig anerkannt werden, man kann nicht behaupten, daß sie von dem Einwand der paralle-

len Induktion frei wären. Ich möchte nicht mißverstanden werden: es wäre nämlich wenigstens übertrieben und gewiß recht riskant, mit Entschiedenheit zu behaupten, daß z. B. KAMMERERS Versuche mit der Modifikation des Fortpflanzungstypus sicher auf direkte Beeinflussung des Keimplasmas durch äußere Faktoren zurückzuführen sind; andererseits aber fehlt jede Gewähr, daß dies Moment der direkten Keimplasmabeeinflussung nicht im Spiele ist und daß das Soma resp. nur das Soma die Keimanlagen verändert hat.

Aber in den neuen Versuchen von KAMMERER (102), besonders in seinen oben (P. 936) besprochenen Verpflanzungsexperimenten scheint mir doch der Beweis vorzuliegen, daß auch ohne parallele Induktion die Beeinflussung des Keimplasmas durch das Soma wenigstens in bezug auf die Aktivierung nicht manifest auftretender Gene möglich ist.

Eine Bemerkung sei mir noch gestattet: Die bisherigen Versuchsergebnisse operieren fast alle nicht mit qualitativ neuen, sondern mit quantitativen Modifikationen. Dieser Umstand wie auch der Mangel an Versuchen mit reinen isolierten Linien werden wahrscheinlich in künftigen Forschungen ihre Berücksichtigung finden.

#### 4. Vererbungstypen und Vererbungsregeln.

Nachdem wir im vorigen Kapitel die erblichen Merkmale, Charaktere und Eigentümlichkeiten kennen gelernt haben, können wir jetzt zur Besprechung der verschiedenen Vererbungstypen schreiten.

Wie, das heißt, mit welcher Intensität und nach welchem Typus ein morphologisches Merkmal oder eine physiologische Eigentümlichkeit sich auf die Nachkommenschaft vererbt, hängt in erster Linie davon ab, wie der Organismus gezeugt wurde. Sowohl die Intensität der Vererbung wie ihr Mechanismus verhält sich verschieden bei der vegetativen und bei der geschlechtlichen Fortpflanzung, deshalb werde ich die Vererbung bei diesen beiden Fortpflanzungstypen gesondert behandeln.

##### a) Vererbung bei der vegetativen Fortpflanzung.

Gleich in dem ersten Kapitel der Zeugungsphysiologie haben wir uns mit diesem Fortpflanzungsmodus befaßt und wissen bereits, daß die Organismen sich durch Teilung oder Knospung vermehren können. Es drängt sich die Frage auf, ob wir das Wiederauftreten der elterlichen Merkmale in den so gezeugten Deszendenten auf die Vererbungserscheinung zurückzuführen berechtigt sind. Es wurde von mancher Seite behauptet, daß das vegetativ erzeugte Individuum eigentlich keine neugeschaffene Generation darstellt, sondern nur eine Fortsetzung der Individualität des zeugenden Organismus repräsentiert. In treffender Weise hat jedoch bereits WEISMANN die Sache beurteilt. Wenn wir uns z. B. den Fortpflanzungstypus eines Trompetentierchens vergegenwärtigen, welches sich durch Teilung vegetativ fortpflanzt, so kommt man zu der Ueberzeugung, daß hier nicht nur ein Fortbestehen der bisher existierenden und ausgestalteten lebendigen Materie vorliegt, die sich etwa bloß in zwei Zellen geteilt hat, sondern daß dabei Neubildungsphänomene stattfinden, welche selbstverständlich entweder ein dem elterlichen Organismus ähnliches oder unähnliches Tier zu gestalten vermögen. Ganz mit Recht hebt also WEISMANN (183) hervor: „Wir stehen vor dem ersten Rätsel der Vererbung.“

Bei den primitivsten organisierten Lebewesen, wie die Bakterien sie darstellen, finden wir bekanntlich fast immer die vegetative Vererbung. Ob man die Bakterien mit den cellulär strukturierten Organismen analogisieren soll, oder, wie neuerdings von V. RŮŽÍČKA (143 a) in einigen seiner Mitteilungen angegeben wurde, als Gebilde betrachten muß, welche den Kernen der Zellen entsprechen, möchte ich dahingestellt sein lassen, denn das gehört eigentlich nicht unmittelbar zu unserem Thema; obschon gegen diese Auffassung RŮŽÍČKAS sich manche Bedenken erheben lassen, so stimme ich mit ihm vollkommen darin überein, daß, obschon die Fortpflanzung bei Bakterien sich auf ungeschlechtlichem Wege vollzieht, dennoch auch hier das Vererbungsproblem ungefähr in derselben Form besteht, wie bei anderen Organismen. Besonders deutlich tritt es, wie das V. RŮŽÍČKA hervorhebt, bei den sporenbildenden Bakterien hervor. Bekanntlich bildet sich bei gewissen Bakteriengruppen ein indifferentes Ruhestadium (die Spore) aus, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung der neuen Generation darstellt. „Das erwachsene Bakterium ist der Spore völlig unähnlich. Die aus der Spore hervorgegangene Generation kann entweder die Merkmale der Mutterbakterie aufweisen, oder aber von ihnen abweichen.“ Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei den Neubildungsprozessen, welche dabei stattfinden, Vererbungsprinzipien eine sehr wichtige Rolle spielen. Bei der Fortpflanzung der Bakterien, welche bekanntlich oft sehr rasch zahlreiche aufeinander folgende Generationen produzieren, kann man sich überzeugen, daß die Uebertragung der elterlichen Merkmale auf die Deszendenten bei vegetativer Fortpflanzung der Generationen sehr genau ist, so daß nur unbedeutende Abweichungen stattfinden.

Dieselbe Erscheinung wurde bei vegetativer Fortpflanzung der Protozoen von WALLENGREN und JENNINGS in seinen Arbeiten über Protozoen konstatiert. Der erste von den genannten Autoren hat nachgewiesen, daß bei Vermehrung durch Teilung der hypotrichen Infusorien der elterliche Organismus nicht nur unter die Tochterzellen geteilt wird, sondern daß der Teilung eine vollständige Reorganisation der Teilungsderivate nachfolgt.

JENNINGS (88) hat bei *Paramecium caudatum* nachgewiesen, daß dieselben Merkmale, die sich bei höher organisierten Tieren als unvererbbar erweisen, sich auch bei Protozoen nicht vererben. So hat z. B. JENNINGS durch schöne Experimente nachgewiesen, daß die durch Verstümmelungen mechanisch beigebrachten Defekte sich in der Regel nicht vererben. Neuentstandene, angeborene Merkmale können sich dagegen auf die Nachkommenschaft übertragen.

Die Vererbung bei der vegetativen Fortpflanzung der Metazoen wurde eigentlich methodisch sehr wenig untersucht. Auf diesem Gebiete sind nur die Arbeiten von HANEL (66a) und STOLC (169) zu nennen. Die erstgenannte Verfasserin hat nachgewiesen, daß die Anzahl der Tentakel bei *Hydra* sich bei vegetativer Vermehrung nicht immer vererbt; auf Grund ihrer Experimente ist STOLC mit der Süßwasserannulate *Aelosoma*, bei dem die Heredität der durch mechanische Abtrennung veränderten Anzahl der Borstensegmente geprüft wurde, zu folgendem summarischen Endergebnis gelangt: „Die durch einen einzelnen, also nicht wiederholten mechanischen Eingriff oder durch einen nicht wiederholten Einfluß des Mediums erworbenen Eigenschaften werden bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung nicht vererbt.“

In neuerer Zeit hat CHILD (25—28) eine Anzahl von Arbeiten hauptsächlich an Würmermaterial ausgeführt, in welchem auch die Vererbungsverhältnisse bei asexueller Reproduktion berücksichtigt wurden. Auf Grund seiner Studien kommt CHILD zu dem Ergebnis, daß die vegetative Erzeugung einer neuen Generation durch Isolation (vgl. P. 463) eines Organismusteiles aus dem korrelativen Zusammenhang der Teile ausgelöst wird, und zwar sowohl in dem Fall der physiologischen Isolation (Autotomie, Autolazeration usw.), als auch im Falle der physikalischen Abtrennung eines gewissen Organismusteiles, welche gewöhnlich die Regeneration zur Folge hat. In der Zusammensetzung des Organismus unterscheidet er die dominierenden und die subordinaten Parteien. Die sog. niederen Organismen, z. B. die Hydroidpolypen, verhalten sich bei der Isolation so, daß fast jeder dominierende Teil die übrigen dominierenden nach der Isolation zu erzeugen vermag. Komplizierter sind die Verhältnisse bei etwas mehr differenzierten Organismen (Würmer), bei denen besonders gewisse Organismuspatrien (subordinate Teile) geringere Befähigung zur Reproduktion aufweisen. Bei der Isolation der subordinaten Teile aus dem korrelativen Zusammenhang mit den dominierenden Segmenten kann jedoch oft das Ganze wiederhergestellt werden. Für das Vererbungsproblem ist von Belang, daß dieses Herstellen nicht durch Restitution des fehlenden Teiles zustande kommt, sondern daß die vollständige Neubildung der neuen Individualität aus dem Material des subordinaten Teiles und zwar oft durch Entdifferenzierung erfolgt. In seiner Analyse weist CHILD mehrmals auf die nahe Verwandtschaft der Vererbungserscheinungen mit den Regulationsvorgängen hin.

Die bisher besprochenen Untersuchungen über Vererbung bei vegetativer Fortpflanzung sind noch nicht abgeschlossen und haben mehr einen fragmentarischen Charakter und dürften wahrscheinlich erst in künftigen Forschungen erweitert werden.

#### b) Pfropfhybride.

Mit dem Problem der Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung steht die sogenannte Pfropfhybridenfrage in Zusammenhang. Bekanntlich können einer Pflanze die vegetativen Parteien einer anderen aufgepfropft werden. Es drängt sich nun die Frage auf, was für Merkmale diejenigen Organismen zur Schau tragen werden, welche auf vegetativem Wege aus beiden zusammengepfropften Pflanzen entstanden sind, und zwar aus denjenigen adventiven Sprossen, welche an der Stelle des Zusammenwachsens beider Organismen sich entwickelt haben. Seit Jahren erhält sich in der Botanik die Annahme, daß das sogenannte *Laburnum Adami* (*Cytisus Adami* HORT., Fig. 293), welches in bestimmten Teilen der Pflanze die Merkmale von *Laburnum vulgare*, in anderen die Merkmale von *Cytisus purpureus* zeigt, als Pfropfbastard entstanden ist. Trotz zahlreicher Bemühungen ist es indessen noch nicht gelungen, diesen Pfropfbastard noch einmal experimentell zu erzeugen. Und es wäre doch sehr wichtig, wenn man sich überzeugen könnte, nach welchen Regeln die Uebertragung der elterlichen Merkmale auf die so gezeugte Nachkommenschaft erfolgt.

Von prinzipieller Bedeutung sind die von H. WINKLER (185—189) veröffentlichten Mitteilungen, welche das Problem der vegetativen Bastarde bedeutend gefördert haben. H. WINKLER verwendete zu



Fig. 293. *Laburnum Adami* (*Cytisus Adami*) mit Rückschlagszweigen in seine beiden Stammformen: *Laburnum vulgare* (links) und *Cytisus purpureus* (rechts). Nach STRASBURGER.

seinen Versuchen *Solanum nigrum* (Fig. 294) und *Solanum lycopersicum* (Fig. 295). Der Gipfelsproß von *Solanum nigrum* wurde in einen Keimling von *Solanum lycopersicum* keilförmig eingepropft. Fig. 296 illustriert die Operationsmethode von WINKLER. Der punktierte Teil entspricht dem Nachtschattenorganismus (*Sol. nigrum*), der helle der Tomate (*Sol. lycopersicum*), auf welche der Nachtschatten aufgepropft wurde. Nach einiger Zeit wurde das Versuchsobjekt derart dekapiert, daß die apikale Schnittfläche zum Teil aus dem Gewebe von *Sol. nigrum*, zum Teil wieder aus dem Gewebe von *S. lycopersicum* bestand. Die adventiven Sprossen, welche aus jener Gegend hervorgegangen waren, in welcher die artfremden Gewebe aneinander grenzten, wurden abgehoben, isoliert und zur Bewurzelung gebracht.



Fig. 294.

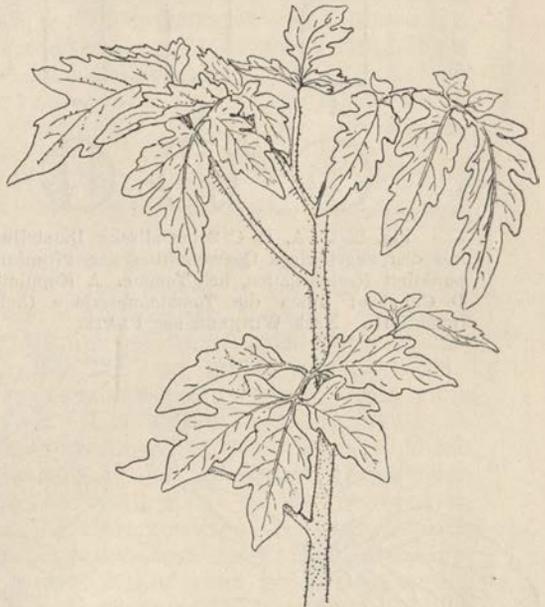
Fig. 294. *Solanum nigrum*. Nach WINKLER.

Fig. 295.

Fig. 295. *Solanum lycopersicum*. Nach WINKLER.

Unter den Pflanzen, welche aus dieser Anlage hervorgingen, erwies sich ein Teil als reines *Sol. nigrum* (Fig. 294), ein anderer Teil als *Sol. lycopersicum*, ein Teil konnte als Chimäre (Fig. 296 D) bezeichnet werden, da die Pflanzen stellenweise dem einen, stellenweise dem anderen Stammorganismus entsprachen. Ein Exemplar aber trug die Merkmale beider Stammorganismen zusammen zur Schau. Der Pfropfbastard wurde von WINKLER *Solanum tubingense* genannt. In Fig. 297 ist *Sol. tubingense* abgebildet. Wir sehen auf den ersten Blick, daß der letzterwähnte Organismus hinsichtlich seiner morphologischen Merkmale einen Mischling der beiden Stammformen (vgl. Fig. 294 u. 295) darstellt. Man fand ferner, daß auch andere Kombinationen der elterlichen Merkmale in den vegetativen Deszendenten auftreten können. WINKLER hat in seinen späteren Mitteilungen

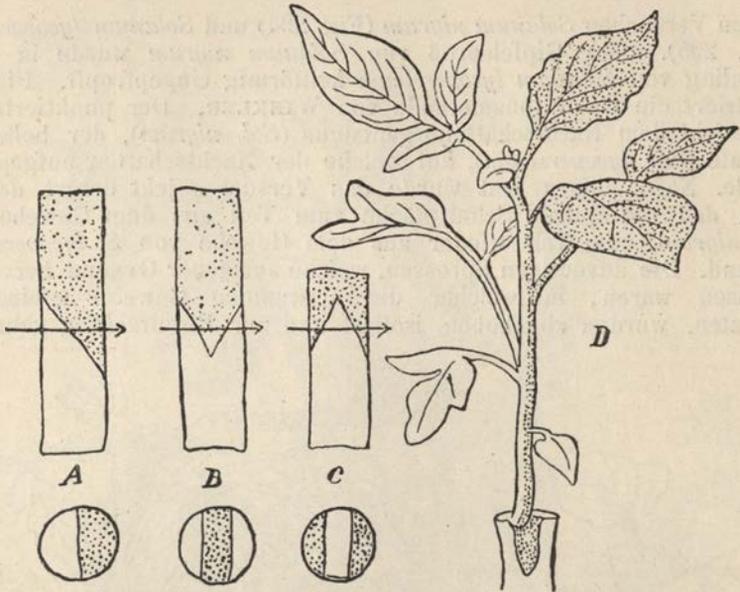


Fig. 296. A, B, C Schematische Darstellung verschiedener Arten von Pfropfung mit den zugehörigen Querschnitten der Pfropfstellen in der Richtung der Pfeile; punktiert Nachtschatten, hell Tomate. A Kopulation, B Keilpfropfung, C Sattelpfropfung. D Chimäre: unten die Tomatenunterlage (hell) mit eingesetztem Nachtschattenkeil (punktiert). Nach WINKLER aus PLATE.



Fig. 297. *Solanum tuberosum*.  
Nach WINKLER.



Fig. 298. *Solanum Darwinianum*. Nach WINKLER.

auch andere Typen vom Charakter der Pfropfbastarde gewonnen, die er *Sol. proteus*, *Darwinianum* (Fig. 298), *Kohlreuterianum*, *Gaertnerianum* benannte. Alle diese neuen Bastardformen bilden wohlcharakterisierte und wesentlich voneinander verschiedene Uebergangsformen zwischen den beiden Stammarten *Sol. nigrum* und *Sol. lycopersicum*. Es war charakteristisch, daß die von WINKLER gewonnenen Bastarde bei weiterer Kultur spontane Rückschläge gegen einen von den elterlichen Organismen aufwiesen; bei *Sol. tubingense* konnte WINKLER die Rückschläge stets gegen *Sol. nigrum* konstatieren. Dieser Umstand ist noch aus einem anderen Grund von Bedeutung: H. WINKLER berichtet nämlich in seiner unlängst veröffentlichten neuen Mitteilung über „die Nachkommenschaft der *Solanum*-Pfropfbastarde“, daß 3 Pfropfbastarde zwischen *Sol. nigrum* und *Sol. lycopersicum* sich bei Selbstbestäubung als fruchtbar erwiesen. Die Untersuchung der daraus entstandenen Deszendenten ergab, daß die Nachkommenschaft der Pfropfbastarde von *Solanum* „in allen Individuen rein zu demjenigen Elter zurückschlägt, dem der Pfropfbastard in seinen morphologischen Eigenschaften am nächsten steht, und zu dem auch vegetative Rückschläge spontan auftreten“ (WINKLER, 187, p. 12).

Es drängt sich ferner die äußerst wichtige Frage nach der Ontogenese der von WINKLER beschriebenen vegetativen Bastarde auf. Am nächsten lag die Vermutung, ob die vegetativen, an der Verwachsungsstelle aneinander grenzenden Elemente nicht einer Verschmelzung unterliegen, welche etwa den sexuellen Vorgängen in gewisser Weise analog sein könnte. Wie bei den sexuellen Prozessen müßte man auch hier eine Karyogamie der betreffenden Elemente erwarten. Wäre dies tatsächlich der Fall, so müßte man eine entsprechende Zunahme der Chromosomenanzahl in den Zellelementen des Bastardorganismus feststellen. Um diesem Problem näher zu treten, stellte WINKLER Untersuchungen an, in denen es sich darum handelte, die Zahl der Chromosomen in den elterlichen Organismen und in den Pfropfbastardzellen zu bestimmen. In den vegetativen Zellen des *Sol. nigrum* wurden 72 Chromosomen, in den ebenfalls somatischen Elementen von *Sol. lycopersicum* 24 Chromosomen gefunden. Es ist nun klar, daß in dem Falle, wenn der WINKLERSche Pfropfbastard aus dem durch Verschmelzung der somatischen Zellen entstandenen Elemente seinen Ausgangspunkt nimmt, und wenn kein Reduktionsvorgang in diesem Prozeß stattgefunden hat, man in den vegetativen Zellen der Pfropfbastarde ( $24 + 72 =$ ) 96 Chromosomen erwarten muß. Indessen fand WINKLER auf Grund eines eingehenden Studiums der Mikrosporenentwicklung in den Keimzellen von *Sol. tubingense*, *Darwinianum* und *Gaertnerianum* nur 36 Chromosomen, in denen von *Sol. proteus* und *Kohlreuterianum* sogar nur 12. Es ist also einleuchtend, daß die Bastarde zu der elterlichen Chromosomenzahl zurückkehren, und zwar wieder zu demjenigen von den Eltern, dem sie näher stehen und zu dem auch vegetative Rückschläge spontan auftreten.

Der Verschmelzungsprozeß der Kerne vegetativer Zellen ist jedoch auf Grund dieser Untersuchungsergebnisse nicht ausgeschlossen; solange noch somatische Zellen der Pfropfbastarde nicht untersucht sind, kann die Frage nach der Genese dieser Organismen nicht entschieden werden.

Es soll noch erwähnt werden, daß neuerdings STRASBURGER (173) dasselbe Material nach der von WINKLER angegebenen Pfropfungsmethode cytologisch mit besonderer Beachtung der Verwachsungsstelle zwischen den beiden Pflanzen untersucht hat, um zu entscheiden, ob sich nicht ein „Uebertritt von Kernen aus dem Gewebe der einen Pflanze in die der anderen“ finden läßt. Seine Untersuchung ergab in dieser Beziehung ein negatives Resultat. STRASBURGER glaubt nicht, daß die von WINKLER beschriebenen vegetativen Bastarde wirklich der Verschmelzung der somatischen Zellen ihre Entstehung verdanken, sondern hält alle von WINKLER beschriebenen Mischlinge „für mehr oder weniger komplizierte Chimären“<sup>1)</sup>. Diese Anschauung stimmt auch mit den Resultaten von BAUR (8b) über sogenannte Periklinalchimären bei *Pelargonium* sehr gut überein.

In den besprochenen Fällen der Pfropfbastarde haben wir es mit der Einpfropfung von verschiedenen Arten zu tun gehabt. Außer diesen Chimären- resp. Verschmelzungsbastarden wird noch in der botanischen Literatur von sogenannten Modifikationspfropfbastarden gesprochen. Als solche werden die Gebilde aufgefaßt, in welchen das aufgesetzte Reis durch den direkten Einfluß der Unterlage oder diese durch jenes in seinen spezifischen Eigenschaften dauernd verändert wird, so daß ein neuer Biotypus entsteht (WINKLER, 190). Wir sprechen also von Modifikationspfropfbastarden, wenn gewisse Modifikationen entweder im Reis oder in der Unterlage ausschließlich durch die Pfropfung erreicht wurden. WINKLER gibt dazu folgendes Beispiel: „Wenn z. B. zwei absolut kahle Spezies aufeinander gepfropft würden, und das Reis würde dauernd zur Bildung von Haaren veranlaßt, ohne daß dieser Erfolg auf irgendeinem anderen Wege als eben durch die Pfropfung auf dieser Unterlage zu erreichen wäre, so müßten wir in der behaarten Form einen Modifikationsbastard erblicken, wenn es sich auch um das Auftreten einer Eigenschaft handelt, die bei keinem der Eltern vorhanden war.“

WINKLER (190) verdanken wir eine erschöpfende Monographie, in welcher er die ganze recht zerstreute Literatur dieses Problems kritisch zusammenstellt und auch alle Möglichkeiten der eventuellen Beeinflussung des einen Pfropfsymbionten durch den anderen wie auch die Beeinflussung der Nachkommenschaft des einen Pfropfsymbionten durch den anderen erörtert. Es kommen hier die indirekten und direkten Aenderungen in Frage. Als vermittelte oder indirekte sind die Ernährungsverhältnisse zu verstehen, welche nicht nur die Unterlage, sondern auch das Reis zu beeinflussen vermögen. Alle übrigen sind direkt, da sie gleichzeitig auf die beiden Komponenten einwirken können.

Eine gründliche Untersuchung aller bisher bekannten Tatsachen ergab „als Gesamtergebnis die Feststellung, daß bisher kein einziger Fall bekannt geworden ist, der es bewiese oder auch nur wahrscheinlich machte, daß bei der Pfropfsymbiose der eine Partner in seinen spezifischen Eigenschaften durch den Einfluß des anderen selbst oder in seiner Nachkommenschaft auch nur im geringsten verändert wird. Und es muß als sehr wahrscheinlich angesehen werden, daß eine solche direkte spezifische Beeinflussung durch die Pfropfung überhaupt

1) STRASBURGER stellt in dieser Arbeit die Hypothese von den „Hyperchimären“ auf. Ich kann hier darauf nicht näher eingehen und verweise in dieser Hinsicht auf die Originalarbeit.

nicht erzielbar ist. Mit anderen Worten: Modifikations- oder Beeinflussungspfpfropfbastarde sind faktisch unmöglich.“

Was nun die Tierwelt anbelangt, so wurden mehrmals solche Pfpfropfungen besonders oft an embryonalen Organismen ausgeführt. MORGAN (117) war der erste, welcher eine einheitliche Individualität aus zwei Blastulen von Echiniden durch Transplantation erzeugt hat. DRIESCH (43) hat bei Echinidenembryonen ebenfalls die Pfpfropfung von zwei gleichartigen Blastulakeimen beobachtet, GARBOWSKI (53) gelang es, die Bruchstücke von zwei in Furchung begriffenen Keimen der Echiniden zusammenzukitten, und führte diese Transplantation in so geschickter Weise aus, daß man die Entwicklung der beiden zusammengesetzten Keime sehr gut verfolgen konnte, da der eine von den Keimen vor dem operativen Eingriff intravital gefärbt wurde. Die Versuche von DRIESCH, von MORGAN und GARBOWSKI und die neuesten Untersuchungen von GOLDFARB (57) ergeben, daß sich bei dieser Transplantation sehr oft ein einheitliches Ganze, eine gleichmäßig geformte Individualität erreichen läßt. In vielen Fällen behalten die einzelnen Keime, wie besonders DRIESCH nachgewiesen hat, eine größere oder geringere Selbständigkeit, nirgends konnte jedoch nachgewiesen werden, daß diese Propfbastarde gewisse neue Charaktere durch Pfpfropfung gewinnen.

Dasselbe Resultat haben die aus anderen Gründen recht erfolgreichen und sehr elegant ausgeführten Versuche von HARRISON (67) ergeben, welcher in späteren Stadien Pfpfropfoperationen an Amphibienkeimen durchführte. Fig. 299 zeigt Embryonen, welche im vorderen Teil aus *Rana palustris*, im hinteren aus *Rana sylvatica* zusammengesetzt sind, Fig. 300 zeigt ähnliche aus *Rana pipiens* (vorn) und *R. palustris* (hinten) zusammengesetzte Bildungen. Aber eine sicher feststellbare Beeinflussung dieser beiden Komponenten läßt sich nicht nachweisen.

Allerdings muß ich hervorheben, daß diesbezügliche Versuche an tierischem Material noch recht spärlich sind und daß auf diesem Gebiete noch sicher neue Resultate zu erwarten sind.

### c) Vererbung bei sexueller Fortpflanzung.

#### α) Aufgaben der Forschung.

Die Vererbung wurde gründlich bei denjenigen Tieren untersucht, welche sich auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen. Die Regeln, nach welchen sich die Vererbung äußert, sollen das Verhältnis derjenigen Merkmale, die bei den Nachkommen wahrnehmbar sind, zu denjenigen, welche bei den Eltern resp. noch früheren Vorfahren konstatiert wurden, bestimmen. Es handelt sich demnach darum, den Anteil nachzuweisen, welchen bei dem Prozeß der Uebertragung seiner Charaktere jeder von den Erzeugern der neuen Generation ausübt.

Es drängt sich nun eine der wichtigsten Fragen in der Vererbungslehre auf, ob überhaupt Regeln vorhanden sind, welche den Anteil der beiden den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Deszendenzgeneration bildenden Organismen an dem Komplex seiner Charaktere bestimmen.

Die Organisation der Nachkommenschaft steht in manchen Fällen in der Mitte zwischen der Organisation ihrer beiden Eltern, so daß

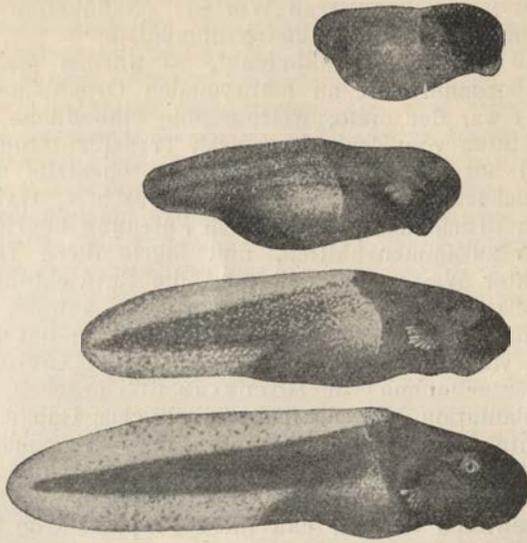


Fig. 299. Zusammengesetzte Embryonen; vorn *Rana sylvatica*, hinten *R. palustris*, in verschiedenen Altersstadien. Nach HARRISON aus GOLDSCHMIDT.

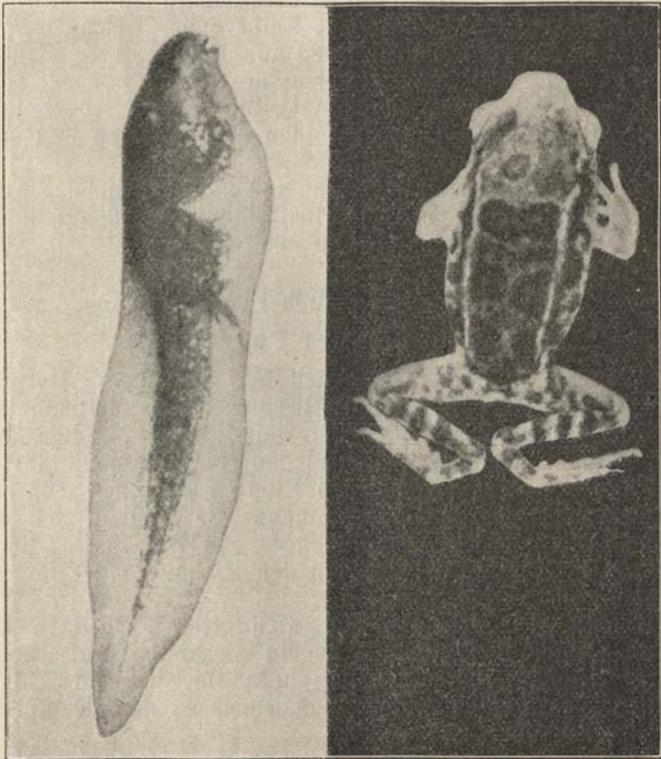


Fig. 300. Künstlicher Doppelfrosch aus vorn *Rana pipiens*, hinten *R. palustris*. Links als Kaulquappe, rechts als Frosch. Nach HARRISON aus GOLDSCHMIDT.

das untersuchte Merkmal gewissermaßen einen Durchschnitt zwischen den betreffenden Merkmalen der Eltern bildet. In anderen Fällen ist die Prävalenz des einen oder des anderen von den Eltern nachweisbar, oder es tritt sogar der reine Typus eines der Eltern auf. Es kommen wieder andere Fälle vor, in denen ein gewisses Mosaik der elterlichen Charaktere sich manifestiert. Es treten also die Merkmale des Vaters auf, und nebenbei äußert sich ein entsprechendes und doch differentes Merkmal des anderen elterlichen Teiles. Beide treten in unbeeinträchtiger Intensität nebeneinander auf und sind nur topographisch territoriell voneinander abgegrenzt.

Aber durch die Erforschung des Anteils der beiden Eltern an der Organisation der Nachkommen ist die Aufgabe der Lehre über Vererbungsregeln noch lange nicht erschöpft. Man erwartet von ihr noch andere Aufschlüsse: Eine Generation der Nachkommen kann aus mehreren Individuen bestehen. Man muß die Zahlenverhältnisse zwischen den einzelnen Individuen solcher Generation zu ermitteln suchen, man muß nachweisen, wie viele Nachkommen dem Vater, wie viele der Mutter gleichen. Es ist ferner bereits öfters beobachtet worden, daß die Organismen nicht nur ihrem unmittelbaren Erzeuger ähnlich sind, sondern auch den vorhergehenden Generationen in gewissen Merkmalen zuneigen. Es wird also die Aufgabe der Lehre über Vererbungsregeln sein, festzustellen, ob und eventuell in welchem Grade sich die Kombination des Einflusses der Eltern mit dem Einfluß der vorhergehenden Generation in den Nachkommen ausbildet.

Es würde den Rahmen dieses Kapitels weit überschreiten, wenn ich die ganze Literatur der Vererbungsregel besprechen wollte. Besonders in letzter Zeit erwachte auf diesem Gebiete eine überaus rege Arbeitstätigkeit. Ich verweise hinsichtlich der genaueren Literaturzusammenstellung auf die Bücher von MORGAN (118), JOHANNSEN (94), LOTSY (107), PLATE (137), GOLDSCHMIDT (58), BAUER (8), CASTLE (18) und vor allem auf das Buch von BATESON (7), in welchem die wichtigsten Errungenschaften auf diesem Gebiete ausführlich besprochen wurden. Diejenigen Tatsachen wieder, welche mit der Entwicklungsmechanik im Zusammenhang stehen, habe ich (56) an anderen Orten besprochen. Hier sollen bloß die wichtigsten Vererbungserscheinungen zur Sprache kommen.

### β) Methoden der Forschung nach den Vererbungsregeln.

Aus der Charakteristik der Aufgaben, welche den Forschungen der Vererbungsregel bevorstehen, ergeben sich auch die Untersuchungsmethoden dieses Gebietes.

Die erste Methode beruht auf der Zusammenstellung der statistischen Angaben, die sich auf ein Merkmal bei einer bestimmten eben untersuchten Art beziehen. Man kann diese Zusammenstellung in mehreren aufeinander folgenden Generationen eventuell wiederholen und versuchen zu ermitteln, inwieweit sich ein gegebenes Merkmal konstant verhält, inwieweit es einer Fluktuation unterworfen ist usw. Mit dieser statistischen Methode wurden z. B. die Arbeiten von GALTON und seiner Schule ausgeführt.

Vollkommen mit Recht betont jedoch GOLDSCHMIDT die Unzulänglichkeit dieser statistischen Methoden. Auch die um die Vererbungslehre so verdienten Forscher, wie BATESON und JOHANNSEN, sind der Meinung, daß man bei der ausschließlichen Anwendung der statistischen Methode keine exakten Resultate erzielen kann. Man muß diese Methode erst mit der biologischen Analyse verbinden, um den Erfordernissen der modernen Forschung zu genügen.

Die zweite Methode beruht darauf, daß man die individuellen Charaktere resp. Variationserscheinungen in sogenannten „reinen Linien“ studiert. Diese Methode wurde in der Botanik in wirklich wissenschaftlicher Weise zuerst von JOHANNSEN (94) eingeführt, und ich habe bereits oben über die Resultate, zu welchen der genannte Forscher mit dieser Methode gelangt ist, berichtet. Unter „reiner Linie“ versteht man nach diesem Autor alle Individuen, welche von einem einzigen absolut selbstbefruchtenden Individuum abstammen. Wenn sich die Individuen vegetativ fortpflanzen, so können auch die Deszendenten eines Individuums als reine Linie bezeichnet werden. Die Bedeutung dieser Methode liegt darin, daß man beim Erzeugen der Nachkommenschaft den Anteil des anderen Organismus ausschließt und auf diese Weise ganz präzise Resultate hinsichtlich der erblichen Uebertragung von bestimmten Charakteren bekommt, im Gegensatz zu den Populationen, welche ein Gemenge von verschiedenen Typen und ein Gemisch von Charakteren verschiedener sich an der Zeugung beteiligenden Individuen darstellen.

Die dritte in den Vererbungsstudien angewandte Methode besteht endlich in Kreuzungen. Diese älteste Forschungsmethode muß stets in solchen Fällen verwendet werden, wo es sich um Feststellung des Anteiles der beiden Eltern an der Uebertragung der Merkmale handelt. Dabei ist selbstverständlich ein gründliches Studium der beiden elterlichen Organismen unerlässlich. Es muß hier gleich der Begriff der „Kreuzung“ kurz erörtert werden. Nach den modernen biologischen Ansichten ist jeder geschlechtlich erzeugte und nicht durch Selbstbefruchtung entstandene Organismus als einer zu bezeichnen, welcher seine Entstehung der Kreuzung verdankt. Die beiden elterlichen Organismen unterscheiden sich stets voneinander nicht nur durch ihre verschiedenen geschlechtlichen Charaktere, sondern auch durch ihre individuellen, sowohl morphologischen, wie physiologischen Merkmale.

### γ) Einteilung der Vererbungstypen.

Aus praktischen Gründen lassen sich die wichtigsten Vererbungserscheinungen in drei Haupttypen einteilen: die gemischte, die mosaikartige und die alternative Vererbungsform. Trotz zahlreicher Uebergangsformen läßt sich meiner Ansicht nach diese von GALTON eingeführte Einteilung bis heute aufrecht erhalten, obschon seit dieser Zeit die einschlägige Literatur beträchtlich angewachsen ist und darunter eine ganze Reihe bahnbrechender Arbeiten veröffentlicht wurde.

### δ) Gemischter Vererbungstypus.

Dieser zeichnet sich dadurch aus, daß in einem und demselben Tochterorganismus, ja sogar in einem und demselben Organ dieses

Individuums die väterlichen und die mütterlichen Charaktere gemischt auftreten. Die Erscheinung macht den Eindruck, als ob in diesen Fällen eine „Verschmelzung“ von zwei antagonistischen oder stark voneinander abweichenden Merkmalen stattfindet. Es entsteht dabei etwas, was zwischen der Intensität des väterlichen und des mütterlichen Merkmales in der Mitte steht, was also einen zwischen den betreffenden Merkmalen beider Eltern stehenden Durchschnittscharakter aufweist.

Es ist bemerkenswert, daß dieser Vererbungstypus am häufigsten da auftritt, wo die Kreuzung zwischen zwei ferner stehenden Formen vorgenommen wird. Die Kreuzung zwischen zwei Arten, wenn sie überhaupt durchführbar ist und wenn daraus eine entwicklungsfähige Nachkommenschaft resultiert, ergibt gewöhnlich Bastarde, welche nach dem gemischten Typus vererben. PLATE (136) zitiert in seinem Selektionsstudium mehrere Beispiele solcher gemischten Vererbung: Die Haarfarbe des Bastardes von *Ursus arctos* und *Ursus maritimus*, die Schnabelform vom Hybrid der *Ibis religiosa* und *Platalea minor*, die Färbung und der Schädel des Nachkommens von *Lepus timidus* und *Lepus europaeus* usw. bilden Beispiele solcher Hereditätsform.

Ich habe in meinem Vererbungsbuche (56) sehr genau auf Grund der Schilderungen von TH. BOVERI (10) die Bastarde von *Echinus microtuberculatus* ♂ und *Sphaerechinus granularis* ♀ beschrieben, hier bringe ich nur die Abbildungen der elterlichen Formen wie auch des aus dieser Kreuzung resultierten Bastardes. Wenn man besonders die Skelettstruktur dieser drei Plutei aufmerksam betrachtet, so fällt es sofort auf, daß die Bastarde hinsichtlich der Skelettstruktur ungefähr ein Mittelding zwischen beiden elterlichen Typen darstellen. Es ist beachtenswert, daß bereits in so frühen Entwicklungsstadien dieser Vererbungstypus sich so stark ausprägt. Dabei ist jedoch zu bemerken, daß die Bastarde der gekreuzten Echinidenarten nicht immer eine Mittelstellung zwischen dem Skelett des Vaters und dem der Mutter einnehmen. Wenn man viele Bastarde, welche von demselben Elternpaar gezeugt wurden, miteinander und mit den beiden Eltern vergleicht, so gelangt man zu dem Schluß, daß sich diese Nachkommen „durch eine außerordentliche Variabilität auszeichnen und daß sie in ihrer Mannigfaltigkeit eine geschlossene Kette herstellen, welche von der väterlichen und mütterlichen Form hinüberführt“. (STEINBRÜCK, 164, p. 42.)

Ich betrachte diese Vermehrungsart nicht als MENDELSchen alternativen Vererbungstypus, da es absolut undenkbar ist, daß aus so strukturiertem Skelettypus in weiterer Entwicklung das Dominieren eines von den Eltern resultieren sollte. Die Angaben von J. LOEB, W. KING und A. MOORE (106) über die Dominanzerscheinungen bei den Pluteen des Seeigels scheinen mir nicht stichhaltig zu sein, da hier doch nur eine Generation untersucht wurde und über den Anteil der spermatischen Substanzen ebenfalls nicht entschieden wurde.

Die Kreuzung von Rassen, resp. von nicht weit entfernten Arten ergibt nur selten eine Nachkommenschaft, bei welcher man die gemischte Vererbungsform feststellen könnte; es kommt jedoch auch in diesen Kombinationen der erwähnte Hereditätstypus vor. Allgemein bekannt ist z. B., daß die Hautfarbe des Mulatten die Mittelstufe zwischen der weißen und der schwarzen bildet.

Nicht nur die morphologischen, sondern auch die physiologischen Merkmale können nach dem gemischten Vererbungstypus auf die

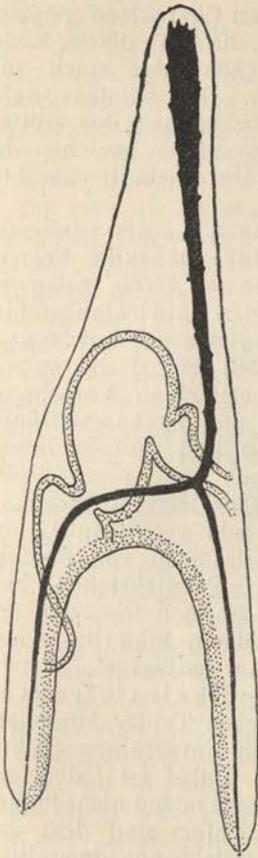


Fig. 301.

Fig. 301. Pluteus von *Echinus microtuberculatus*.  
(Nach BOVERI.)

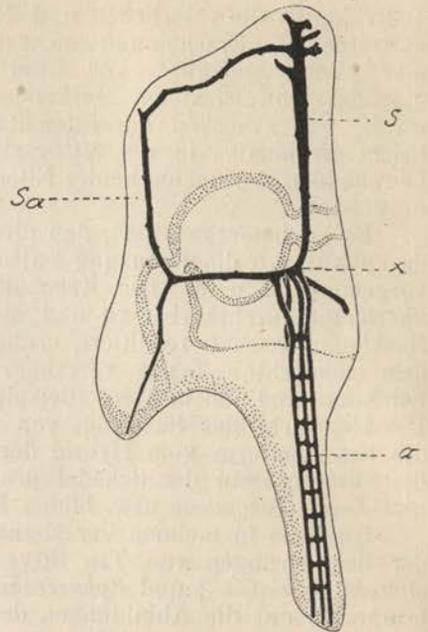


Fig. 302.

Fig. 302. Pluteus von *Sphaerechinus granularis*.  
Sa Scheitelast des Oralstabes, s Scheitelstab, a Anal-  
stab, x Gemeinsames Zentralbereich der linken und  
rechten Skeletthälfte. (Nach BOVERI.)

Fig. 303. Pluteus von einem Bastard *Echinus*  
*microtuberculatus* ♂, *Sphaerechinus granularis* ♀. (Nach  
BOVERI.)

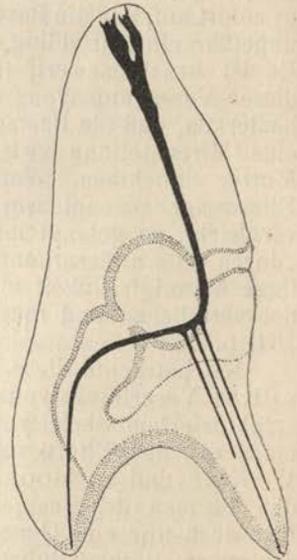


Fig. 303.

Nachkommenschaft übertragen werden. Eine entwicklungsphysiologische Eigenschaft bildet z. B. das Tempo des Entwicklungsschrittes. Es kommen Tierformen vor, bei deren Kreuzung sich das Entwicklungstempo intermediär zwischen den elterlichen Typen darstellt. Eine solche Erscheinung wurde z. B. von H. NEWMAN

(124) festgestellt, welcher die Kreuzungskulturen von *Fundulus heteroclitus* und *Fundulus majalis* untersucht hat. NEWMAN hat nachgewiesen, daß eine reine Kultur von *Fundulus heteroclitus* ein beträchtlich schnelleres Tempo als eine solche von *Fundulus majalis* zeigt. Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier von *Fundulus heteroclitus* wird durch Befruchtung derselben durch den Samen von *Fundulus majalis* verlangsamt. Nach H. NEWMAN ist diese Verlangsamung des Entwicklungstempos schon nach 14—20 Stunden meßbar und wird im Laufe der Entwicklung immer beträchtlicher. Die Kreuzung zwischen *Fundulus majalis* und *Fundulus heteroclitus* hat eine Zunahme der Entwicklungsgeschwindigkeit im Verhältnis zum Entwicklungstempo der reinen *Fundulus majalis*-Kultur zur Folge. Den Einfluß der Kreuzung auf das Entwicklungstempo bestätigt NEWMAN (124) in seiner neueren Arbeit. Dazu muß jedoch bemerkt werden, daß dieser Behauptung von NEWMAN keineswegs allgemeine Gültigkeit zukommt. Aus den Experimenten, die sich auf die Kreuzung zwischen verschiedenen Echinidenarten beziehen (DRIESCH [42]) und der heterogenen Bastardierung der Echiniden mit Crinoiden (GODLEWSKI), geht hervor, daß das Entwicklungstempo nur vom Ei abhängt.

Bei den Kreuzungen von *Fundulus majalis* und *Fundulus heteroclitus* steht nach NEWMANS Befunden die Zahl der Herzschläge in der Mitte zwischen der Herzschlagfrequenz des Vaters und der Mutter.

In der hier oben geschilderten Vererbungsform verbleiben die Merkmale der beiden Eltern in ihren Nachkommen und verschmelzen dort zu einer gleichmäßigen Einheit, welche eine Mittelform zwischen den beiden elterlichen Typen darstellt. Es kommen jedoch auch Fälle vor, in denen die Intensität, mit welcher ein gegebenes Merkmal in den Nachkommen hervortritt, diejenige der Eltern übertrifft. So ist z. B. allgemein bekannt, daß das Maultier sich gewöhnlich durch größere Ausdauer als das Pferd und der Esel auszeichnet. Von A. LANG (104) wurde ein charakteristisches Merkmal dieser Vererbungsform festgestellt: Bei der Hybridation von *Helix hortensis* und *Helix nemoralis* vererben sich die elterlichen Merkmale in der Regel nach dem alternativen Typus, manche jedoch auch nach dem gemischten. Besonders in einem Merkmale der außergewöhnlichen Wölbung des Gehäuses (forma conoidea) übertreffen nach LANGS Untersuchungen die meisten Bastarde sogar die höher gewölbte Elternart *Helix nemoralis* um ein beträchtliches.

In allen diesen Versuchsergebnissen wäre es prinzipiell wichtig auch über die nächsten Generationen informiert zu sein. Es ist nämlich nicht ausgeschlossen, daß man hier vom gemischten Typus bloß in der ersten Generation sprechen kann, und daß sodann die Spaltung sich eventuell vollziehen wird. Neuerdings haben CASTLE (18a) mit WALTER und MULLENIX nachgewiesen, daß die Kreuzung der Kaninchen von verschiedenen Ohrenlängen Resultate nach dem Typus der intermediären Vererbung ergibt, da die Ohrenlänge genau intermediär ist, was auch in späteren Generationen bleibt, sodaß sich sogar aus solchen Kombinationen eine konstante Rasse, z. B. von Fünfahtellangohren rein züchten läßt (vgl. die Bemerkungen von LANG [104a]).

V. JANCZEWSKI hat bei seinen Kreuzungsversuchen bei verschiedenen *Ribes*-Arten festgestellt, daß in den Früchten der Bastarde der Zuckergehalt größer ist als in den Früchten der Eltern, dagegen sind diese Früchte ärmer an Säure als diejenigen der beiden elterlichen Formen.

Auch in morphologischer Hinsicht konnte v. JANCZEWSKI (87) die Mittelformen zwischen beiden elterlichen Organismen nachweisen, und zwar waren es solche, die sich durch mehrere Generationen hindurch erhielten. Der genannte Autor beschreibt die Species *Ribes rubrum* und *Ribes vulgare*, wie auch den durch Kreuzung dieser Arten entstandenen Hybriden, welchen er *Ribes Houghtonianum* nennt. Ich entnehme der Arbeit von v. JANCZEWSKI die Zeichnungen der sagittalen Durchschnitte der Blumen und der Querschnitte der Antheren von *Ribes rubrum* (Fig. 304), *Ribes vulgare* (Fig. 305) und *Ribes Houghtonianum* (Fig. 306). Aus dem Vergleich dieser Figuren geht hervor, daß der Bastard einen ausgeprägten Typus der gemischten Vererbung aufweist. Auch in den nächsten Generationen hat sich dieser Typus vollauf erhalten.

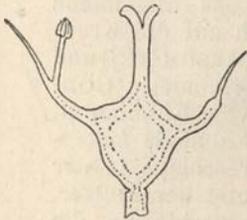


Fig. 305.

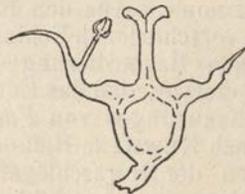


Fig. 306.

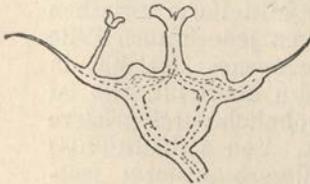


Fig. 304.



Fig. 304—306. Sagittaldurchschnitte der Blumen und Querschnitte der Antheren von *Ribes rubrum* (Fig. 304), *Ribes vulgare* (Fig. 305), *Ribes Houghtonianum* (Fig. 306). Nach JANCZEWSKI (87).

Aus allen hier angeführten Beispielen, deren Anzahl man leicht vermehren könnte, geht hervor, daß bei dieser Vererbungsform die Eigenschaftverschmelzung sich im Hervortreten eines Charakters äußert, welcher quantitativ über eine Mittelform zwischen den betreffenden elterlichen Eigenschaften nicht hinausgeht. In manchen seltenen Fällen kann diese Eigenschaft in quantitativer Hinsicht als Summe oder Differenz zwischen beiden elterlichen Charakteren in der Nachkommenschaft zum Vorschein kommen.

#### e) Mosaiktypus der Vererbung.

Diese Vererbungsart äußert sich darin, daß sowohl die väterlichen, wie die oft antagonistischen mütterlichen Merkmale gleichzeitig in einem und demselben Nachkommenorganismus der ersten Generation oft dicht nebeneinander in unverminderter Intensität hervortreten können. Bei solchen Bastarden ist in jenen Fällen die Struktur so beschaffen, daß z. B. eine Körperpartie rein mütterlichen, eine andere wieder rein väterlichen Typus aufweist. Diese Form der mosaikartigen Vererbung ist in der Botanik bereits längst bekannt, und solche Bastarde werden als Chimären (WINKLER) bezeichnet (vgl. Fig. 296 D). Die Größen

der Körperpartien, welche dem einen und die dem anderen der Eltern ähnlich sind, sind sehr verschieden. Schon mehrmals sind Bastarde beschrieben worden, welche in einer Körperhälfte dem Vater, in einer anderen der Mutter ähnlich sind. In anderen Fällen wieder sind die väterlichen und die mütterlichen Merkmale bloß auf eng begrenzte Körperbezirke beschränkt, und wenn das betreffende Merkmal sich z. B. auf die Farbe der Körperoberfläche bezieht, so hat man in der Tat einen mosaikartig gefärbten Organismus. Ein Merkmalsmosaik umfaßt selten einen größeren Organenkomplex, gewöhnlich beschränkt es sich auf gewisse Organisationssysteme.

Ein Mosaik, welches sich nur auf das Skelettsystem bezieht, hat z. B. HERBST (72) in einer seiner Vererbungsstudien beschrieben. Wurden die Eier von *Sphaerechinus* leicht zur künstlichen Parthenogenese angeregt und sodann mit Sperma von *Strongylocentrotus* besamt, so waren in einer solchen Kultur Bastardindividuen zu finden, welche in ihrer Skelettstruktur auf der einen Seite alle Merkmale der *Sphaerechinus*- auf der anderen alle Merkmale der *Strongylocentrotus*-Larve aufwiesen. Fig. 302 zeigt die Skelettstruktur von *Sphaerechinus*, welche Art hier als Mutter verwendet wurde, in Fig. 301 ist das Skelett von einer *Echinus*-Larve abgebildet, welches sich nur unwesentlich von *Strongylocentrotus* unterscheidet. Fig. 307 stellt einen Bastardorganismus dar, und man sieht hier deutlich in der einen Hälfte die mütterliche, in der anderen die väterliche Skelettstruktur. Diese Larve würde demnach eine Form darstellen, welche in der botanischen Nomenklatur dem Namen der „Chimäre“ entspricht.

Ein sehr schönes Beispiel einer mosaikartigen Farbenvererbung liefert uns die schöne Arbeit von DAVENPORT (38), welcher Kreuzungen bei Hühnern angestellt hat. In seiner VII. Versuchsserie beschreibt der Verfasser die Kreuzungsergebnisse zwischen dem schwarzen pekini-

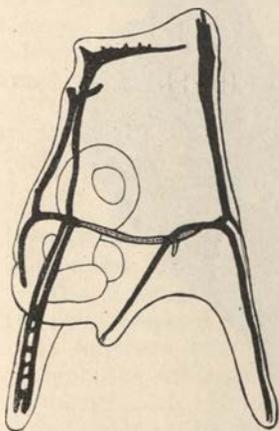


Fig. 307.



Fig. 308.

Fig. 307. Bastard von *Sphaerechinus* ♀, *Strongylocentrotus* ♂. (Die Eier wurden vor der Kreuzbefruchtung zur künstlichen Parthenogenese leicht angeregt.) Links trägt die Larve den Charakter vom *Sphaerechinus*-Skelett, rechts vom *Strongylocentrotus*-Skelett. Nach HERBST (72).

Fig. 308. Das schwarze pekinesische Huhn (Black Cochins Bantam). Nach DAVENPORT (38).



Fig. 309. Der weiße langhornige Hahn (White Langhorn Bantam). Nach DAVENPORT (38).

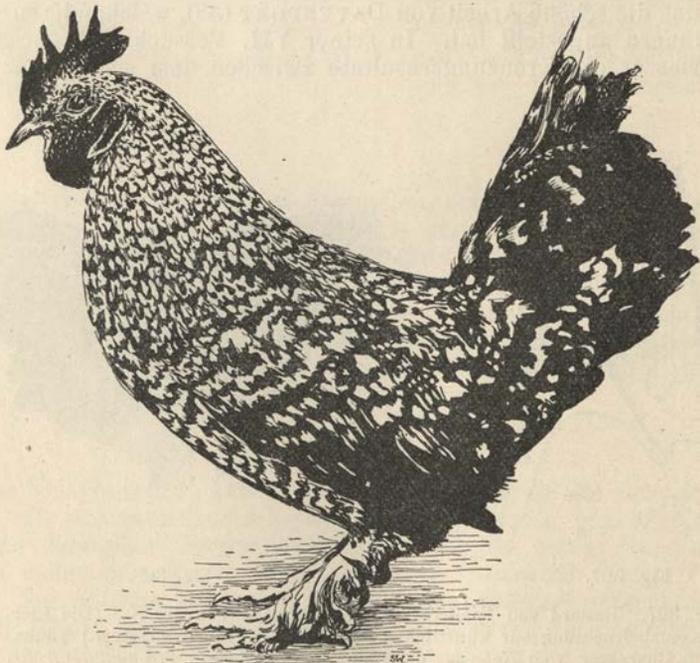


Fig. 310. Bastard zwischen den beiden Fig. 308 und 309 dargestellten Rassen. Nach DAVENPORT (38).

schen Huhn (Black Cochin Bantam), dessen Abbildung in Fig. 308 aus DAVENPORTS Arbeit hier reproduziert wird, mit dem weißen langhornigen Hahn (Fig. 309, White Langhorn Bantam). Unter den 26 Hybriden, welche DAVENPORT aus dieser Kreuzungskombination gewonnen hatte, konnte man bei 8 Hühnern ein prachtvolles Mosaik von weißer und schwarzer Farbe feststellen (Fig. 310).

Es wäre auch hier sehr wichtig zu wissen, ob dieser Typus auch in späteren Generationen erhalten bleibt.

#### 5) Typus der alternativen Vererbung.

Diese Vererbungsform äußert sich darin, daß in der Nachkommenschaft nur die Merkmale eines der Eltern hervortreten, während die korrespondierenden Charaktere des anderen der Eltern entweder überhaupt nicht nachweisbar sind, oder im latenten Zustande verbleiben, was, wie wir bald sehen werden, von der untersuchten Generation abhängt.

Die Erforschung dieses Vererbungstypus begnügt sich nicht mit der Feststellung dieser Erscheinung; die Autoren haben sich auch die Aufgabe gestellt, die Zahlenverhältnisse des Auftretens von väterlichen und mütterlichen Charakteren bei der Nachkommenschaft zu ermitteln. Es ist auch von großer biologischer Bedeutung, nachzuweisen, ob das Hervortreten oder Latentbleiben eines gegebenen Merkmales von der zur Kreuzung verwendeten Rasse resp. dem zur Kreuzung verwendeten Individuum abhängt, oder aber mit dem gegebenen Merkmal als solchen im Zusammenhang steht. Es ist ferner von Belang, ob die das betreffende Individuum charakterisierenden Merkmale einen einheitlichen untrennbaren Komplex bilden, der sich nicht spalten läßt, oder ob sich die einzelnen Merkmale unabhängig voneinander vererben können. Im ersten Fall müßte für das Individuum stets der ganze Merkmalskomplex charakteristisch bleiben. Es wäre also entweder in jeder Hinsicht dem Vater oder der Mutter ähnlich, im zweiten Fall könnten die Nachkommen eventuell ein Mosaik von väterlichen und mütterlichen Charakteren darstellen. Es ist hier zu beachten, daß, wenn sich die Merkmale im Sinne des alternativen Typus vererben, die einzelnen Charaktere sich in vollkommener Intensität vererben müssen, aber die Gesamtsumme der Merkmale könnte eine Kombination der Charaktere der beiden Eltern bilden.

Die weitere diesbezügliche Forschung stellte sich nun die Aufgabe zu ermitteln, wie sich die Vererbungsverhältnisse in späteren Generationen gestalten und wovon das Hervortreten oder Latentbleiben der Merkmale abhängt.

Die Entdeckung dieses Vererbungstypus verdanken wir GREGOR MENDEL, dessen Pionierarbeit, die im Jahre 1869 veröffentlicht wurde, durch mehrere Jahrzehnte zwar vollständig vergessen blieb, nachdem sie aber am Anfange unseres Jahrhunderts ungefähr gleichzeitig und unabhängig von H. DE VRIES, C. CORRENS und E. v. TSCHERMAK wieder neu entdeckt wurde, sich für künftige Forschungen auf diesem Gebiete als bahnbrechend erwies. Diese monumentale Arbeit hat die Anregung zu vielseitigen Studien in der Vererbungslehre gegeben und die Literatur über diesen Gegenstand ist in den letzten 13 Jahren so riesenhaft angeschwollen, daß ich hier nur die allerwichtigsten Literaturangaben besprechen kann. Vor allem müssen wir aber die Prinzipien der MENDELSchen Lehre genau kennen lernen.

Die MENDELSche Lehre läßt sich in drei Regeln teilen: a) Dominanzregel oder Prävalenzregel (CORRENS) resp. Uniformitätsregel (HÄCKER), b) Spaltungsregel und c) Unabhängigkeitsregel.

a) Dominanzregel (Prävalenz- resp. Uniformitätsregel).

Die Versuche von G. MENDEL bestanden in Kreuzungen von zwei verschiedenen Erbsenrassen, die sich durch eine Reihe von Merkmalen voneinander unterschieden. Die Vererbung dieser verschiedenen Merkmale wurde einzeln in den aufeinander folgenden Generationen untersucht. Seither wurden sehr viele Versuche an Tieren und Pflanzen durchgeführt. Wir werden die Uniformitätsregel an den von CASTLE durchgeführten Kreuzungsexperimenten an Meerschweinchen kennen lernen. Der genannte Autor hat zwei Meerschweinchenrassen miteinander gekreuzt. Diese beiden Stammformen nennen wir die „parentale“ Generation oder kurz (nach BATESON) P-Generation. Fig. 311 zeigt die Tiere derjenigen Meerschweinchenrasse, die als Weibchen zu der Kreuzung verwendet wurde. Dieses Weibchen wurde vom Männchen gedeckt, welches in Fig. 312 abgebildet ist. Wir sehen, daß sich die beiden Rassen durch ihre Farbe voneinander unterscheiden; das Weibchen (Fig. 311) ist schwarz, das Männchen (Fig. 312) weiß gefärbt. Solche entgegengesetzte Merkmale bei den zur

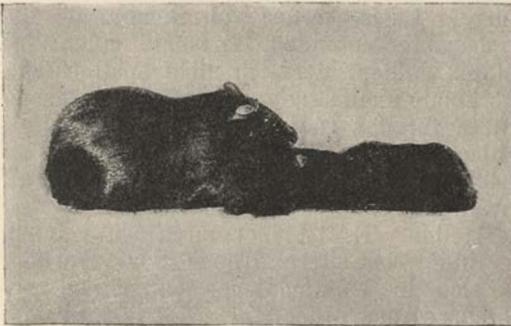


Fig. 311.

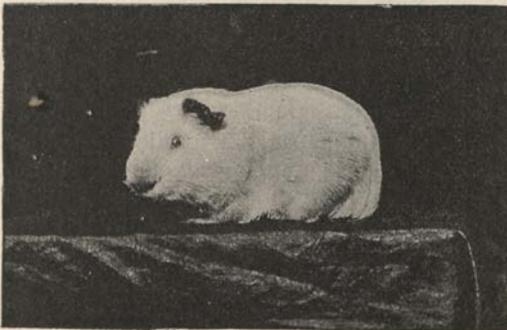


Fig. 312

Kreuzung verwendeten Stammformen werden als „allelomorphe“ (BATESON) bezeichnet.

Wie sieht die Nachkommenschaft aus, die dieser Kreuzung ihre Entstehung verdankt? Eine Untersuchung des allelomorphen Merkmales bei den Hybriden oder, anders gesagt, bei der ersten filialen Generation ( $F_1$ -Generation - BATESON) ergibt, daß die Hybriden in dieser Hinsicht nicht eine Mittelform zwischen den elterlichen Merk-

Fig. 311. Schwarzes Meerschweinchen ♀ mit Jungen. Nach CASTLE (18).

Fig. 312. Weißes albinotisches Meerschweinchen ♂. Nach CASTLE (18).

malen darstellen, sondern daß die Merkmale eines von den Eltern ein so großes Uebergewicht besitzen, daß es schwierig oder ganz unmöglich ist, an der Hybride die Merkmale des anderen Elternorganismus aufzufinden. Wir haben hier also in bezug auf die erste filiale Generation ein ausgezeichnetes Beispiel der alternativen Vererbungsform, denn der aus der Kreuzung entstandene Organismus wird in bezug auf das allelomorphe Merkmal gleichsam vor eine Alternative gestellt: entweder dem väterlichen oder dem mütterlichen Organismus zu folgen. In unserem Beispiel, wo wir ein schwarzes Meerschweinchen weibchen mit einem weißen Meerschweinchenmännchen kreuzten, ist die ganze Nachkommenschaft, also alle Individuen der  $F_1$ -Generation, schwarz, wie man aus Fig. 311 und 313, in der zwei solche Deszendenten abgebildet sind, ersieht. Jenes von beiden allelomorphen Merkmalen, welches in der ersten filialen Generation, also bei den Hybriden auftritt, wird von MENDEL als dominierendes Merkmal bezeichnet. Das andere von den allelomorphen Merkmalen, welches also in der ersten Generation nicht auftritt, resp. nicht so deutlich sichtbar ist, nennt MENDEL rezessives Merkmal. Dieses ist, obschon nicht wahrnehmbar, doch in seiner Anlage nicht verloren gegangen, es bleibt nur in dieser Generation latent. Jedoch die Anlagen der beiden allelomorphen Merkmale sind nur auf die Dauer des vegetativen Lebens vereinigt, und die Eigentümlichkeit dieser Vereinigung liegt darin, daß sich dabei nur eines von den Merkmalen in der Somastruktur äußert. Dieses Merkmal wird, wie oben erwähnt wurde, als dominierend bezeichnet. Daß die Vereinigung der Anlagen nur auf die Dauer des vegetativen Lebens sich erstreckt, davon kann am besten die Untersuchung der nächsten Generation hinsichtlich der allelomorphen Charaktere überzeugen. Dieses Studium ermöglicht gleichzeitig das Verständnis der zweiten MENDELSchen Regel.

#### b) Spaltungsregel.

Wie oben erwähnt, kann die Spaltungsregel an der Untersuchung der Tochtergeneration der Hybriden resp.  $F_2$ -Generation in bezug auf die allelomorphen Charaktere bei einzelnen Individuen derselben am besten verstanden werden. Zu diesem Zwecke kehren wir zu unserem oben gewählten Beispiel zurück. Wir haben gesehen, daß wir aus der Kreuzung des schwarzen und weißen Meerschweinchen ganz schwarze Nachkommenschaft erhalten (CASTLE), welche in Fig. 313 in zwei Repräsentanten dargestellt ist. Diese beiden Hybriden werden jetzt gepaart. Fig. 314 stellt die zweite filiale Generation ( $F_2$ -Generation) resp. die Tochtergeneration der Hybriden dar. Wir haben hier nämlich 4 Individuen vor uns, deren drei schwarz aussehen, also mit dominierendem Merkmal ausgestattet sind, ein Individuum hingegen sich durch weiße Farbe, demnach durch ein rezessives Merkmal kennzeichnet. Dieses Durchschnittsverhältnis 3:1 wird stets in dieser  $F_2$ -Generation beobachtet, so daß z. B. MENDEL in seinen Pflanzenkreuzungen konstatieren konnte, daß „unter je vier Pflanzen aus dieser Generation drei den dominierenden und eine den rezessiven Charakter erhalten“ (MENDEL).

Die Erscheinung, daß sich in der  $F_2$ -Generation also bei den Nachkommen der Hybriden auch dasjenige Merkmal geäußert hat,

welches in der Hybriden-Generation latent blieb, erklärt MENDEL folgendermaßen: Wir haben gesehen, daß in der Hybridengeneration sich die allelomorphen Merkmale der Eltern bloß auf die Dauer des vegetativen Lebens vereinigen, jedoch nur derart, daß sich bei einer solchen Vereinigung nur das dominierende Merkmal äußert. Dagegen findet schon bei der Bildung der Geschlechtszellen bei dieser, also bei der  $F_1$ -Generation eine Spaltung, eine Segregation

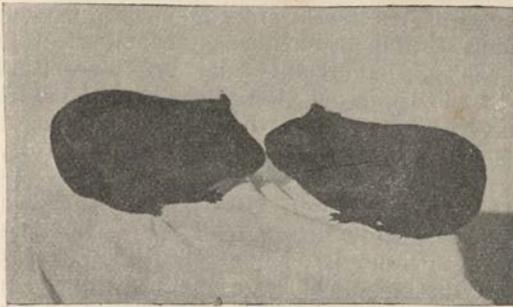


Fig. 313.

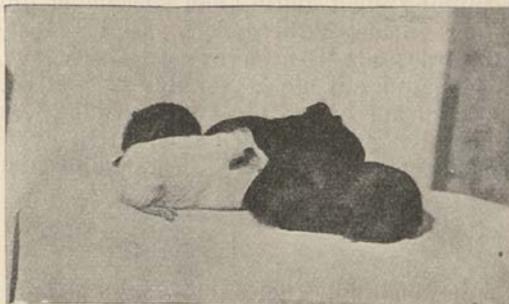


Fig. 314.

der zwei korrespondierenden Merkmalsanlagen statt. Eine Hälfte der Keimelemente, welche von dem Hybriden produziert sind, enthält die Anlagen des einen allelomorphen Merkmals, also z. B. des dominierenden, in den Keimzellen der anderen Hälfte findet sich die Anlage des anderen korrespondierenden Merkmals also des rezessiven Charakters.

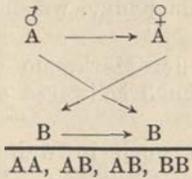
Fig. 313.  $F_1$ -Generation der auf Fig. 311 u. 312 abgebildeten Tiere. Nach CASTLE (18).

Fig. 314.  $F_2$ -Generation der auf Fig. 311 u. 312 abgebildeten Meerschweinchen. Nach CASTLE (18).

Uebertragen wir diese Erklärung auf unser Beispiel: Bei der Kreuzung von zwei Meerschweinchenrassen (der schwarzen und der weißen) hat sich bei der  $F_1$ -Generation das erste Merkmal als dominierend erwiesen. Deshalb enthielten die Bastarde in ihrer vegetativen Organisation die vereinigten Anlagen der beiden allelomorphen Merkmale (schwarze und weiße Farbe), jedoch der Prävalenz- resp. der Dominanzregel gemäß kann nur die schwarze Farbe zur Geltung kommen. Die Vereinigung der Merkmalsanlagen erstreckt sich jedoch nur auf die Dauer des vegetativen Lebens. Es beginnt sodann das Geschlechtsleben, also die Bildung der Gameten. Diese Periode ist durch die Spaltung der bisher vereinigten Merkmalsanlagen charakterisiert. Jeder Komplex der vereinigten Anlagen spaltet sich in zwei ursprüngliche Kategorien — in der einen Gruppe der Geschlechtselemente (sowohl der Eier als Samenfäden) sind nur die Anlagen der schwarzen Farbe enthalten, die andere Gruppe be-

sitzt die Anlagen des zweiten allelomorphen Merkmales, also in unserem Fall der weißen Farbe. Von nun an haben wir es also mit Reinheit der Gameten zu tun.

Und jetzt kopulieren diese Hybriden, resp. ihre „reinen Gameten“ miteinander, um Zygoten zu erzeugen, aus denen die F<sub>2</sub>-Generation sich entwickeln soll. Betrachten wir näher den Verlauf dieses Prozesses: Mit A bezeichnen wir diejenigen Geschlechtselemente (Gameten, also Eier und Spermatozoen), welche das dominierende Merkmal, in unserem Beispiel die schwarze Farbe, repräsentieren, mit B Gameten (also Eier und Samenzellen), welche die Anlagen des rezessiven Merkmales enthalten, also in unserem Beispiel die Anlagen der weißen Farbe. Nach der oben auseinandergesetzten Spaltungsregel produzieren also die Hybriden 50 Proz. A und 50 Proz. B-Geschlechtselemente (Gameten). Bei der Kopulation derselben sind also im Aufbau der Zygoten folgende Kombinationen möglich: AA, AB, AB, BB, und zwar nach der Formel



Ganz deutlich illustriert auch das von CASTLE in seinem neuesten Buch angegebene Diagramm, wie sich die Gameten resp. Zygoten in zwei aufeinander folgenden Generationen verhalten (Fig. 315).

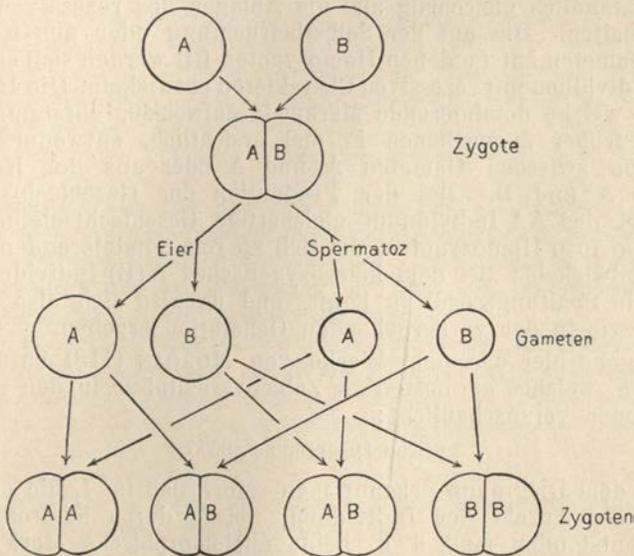


Fig. 315. Diagram zur Illustration der Spaltung von Anlagen in der F<sub>1</sub>-Generation. A Anlage des dominierenden, B Anlage des rezessiven Merkmales. Nach CASTLE (18).

61\*

Diejenigen Zygoten, welche durch Vereinigung von gleichartigen Gameten entstanden sind, wurden von BATESON Homozygoten genannt. AA, BB sind also Homozygoten; durch Vereinigung hingegen von oppositionellen, allelomorphe Merkmalsanlagen darstellenden Gameten entstehen die Heterozygoten (BATESON). Die Zygoten AB, BA sind demnach Heterozygoten.

Berücksichtigt man weiter, daß im Sinne der Dominanzregel bei der Vereinigung der allelomorphen oppositionellen Charaktere im vegetativen Leben sich nur dominierende Merkmale äußern, so leuchtet ohne weiteres ein, warum sich das Durchschnittsverhältnis der durch dominierende und durch rezessive Merkmale gekennzeichneten Individuen in der  $F_2$ -Generation wie 3:1 verhält. Das Individuum, welches sich aus der Homozygote AA entwickelt hat — wird das dominierende Merkmal zur Schau tragen, es wird also ein schwarzes Meerschweinchen sein. Schwarz werden ebenfalls die Tiere sein, die den Heterozygoten ihre Genese verdanken; wir haben also 3 schwarze Meerschweinchen in der  $F_2$ -Generation, weiß hingegen wird nur ein Individuum sein, und zwar dasjenige, welches sich aus der Homozygote BB entwickelt hat.

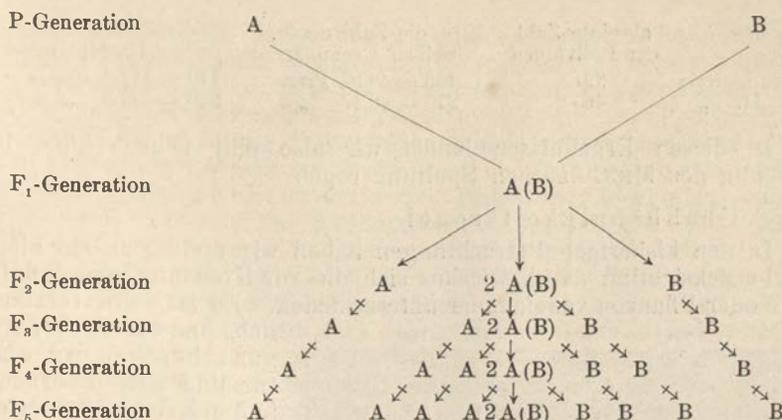
Infolge der Spaltung der Merkmale werden wir aber auf je 4 Individuen der  $F_2$ -Generation 3 schwarze und eines mit weißem Pelz erhalten.

Die Spaltungsregel hat auch in weiter folgenden Generationen, also  $F_3$ ,  $F_4$ ,  $F_5$ ,  $F_6$  usw. ihre Gültigkeit. Paart man also die Individuen einzelner aufeinander folgender Generationen unter sich, so kann man auf Grund der Spaltungsregel das Zahlenverhältnis der mit dominierenden und mit rezessiven Charakteren gekennzeichneten Individuen im voraus bestimmen. Die Geschlechtselemente des Individuums, welches sich durch rezessive Merkmale auszeichnet, werden selbstverständlich gleichartig alle die Anlagen des rezessiven Charakters enthalten. Die aus der Selbstbefruchtung oder aus Kopulation solcher Gameten entstandenen Homozygoten BB werden sich ausschließlich zu Individuen mit rezessiven Charakteren entwickeln. Die Individuen dagegen, welche dominierende Merkmale aufweisen, entstammen, wie aus der früher angegebenen Formel ersichtlich, entweder aus der Kopulation zwischen Gameten A und A oder aus der Kopulation zwischen A und B. Bei der Produktion der Geschlechtselemente produziert das AA-Individuum gleichartige Geschlechtselemente und erzeugt eo ipso Homozygoten, die sich zu rein dominierenden Deszendenten entwickeln; bei dem heterozygotischen A(B)-Individuum tritt wieder die Spaltungsregel in Kraft, und da wird sich also dasselbe Resultat wie in der vorhergehenden Generation ergeben.

Ich gebe hier das dem Werke von MORGAN (118) entnommene Diagramm, welches am besten die Zahlenverhältnisse in den einzelnen Generationen veranschaulicht:

(Siehe Diagramm p. 965.)

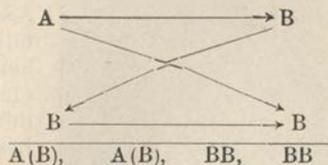
Aus dem Diagramm erkennt man sofort, daß im Laufe der Generationen die Anzahl der Individuen, welche durch heterozygotische Genese entstanden sind, d. h. beide allelomorphische Merkmale besitzen (obschon sie nur eines von ihnen äußern), immer mehr abnimmt. Dagegen nimmt die Anzahl der Individuen, die sich aus Homozygoten



entwickeln, sich also durch rein dominierende oder rezessive Merkmale auszeichnen, immer mehr zu.

Als Bestätigung der Spaltungsregel von MENDEL ist nachfolgender Versuch mehrmals ausgeführt worden:

Ein heterozygotischer Bastard vom Typus A(B) d. h. mit auftretenden dominierenden und latenten rezessiven Merkmalen wird mit dem homozygotischen, also z. B. Elternindividuum B gekreuzt. Ist die Spaltungsregel richtig, so muß man erwarten, daß das aus der Zygote A(B) entstandene Individuum zwei Geschlechtszellenarten: A und B, dagegen das andere von den zur Kreuzung verwendeten Exemplaren, welches aus der Homozygote BB entstanden ist, nur gleichartige Keimzellen B produziert. Diese Kreuzung, die man in der Bastardlehre als Rückkreuzung bezeichnet, erfolgt also nach der Formel:



In Anbetracht des Prinzips, daß bei vereinigten Merkmalsanlagen sich nur das dominierende bemerkbar macht, muß man erwarten, daß sich im Kreuzungsergebnis das Verhältnis zwischen den rein rezessiven und den Bastarden mit dem sich äußernden dominierenden Charakter wie 2 : 2 gestalten muß.

Das Experimentresultat hat diese Erwartungen vollkommen bestätigt. Sehr schön sind in dieser Hinsicht die Resultate, welche TOYAMA (176) in seinen Kreuzungsversuchen an Seidenwürmern erhalten hat, und zwar in der Kreuzung der japanischen weißen Rasse „Divoltine“ mit der gelben französischen „Yal“. Bei dieser Kreuzung erhielt TOYAMA Bastarde, die in der F<sub>1</sub>-Generation alle ohne Ausnahme gelbliche Kokons erzeugten. In der F<sub>2</sub>-Generation wurden 75,3 Proz. Individuen mit gelben und 24,7 Proz. mit weißen Kokons vorgefunden. Eine Rückkreuzung der gelben Individuen aus der F<sub>2</sub>-Generation mit einem großelterlichen weißen Individuum (P-Generation) ergab TOYAMA in zwei Experimentserien folgende Resultate:

	absolute Zahl der Individuen	die Zahl der weißen Exemplare	die Zahl der gelben Exemplare
I. Serie	291	143 = 48,97 Proz.	149 = 51,03 Proz.
II. „	465	216 = 46,47 „	249 = 53,53 „

In diesen Ergebnissen haben wir also eine sehr schöne Bestätigung der MENDELSchen Spaltungsregel.

### c) Unabhängigkeitsregel.

In den bisherigen Betrachtungen haben wir stets nur ein Merkmal berücksichtigt, durch welches sich die zur Kreuzung verwendeten Tiere oder Pflanzen voneinander unterscheiden.

Es ist selbstverständlich, daß ein solcher Fall nur sehr selten in der Natur und auch überhaupt in den Kreuzungserscheinungen vorkommt; am häufigsten unterscheiden sich die elterlichen Organismen durch eine Reihe von Merkmalen voneinander. Nun drängt sich gleich die Frage auf, wie sich die Verhältnisse in Anbetracht der alternativen Vererbung hinsichtlich zahlreicher allelomorpher Merkmale bei den Nachkommen gestalten werden. Vererben sich alle diejenigen Merkmale, die den Vater oder die Mutter gekennzeichnet haben, in einem einheitlichen Komplex, oder sind sie voneinander bei dem Vererbungs-

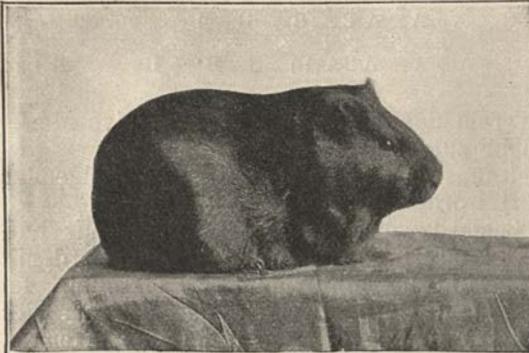


FIG. 316.



FIG. 317.



FIG. 318.

Fig. 316—318. Kombination der Merkmale in der Meerschweinchenkreuzung. Nach CASTLE.

Fig. 316. Kurzhaariges, glattes, schwarzes Meerschweinchen (Red English) ♀.

Fig. 317. Kurz- und rauhaariges albinotisches (White Abyssinian) Meerschweinchen ♂.

Fig. 318. Eine neue Kombination der Farbe und Beschaffenheit der Haare, die durch Kreuzung der in Fig. 316 u. 317 abgebildeten Tiere entstehen kann.

prozeß unabhängig? Schon die Experimente von MENDEL haben die völlige Unabhängigkeit der Merkmale voneinander bei der Vererbung auf die Deszendenten nachgewiesen. In diesen klassischen Untersuchungen von MENDEL unterschieden sich die zur Kreuzung verwendeten Erbsenrassen durch folgende Merkmale voneinander: 1) Gestalt der reifen Samenform, 2) Färbung des Samenalbumens, 3) Farbe der Samenschale, 4) Form der reifen Hülse, 5) Färbung der unreifen Hülse, des Stengels, der Blattrippen und des Kelches, 6) Verteilung der Blüten am Stengel, 7) Längenmaße der größeren Achse.

Es zeigte sich, daß gleich bei den Hybriden ( $F_1$ -Generation) ein Teil der oben aufgezählten Charaktere sich als dominierend, ein Teil wieder als rezessiv erwies. In den weiteren Generationen verhielten sich die Merkmale in der Vererbung ganz unabhängig voneinander, und zwar folgte jedes von den Merkmalen auch weiter den oben besprochenen Regeln, je nachdem es dominierend oder rezessiv in der  $F_1$ -Generation auftrat.

Sehr schön kann die Unabhängigkeit der Vererbung einzelner Merkmale auf Grund der interessanten Versuche illustriert werden, welche von CASTLE an Meerschweinchen angestellt wurden. Ich entnehme dem Buche von CASTLE Fig. 316—318. Die erste und zweite von diesen Abbildungen stellen zwei Meerschweinchenrassen dar, die sich durch zwei verschiedene, in die Augen springende Merkmale voneinander unterscheiden: die Farbe und das Verhalten der Haare. Das in Fig. 316 abgebildete Tier ist schwarz und glatt, das in Fig. 317 dargestellte Meerschweinchen ist weiß und kraushaarig. Diese zwei Rassen, welche die Stammgeneration (P-Generation) bilden, wurden gekreuzt, und daraus resultierte die  $F_1$ -Generation, die wir in Fig. 318 abbilden. Wir sehen hier, daß das Tier schwarz und gleichzeitig kraushaarig ist. Daraus ergibt sich, daß die schwarze Farbe des einen Tieres dominiert, von demselben Tier aber die Glattheit des Haares als rezessives Merkmal auftritt; hingegen ist die weiße Farbe des anderen Elters rezessiv, während die Krausigkeit dominierend ist. Daraus ergibt sich, daß die Art der Pigmentierung, Länge und Richtung der Haare in bezug auf die Vererbung keinen einheitlichen Komplex bilden, sondern voneinander in dieser Hinsicht vollkommen unabhängig sind.

#### d) Ergänzungen und Erweiterungen der MENDELschen Regeln.

Die von MENDEL selbst weitergeführte Arbeit, besonders aber die nach Wiederentdeckung seiner Publikation in zahlreichen Instituten und wissenschaftlichen Züchtungsstationen auf diesem Gebiete angeregten Forschungen haben viele neue Tatsachen zutage gefördert, welche mannigfaltige Ergänzungen und Erweiterungen der MENDELschen Regeln ergeben haben.

I. Was die Dominanzregel anbelangt, so wurde schon von MENDEL eine gewisse Erweiterung in dieser Hinsicht als notwendig zugestanden. CORRENS (32) schreibt darüber: „Weitere Untersuchungen haben, wie seine Briefe zeigen, MENDEL gelehrt, daß nicht immer in dem Anlagenpaar eine Anlage über die andere dominiert, und wir kennen jetzt eine vollkommene Abstufung von den Fällen, wo die eine Anlage die andere wirklich vollkommen am Sichtbarwerden ver-

hindert, bis zu den Fällen, wo der Bastard eine genaue Mittelstellung zeigt, also beide Anlagen sich gleich stark äußern.“

1) Beachtenswert in dieser Beziehung sind die Kreuzungsversuche, welche von DAVENPORT (38) und BATESON (4—6) an Hühnern ausgeführt wurden. In den Experimenten DAVENPORTS wurde die schwarze Minorkarasse, die sich durch einfachen Kamm auszeichnet, mit der polnischen schwarzen Rasse mit weißem Federbusch gekreuzt. Die Resultate bezüglich der Vererbung des Federbusches in der  $F_1$ - und  $F_2$ -Generation standen den nach MENDEL'S Regeln erwarteten Ergebnissen am nächsten. Der Federbusch erwies sich als ein dominierendes Merkmal, er war jedoch reduziert, so daß sich der Einfluß des anderen allelomorphen Merkmals zweifellos konstatieren ließ. Die Dominanz ist hier demnach unvollkommen, so daß man feststellen kann, daß bei Vereinigung der allelomorphen Merkmale zwar das dominierende prävaliert, das rezessive sich aber schon in der  $F_1$ -Generation geltend macht. Diese unvollkommene Dominanz wurde von DAVENPORT auch gelegentlich der erblichen Uebertragung auch anderer Eigenschaften beobachtet.

Diese Fälle bilden natürlich eine gewisse Annäherung des alternativen Vererbungstypus an die gemischte Vererbungsform, obschon selbstverständlich die Zahlenverhältnisse in der  $F_2$ -Generation und die Spaltungserscheinung doch als Kriterium zur Unterscheidung dieser zwei Typen gelten können.

2) Die Bastarde in der  $F_1$ -Generation können in bestimmten Fällen ganz ausgesprochen den intermediären Charakter zwischen den beiden allelomorphen Merkmalen der P-Generation zur Schau tragen,

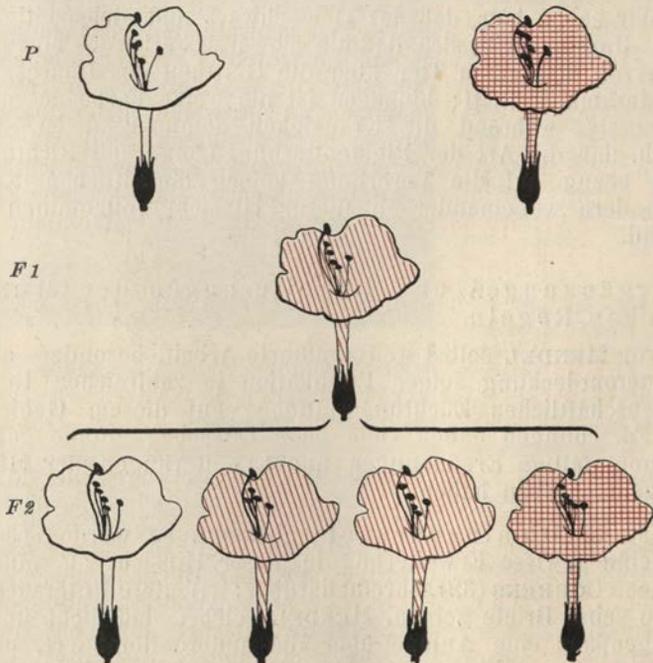


Fig. 319. *Mirabilis Jalapa alba* und *rosea* mit den Eltern, zwei Generationen. Schematisiert. Nach CORRENS (32).

was besonders deutlich in manchen Kreuzungskombinationen bei den Pflanzen zutage tritt.

Aus den Versuchen von CORRENS (32) ist bekannt, daß eine weißblühende Rasse von *Mirabilis Jalapa* (Fig. 319) in der Kreuzung mit einer rotblühenden Rasse in der  $F_1$ -Generation Bastarde mit Rosa-Blüten (Fig. 319) ergibt. In der  $F_2$ -Generation tritt, wie Fig. 319 zeigt, die Spaltung in den nach MENDELScher Regel erwarteten Zahlenverhältnissen auf.

3) Die Dominanz eines gewissen Merkmales ist in manchen Fällen relativ, d. h. ein Merkmal A erweist sich als dominierend, z. B. dem B gegenüber, dasselbe Merkmal A jedoch kann dem anderen Merkmal, z. B. dem C gegenüber, rezessiv erscheinen.

Die Arbeit von J. McCracken (108) bei den Kreuzungen von *Melasoma scripta* illustriert dieses Prinzip der Dominanzrelativität. Fig. 320 stellt diesen kalifornischen Blattkäfer dar, und zwar

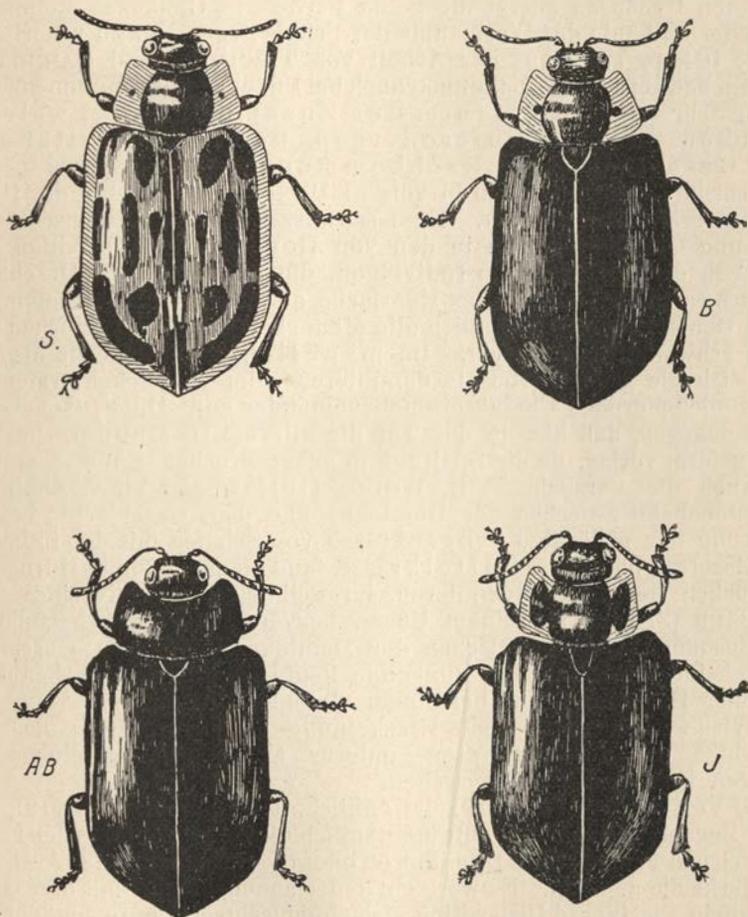


Fig. 320. Farbenrassen von *Melasoma scripta* (FABR.), einem kalifornischen Blattkäfer nach McCracken, 1907 S gelbe Flügeldecken mit 7 schwarzen Flecken. Außenrand rot (= schraffiert). B schwarz, nur der Rand des Halsschildes rot. AB ganz schwarz. J Intermediärform zwischen B und AB, bei welcher der schwarze Fleck des Halsschildrandes sehr vergrößert ist. Nach McCracken aus PLATE.

ist mit S die Form mit gelben Flügeldecken mit 7 schwarzen Flecken und rotem Außenrand an den Flügeldecken bezeichnet. Die Form B hat schwarze Flügeldecken und roten Halsschild. Unter den aus der Kreuzung resultierenden Bastarden erscheint die ganz schwarze Form (AB) nur ganz selten. Als nun gelegentlich in den Kulturen die intermediäre Form (S) auftrat, stellte McCracken (108) fest, daß B gegenüber S rezessiv ist, gegenüber AB dagegen dominiert.

4) Bedeutsam ist auch die Dauer des Dominierens im vegetativen Leben der Bastarde. Wir haben bereits oben bemerkt, daß in den Organismen, die aus den Zygoten mit vereinigten Anlagen von allelomorphen Charakteren entstanden sind, das dominierende Merkmal für die Dauer des vegetativen Lebens sich äußert. In dieser Hinsicht wurden jedoch auch Einschränkungen konstatiert. Einen solchen Fall hat z. B. Lang beobachtet. Er hat nämlich festgestellt, daß in gewissen seltenen Fällen der Kreuzung bei den Schnecken (*Helix*) mit gelben und roten Gehäusen zuerst die gelbe Farbe des Gehäuses dominiert, um später im Laufe des Wachstums der Schale gegen Rot zu unterliegen (Lang, 104, p. 77). Aus der Arbeit von Tischler und Cannon ist bekannt, daß solche Erscheinungen auch bei Pflanzen vorkommen können.

5) Sehr interessant ist ferner der Zusammenhang, welcher zwischen dem Dominieren resp. der Rezessivität und dem Geschlecht der Nachkommenschaft sich erweist. Eine solche Erscheinung wurde von L. Doncaster (40) bei der Haarfarbenvererbung festgestellt. Eine schwarze Katzenrasse ergab nach Kreuzung mit einer gelben in den von Doncaster angestellten Versuchen in der  $F_1$ -Generation Individuen, die je nach ihrem Geschlecht eine schwarzgelbe oder gelbe Haarfarbe als dominierend zeigten. In dieser Generation waren nämlich alle Männchen gelb, die Weibchen hingegen schwarzgelb gescheckt. Im männlichen Geschlecht also erweist sich die gelbe Farbe als dominierend, im weiblichen traten die beiden allelomorphen Charaktere nebeneinander auf. Die  $F_2$ -Generation zeigte dagegen, daß hier in der Tat die alternative Mendelsche Vererbungsform vorlag, da die Spaltung in ausgesprochener Weise auftrat.

Auch die Versuche T. B. Woods (191) zeigen einen ähnlichen Zusammenhang zwischen der Dominanz und dem Geschlecht; bei der Kreuzung der gehörnten Dorsetrasse von Schafen mit der in beiden Geschlechtern hornlosen Suffolkrasse fand man, daß die Hörner im männlichen Geschlecht dominieren, im weiblichen rezessiv sind.

Baur (8) hebt in seinem Buche hervor, daß diese Erscheinung des Zusammenhanges zwischen der Dominanz und dem Geschlecht wahrscheinlich der Tatsache zugrunde liegt, daß sich die Farbenblindheit oder Hämophilie nur bei einem Geschlecht vererbt.

Wir werden noch diese Erscheinung der Korrelation des Geschlechtes mit dem Auftreten anderer Charaktere in einem der späteren Kapitel näher besprechen.

6) Von größter Wichtigkeit ist endlich die Ergänzung der Mendelschen Regeln in kausaler Richtung, nämlich die Beantwortung der Frage, von welchen Faktoren das Dominieren oder die Rezessivität im Auftreten der Merkmale abhängt. Es wäre entweder anzunehmen, daß hier einzig und allein die innere Disposition der Geschlechtselemente maßgebend, oder aber daß diese Erscheinung durch den Einfluß äußerer Faktoren bedingt ist. In neuerer Zeit ist Tower (176) in seinen gründlichen Studien über *Leptinotarsa* diesem Problem näher getreten. *Leptinotarsa*

*signaticollis*, *L. undecimlineata* und *L. diversa* unterscheiden sich durch die Farbe ihrer Elytren und durch bestimmte larvale Charaktere voneinander. Nun kreuzt TOWER diese Arten miteinander unter verschiedenen äußeren Bedingungen, welche während oder nach dem Befruchtungsvorgang auf die Untersuchungstiere einwirkten. Die Versuchstiere wurden stets in gleicher Weise ernährt, man variierte nur in den einzelnen Serien die Temperatur und Feuchtigkeit, und es wurde gefunden, daß durch diese Aenderung der Versuchsbedingungen das Dominieren resp. die Rezessivität einzelner Merkmale reguliert werden konnte. TOWER ist also der Ansicht, daß die Rezessivität oder das Dominieren der Merkmale von der Kombination von zwei Faktoren abhängig ist: erstens von der Natur der an der Kreuzung teilnehmenden Keimmaterie, ferner von den gleichzeitig einwirkenden äußeren Faktoren. Hauptsächlich handelt es sich dabei um die Farbenmerkmale, welche am besten dem alternativen (MENDELSchen) Vererbungstypus folgen.

II. Zu der Spaltungsregel hat die neue Literatur ebenfalls bedeutsame Beiträge geliefert. Wie bereits aus dem Kapitel über die Spaltungsregeln bekannt ist, äußert sich die Gametenspaltung in dem Auftreten reiner Merkmale in der  $F_2$ -Generation, auch wenn die Dominanz in der  $F_1$ -Generation unvollkommen war, und besonders in dem Auftreten dieser Charaktere in einem genau bestimmten Zahlenverhältnisse bei den Individuen dieser  $F_2$ -Generation.

Nun machte MORGAN (118) darauf aufmerksam, daß man in gewissen Fällen von Unreinheit der Gameten sprechen darf. Diese Erscheinung soll sich darin äußern, daß die Individuen der  $F_2$ -Generation nicht in vollkommener Reinheit die allelomorphe Eigenschaft zeigen, sondern daß sich an ihr der Einfluß des korrespondierenden Charakters doch bemerkbar macht. Bei der Kreuzung zwischen der weiß- und rotblühenden Levkojenrasse soll die Spaltung in diese Merkmale bei der Unreinheit der Gameten nicht genau genug durchgeführt worden sein und soll sich darin äußern, daß man in der  $F_2$ -Generation bei weißblühenden Bastarden doch einen Stich ins Rote wahrnehmen kann. Die Gameten seien in diesem Fall gleichsam infiziert worden durch die Anlagen der korrespondierenden Merkmale.

Die Anschauung MORGANS wird jedoch von vielen Autoren nicht anerkannt. BAUR (8, p. 133) behauptet z. B.: „Fälle von unreiner Spaltung, die sicher das sind, was der Name sagt, kennen wir nicht.“

Wichtiger sind andere Erscheinungen, welche sich in einem anderen Zahlenverhältnisse in der erblichen Uebertragung der Merkmale der  $P$ -Generation auf einzelne Individuen der  $F_2$ -Generation geltend machen.

Gegenwärtig haben wir in der Literatur eine ganze Reihe von solchen Beispielen. Wir wissen, daß nach MENDELS Spaltungsregel in der  $F_2$ -Generation das Verhältnis der Individuen mit dominierenden zu den Exemplaren mit rezessiven Merkmalen wie 3 : 1 sein soll. Als nun HURST und BATESON wildgraue Kaninchen mit Albinos kreuzten, wurde in der  $F_1$ -Generation nur graue Nachkommenschaft erzeugt. In der  $F_2$ -Generation gestaltete sich das Verhältnis der grauen zu den albinotischen nicht, wie nach MENDELS Spaltungsregel zu erwarten war, wie 3 : 1, sondern es wurden graue, schwarze und albinotische Kaninchen geboren, und zwar im folgenden Verhältnis: 9 graue, 3 schwarze, 4 Albinos. Scheinbar kommt hier demnach ein neues Merkmal zum Vorschein.

Ein anderes Beispiel aus dem Gebiete der Pflanzenhybridation ist in neuerer Zeit von NILSSON-EHLE (125, 126) veröffentlicht worden. Er kreuzte eine schwarzspelzige Hafersorte mit einer weißspelzigen und erhielt in der  $F_1$ -Generation nur schwarzspelzige Samen, jedoch in der  $F_2$ -Generation entsprach das Zahlenverhältnis der dominierenden und der rezessiven Individuen nicht der MENDELSchen Spaltungsregel, sondern es befanden sich unter den 560  $F_2$ -Individuen 418 schwarz-, 106 grau- und 36 weißspelzige, das Verhältniß gestaltete sich wie 12:3:1.

In den beiden hier zitierten Beispielen, deren Anzahl durch die Angaben von CUÉNOT (36), CASTLE (18), BATESON (7), LANG (104b, c), CORRENS (32), BAUR (8) u. a. noch bedeutend vergrößert werden könnte, liegt die Vermutung nahe, daß wir es hier wieder mit einer vom MENDELSchen Typus recht abweichenden Vererbungsform zu tun haben. Eine genaue Analyse solcher Fälle gestattet jedoch, besonders im Lichte der Hilfhypothese von CUÉNOT (36), die gegenwärtig fast allgemein angenommen wird, auch diese Kreuzungsergebnisse auf die alternative Vererbungsform von MENDEL zurückzuführen. CUÉNOT stellte nämlich die Vermutung auf, daß zur Aeußerung eines Merkmales, besonders aber einer Farbe bei den Nachkommenindividuen das Zusammenwirken von zwei Merkmalsanlagen erforderlich ist. Es ist also zum erblichen Hervortreten einer Farbe nicht nur das Vorhandensein der diesbezüglichen Anlage nötig, sondern es muß gleichzeitig in der Zygote, aus der sich das betreffende Individuum entwickeln soll, noch die Anlage eines anderen Faktors enthalten sein, eines besonderen Färbungsbestimmers oder Chromogens. Das Zusammenwirken dieser beiden Anlagen kann erst die Aeußerung des gegebenen Merkmales zur Folge haben. Ob ein Merkmal also dominierend oder rezessiv sein soll, das hängt von dem Vorhandensein oder dem Fehlen der betreffenden Faktoren ab. Das wird gewöhnlich durch bestimmte konventionelle Formeln ausgedrückt, welche auch das Verständnis der Zahlenverhältnisse in der  $F_2$ -Generation ermöglichen.

Wir bleiben bei unseren oben angeführten Beispielen: Wir haben gesehen, daß aus der Kreuzung wildgrauer Kaninchen mit Albinsexemplaren die graue Nachkommenschaft der  $F_1$ -Generation geboren wurde. Offenbar ist die graue Farbe dominierend. In der  $F_2$ -Generation wurde aber eine Serie von Nachkommen geworfen, in denen sich graue, schwarze und Albinoskaninchen im Verhältnisse 9:3:4 fanden. Wie kann man diese Erscheinung erklären? Man nimmt an, daß die grauen Kaninchen der P-Generation gewissermaßen doppelt gefärbt sind. Sie enthalten nämlich neben der wahrnehmbaren grauen Farbe noch latent, kryptomer (TSCHERMAK) auch die schwarze. In der  $F_1$  Generation sind zwei Paare von allelomorphen Merkmalen auf die Dauer des vegetativen Lebens vereinigt:

- Dominiert das Paar: 1. Chromogen C,
- 2. Graubestimmer G,
- so bleiben rezessiv die Faktoren:
  - 1. Albinismus A,
  - 2. Schwarzbestimmer N.

Mit dem Beginn des Sexuallebens spalten sich diese Faktoren in einzelne Gametensorten, und zwar sowohl im weiblichen als auch im männlichen Geschlecht: demnach müssen viererlei Eier- und Spermatozoensorten gebildet werden<sup>1)</sup>:

♂	♀
CG	CG
CN	CN
AG	AG
AN	AN

Aus den Kombinationen, die jetzt bei der Befruchtung möglich sind, wird der äußere Fabeneffekt am Tiere davon abhängen, ob in der aus den Gameten zusammengesetzten Zygote das Chromogen vorhanden ist. Bei dem Vorhandensein von zwei Farbenbestimmern wird sich die dominante Farbe äußern. Es sind hier folgende Kombinationen möglich:

CG × CG = grau	AG × CG = grau
CG × CN = grau	AG × CN = grau
CG × AG = grau	AG × AG = Albino
CG × AN = grau	AG × AN = Albino
CN × CG = grau	AN × CG = grau
CN × CN = schwarz	AN × CN = schwarz
CN × AG = grau	AN × AG = Albino
CN × AN = schwarz	AN × AN = Albino

Es leuchtet also ein, daß sich das Verhältnis der grauen : schwarzen : Albinos = 9 : 3 : 4 gestalten wird, was sich, wie gesagt wurde, eben aus den Kreuzungsversuchen ergibt.

Das zweite von uns hier angeführte Beispiel, welches ich der berühmten Arbeit von NILSSON-EHLE entnommen habe, läßt sich ebenfalls durch die Annahme auf die MENDELSche Vererbungsform zurückführen, wenn man die schwarzspelige Hafersorte als doppelt gefärbt (schwarz und latent grau) betrachtet und in der F<sub>2</sub>-Generation die Spaltung wie in den Polyhybriden annimmt.

Bei solchen doppelten Färbungen, die sich sodann durch Spaltung nachweisen lassen, sprechen wir von epistatischen (wahrnehmbaren) und hypostatischen (latent bleibenden) Merkmale.

Das Wesen der Erklärung liegt jedoch in der Faktorenhypothese, nach welcher die Aeußerung eines Merkmales nicht nur durch das Vorhandensein einer bestimmten Anlage (hier Farbenbestimmer G oder N), sondern auch noch durch die Anwesenheit eines zweiten Faktors (hier Chromogen C) bedingt ist.

Aus den Arbeiten von CORRENS, CASTLE, BATESON (4—6), seinen Mitarbeitern und Mitarbeiterinnen u. a. sind noch die verschiedensten Modifikationen in Zahlenverhältnissen der F<sub>2</sub>-Generation bekannt, welche ihren Ursprung in dem verschiedenen Verhalten der Faktoren (Verkoppelung, Abstoßung usw.) haben sollen. Auf diese Punkte, welche eigentlich zu der Bastardlehre gehören, kann ich hier nicht eingehen und verweise auf Originalarbeiten und spezielle Sammelreferate. A. LANG (104b) hat die Hypothese von NILSSON-EHLE und CUËNOT nach welcher ein und dasselbe Merkmal nicht bloß durch ein Gen, sondern durch zwei, drei oder mehr selbständig mendelnde Gene bedingt sein kann als Polymeriehypothese bezeichnet und nachgewiesen, daß man viele Fälle scheinbar intermediärer Vererbung mit Hilfe dieser Hypothese auf den alternativen Vererbungstypus zurückführen kann. Ich kann die sehr interessante Deduktion von LANG leider nicht wiedergeben, verweise aber auf seine sehr lesenswerte und leicht verständliche Darstellung (vgl. besonders LANG, 104b, p. 112—124).

III. Auch die Unabhängigkeitsregel muß durch einige Bemerkungen ergänzt werden. In manchen Fällen ist die Merkmals-selbständigkeit durch die Korrelationserscheinungen etwas mehr eingeschränkt. So haben W. BATESON und E. R. SAUNDERS (4, p. 81) bei den Kreuzungsversuchen mit *Matthiola* festgestellt, daß sich die Samenfarbe mit gewissen anderen Eigenschaften der Haare zusammen vererbt. Auch nach Angaben von C. CORRENS (32) gibt es Fälle, wo „Merkmale sich wie eins vererben, ‚verkoppelt‘ oder konjugiert sind, obwohl für jedes sicher eine eigene Anlage vorhanden ist. So wird bei gewissen Levkojensorten eine bestimmte Blütenfarbe zusammen mit einer bestimmten Beschaffenheit der Blätter — kahl oder behaart — überliefert, während bei anderen Levkojensippen diese Merkmale voneinander unabhängig sind“.

Auch W. HAACKE (62), welcher in seinen Kreuzungsversuchen an Mäusen die Unabhängigkeit einzelner Charaktere bezüglich der Vererbung festgestellt hat, weist darauf hin, daß viele Eigenschaften sich immer Hand in Hand mit anderen vererben, Gruppen bilden, deren jede sich unabhängig von anderen Gruppen und von den nicht zu Gruppen verbundenen Eigenschaften vererbt. HAACKE hat diese wichtige Tatsache ausführlich besprochen und mit vollkommenem Recht ihre Bedeutung für die Rassengestaltung hervorgehoben.

Was ich im vorhergehenden über gewisse Abweichungen vom MENDELSchen Vererbungstypus gesagt habe, konnte hier nur durch eine kleine Reihe von Beispielen illustriert werden; ich verweise den Leser, der sich über diesen Gegenstand näher unterrichten will, auf die Werke von BAUR (8) und PLATE (137) die vielleicht die erschöpfendste Zusammenstellung der diesbezüglichen Tatsachen enthalten; für uns handelt es sich lediglich um allgemeinste Orientierung auf diesem Forschungsgebiete.

#### e) Geschlecht und Geschlechtsmerkmale als Vererbungserscheinung.

Die das Geschlecht bedingenden Momente habe ich bereits oben (p. 534—565) besprochen, konnte dort aber die Anwendung der Vererbungsregel auf das Problem der Geschlechts-genese nicht berücksichtigen; das kann erst jetzt nach kurzer Schilderung der Vererbungsregeln geschehen. Auch hier sollen nur die allerwichtigsten Tatsachen angeführt werden<sup>1)</sup>. Da in dem Nachkommen entweder die väterlichen oder die mütterlichen Merkmale sich äußern, so liegt also diesem Prozeß eine Erscheinung zugrunde, welche zu den Phänomenen der alternativen Vererbungsform gerechnet werden kann. Das Geschlechts- und Vererbungsproblem haben jedoch nur dann etwas Gemeinsames, wenn wir die Prädetermination des Geschlechtes in den Sexual-elementen annehmen. Berücksichtigt man die neueren Literaturangaben, so kommt man zu der Einsicht, daß eine gewisse Tendenz, männliche oder weibliche Individuen zu produzieren, sicher den Geschlechtselementen inhäriert.

Schon MENDEL erwähnte in seinen Schriften, daß seine Regeln vielleicht für das Problem der Geschlechts-genese von Bedeutung sein könnten, die Priorität aber, die MENDELSchen Regeln auf das Ge-

1) Genaue Daten enthalten die Werke von CORRENS u. GOLDSCHMIDT (35), GOLDSCHMIDT (58), HÄCKER (64).

schlechtsproblem angewendet zu haben, gebührt CASTLE (17). In dieser Hypothese stützt er sich auf zwei Voraussetzungen: 1) daß zwei Arten von Samenfäden, männliche und weibliche, und zwei Arten von Eiern, männliche und weibliche, produziert werden; 2) daß die weiblichen Eier nur mit männlichen Spermatozoen befruchtet werden können und umgekehrt. Bei der Bildung der Gameten soll sich hier stets eine Spaltung vollziehen, bei welcher die eine Hälfte weibliche, die andere männliche Anlagen erhält.

Im Sinne dieser Hypothese wären sowohl Weibchen als Männchen Bastarde — sie sollen als Heterozygoten entstehen.

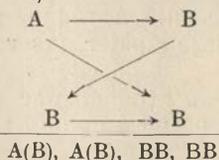
Diese Hypothese, welche die Anregung zu weiteren Forschungen gegeben hat, hat sich jedoch später aus verschiedenen Gründen als unhaltbar erwiesen.

Sehr wichtig für weitere Studien war der von G. SMITH (159) ausgesprochene Gedanke in bezug auf die Natur der beiden Geschlechter. Die Beobachtung dieses Autors, wie verschieden die beiden Geschlechter von *Inachus mauritanicus* sich bei der parasitären Kastration durch *Sacculina* verhalten, hat ihn auf die Vermutung gebracht, daß die Weibchen in bezug auf ihr Geschlecht als homozygotische, die Männchen hingegen als heterozygotische Gebilde aufzufassen sind.

Die gründlichen Forschungen des auf dem Gebiete der Genetik berühmten Botanikers CORRENS, die wir zum Teil bereits kennen gelernt haben (vgl. p. 555 u. 557), ergaben Resultate, die als Ausgangspunkt für die weitere Erforschung dieses Problems dienen können und die er in seiner letzten Arbeit folgendermaßen zusammenfaßt: „Wir haben gesehen, daß nicht nur jedes Geschlecht, sondern auch jede Keimzelle die Fähigkeit besitzt, für die Entfaltung sowohl des männlichen als auch des weiblichen Merkmalkomplexes zu sorgen, daß der Prozeß der Geschlechtsbestimmung in der Unterdrückung des einen Merkmalkomplexes zugunsten des anderen besteht, daß auch die Keimzellen schon eine bestimmte geschlechtliche Tendenz durch Unterdrückung eines Anlagenkomplexes erhalten, daß diese Tendenz aber nicht in einer Sorte Keimzellen, etwa in den Eizellen ganz unabänderlich festgelegt ist oder doch festgelegt zu sein braucht, sondern daß das Geschlecht des Nachkommen erst nach der Befruchtung definitiv bestimmt ist, daß wir auch Anhaltspunkte über die Art der geschlechtlichen Keimzellen besitzen, speziell daß, wenigstens in vielen Fällen, das eine Geschlecht nur einerlei Keimzellen hervorbringen, homogametisch sein dürfte, während das andere zweierlei Keimzellen bilden, heterogametisch sein wird, daß endlich beim Zusammentreffen ungleicher Tendenzen nicht eine Zufallsentscheidung fällt, sondern im allgemeinen ein bestimmter, vorher festgelegter (ererbter) Unterschied in der Stärke der Tendenzen dann das Geschlecht der Nachkommen bestimmt“.

Bei der Anwendung der MENDELSchen Regeln auf die modernen Experimente über Geschlechtsgenese hat man das von SMITH zuerst angegebene Prinzip angenommen, daß von den zur Kopulation herangezogenen Geschlechtern das eine homogametisch, das andere heterogametisch ist. Wenn z. B. das Weibchen homozygotisch ist, so ist es eo ipso bei der Gametenproduktion in bezug auf Geschlechtsanlagen homogametisch. Ist hingegen das Männchen heterozygotisch, so produziert es zwei Gametensorten, mit anderen Worten: das Männchen ist heterogametisch.

Erfolgt nun die Kopulation zwischen so beschaffenen Individuen, so hat man es mit einem Fall zu tun, welcher vollständig der von uns auf p. 965 beschriebenen Rückkreuzung entspricht. Als allelomorphe Merkmale treten hier verschiedene Geschlechtstendenzen auf, und bei den Nachkommen müssen sie sich so verhalten, wie sich Merkmale bei der Verbindung eines mendelnden Bastardes mit einem seiner Eltern verhalten (p. 965). Man muß annehmen, daß die eine Tendenz über die andere dominiert, z. B. die männliche (die wir mit A bezeichnen) über die (mit B bezeichnete) weibliche. Eine solche Rückkreuzung vollzieht sich, wie wir gesehen haben, nach der Formel:



woraus ersichtlich ist, daß die Hälfte (50 Proz.) der Individuen rein weiblich wird, die andere Hälfte (50 Proz.) aus heterozygotischen Männchen besteht. Wir werden hier von den Heterozygoten deshalb Männchen erhalten, weil wir angenommen haben, daß das Männliche über das Weibliche dominiert. Die Weibchen entstanden also bei Verbindung gleichartiger Gameten, Männchen bei Vereinigung entgegengesetzt veranlagter Keimzellen.

In späteren Generationen (also  $F_2$ ,  $F_3$  usw.) wird stets dasselbe quantitative Verhältnis 50 Proz. : 50 Proz. beibehalten.

Wenn das Geschlechtsverhältnis bei verschiedenen Arten nicht 1 : 1 beträgt, so müssen nach CORRENS außer dem Spaltungs- und Dominationsfaktor noch andere Momente angenommen werden, welche die Quantität der weiblichen und männlichen Individuen regeln.

Die Richtigkeit der hier auseinandergesetzten Anschauungen von CORRENS bestätigten die von ihm durchgeführten und schon oben (p. 555 ff.) erwähnten Kreuzungsexperimente zwischen der zwittrigen Pflanze *Bryonia alba* und der einhäusigen *Bryonia dioica*. Das Hauptergebnis dieser Versuche war: Bestäubt man das Weibchen der getrenntgeschlechtlichen Pflanze, in diesem Fall *Bryonia dioica*, mit dem Pollen der gemischtgeschlechtlichen, in diesem Fall *Bryonia alba*, so erhält man lauter Weibchen, bestäubt man dagegen die gemischtgeschlechtliche Pflanze mit dem Pollen der getrenntgeschlechtlichen, so erhält man zur Hälfte Männchen, zur Hälfte Weibchen.

Diese Resultate werden klar, wenn man mit CORRENS annimmt, daß alle weiblichen Keimzellen von *Bryonia dioica* untereinander übereinstimmen, daß sie alle homogametisch sind, während es zwei Arten von männlichen Keimzellen geben muß, die also heterogametisch sind. Die Weibchen sind demnach als Homozygoten, die Männchen als Heterozygoten aufzufassen.

Von BATESON (7), STRASBURGER (172), R. HERTWIG (86) u. a. wurde den Versuchsergebnissen auch eine andere Deutung gegeben, ich glaube jedoch, daß eigentlich keine zwingenden Gründe gegen die CORRENSsche Interpretation seiner Experimente sprechen.

Es ist auch zu beachten, daß wahrscheinlich die für *Bryonia* festgestellten Tendenzen nicht absolut für alle gleich beschaffenen Pflanzenarten Gültigkeit haben werden, was sonst z. B. schon aus den Ver-

suchen von SHULL (154, 155) mit *Melandrium* zu ersehen ist, welcher bei Selbstbestäubung dieser zwittrigen Pflanze nicht immer Zwitter erhielt, und deshalb waren auch die Resultate der Kreuzung solcher Zwitter mit getrenntgeschlechtlichen verschieden von jenen in den *Bryonia*-Versuchen von CORRENS.

Sehr interessant für das Problem des Geschlechtes als einer mendelnden Erscheinung sind diejenigen Experimente, welche mit Kreuzung von getrenntgeschlechtlichen Individuen ausgeführt wurden. Wir haben es hier hauptsächlich mit tierischem Material zu tun und zwar mit Tieren, bei denen das Merkmal „Geschlecht“ mit bestimmten somatischen Merkmalen in korrelativem Verhältnis steht. Wenn bei irgendeinem Individuum z. B. das männliche Geschlecht auftritt, so treten mit diesem Charakter bestimmte Merkmale verkoppelt auf, andere allelomorphe Merkmale hingegen sind wieder untrennbar mit dem weiblichen Geschlecht vereinigt. Dazu gesellt sich noch der Umstand, daß manchmal noch Dimorphismus besonders im weiblichen Geschlechte auftritt.

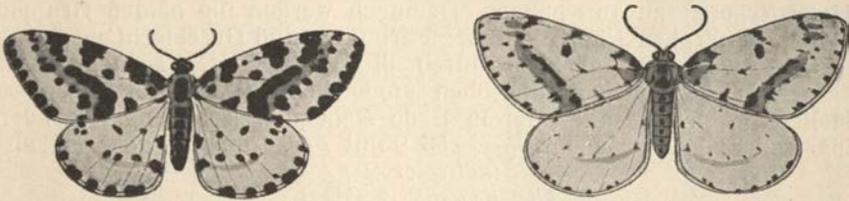


Fig. 321. *Abraxas grossulariata* (links) und seine Aberration *Lacticolor* (rechts).  
Nach DONCASTER und RAYNOR aus GOLDSCHMIDT.

Ich kann jedoch nicht umhin, an dieser Stelle zu bemerken, daß das Geschlecht als mendelndes Merkmal sich ebenfalls in der Generationsreihe wie bei der Rückkreuzung (vgl. p. 965) verhalten soll, mit anderen Worten, daß eines von den kopulierenden Individuen alle Kennzeichen des Homozygoten, das andere des Heterozygoten hat.

Wir möchten hier zwei Typen an der Hand von Beispielen illustrieren, den einen, in welchem das Männchen als Homozygot, das Weibchen als Heterozygot auftritt, das andere umgekehrt mit homozygotischem Weibchen und heterozygotischem Männchen.

Wir beginnen mit den Kreuzungsversuchen, welche von L. DONCASTER und G. H. RAYNOR (41) am Schmetterling *Abraxas* (Fig. 321) durchgeführt wurden. Diese Art wurde aus dem Grunde gewählt, weil sie im weiblichen Geschlecht dimorphisch ist: *Abraxas grossulariata* kann männlich oder weiblich sein, *Abraxas lacticolor* ist als eine Varietät der oben erwähnten aufzufassen und tritt in der Natur stets als Weibchen auf.

Wurde *Abr. lacticolor* ♀ mit *Abr. grossulariata* ♂ gekreuzt, so erhielt man nur *Abr. grossulariata*, und zwar zur Hälfte Männchen und Weibchen.

Sowohl dieses Versuchsergebnis, als auch alle anderen, die bald weiter unten zur Besprechung gelangen werden, sind ganz klar, wenn man mit BATESON folgende drei Voraussetzungen macht:

1) Die Farbe (G) von *Abr. grossulariata* dominiert über die Farbe (g) von *Abr. lacticolor*. Wenn sich also ein Heterozygot bei der Kreu-

zung bildet, also Gg, wird er die Merkmale von *Grossulariata* tragen, ein Homozygot von der Zusammensetzung gg entspricht der Form: *lacticolor*.

2) In bezug auf das Geschlecht ist jedes Weibchen heterozygotisch, jedes Männchen homozygotisch. Dominierend ist das weibliche Geschlecht (dieses Merkmal „Weiblichkeit“ kann man mit F bezeichnen), rezessiv ist die Männlichkeit, wir bezeichnen diesen Charakter mit f. Das Weibchen kann demnach durch die Formel Ff, das Männchen (homozygotisch) mit ff ausgedrückt werden.

3) Endlich muß noch das Abstoßungsprinzip angenommen werden, worunter man die Eigentümlichkeit versteht, daß diejenigen Merkmale, welche dominierend sind, einander bei der Gametenspaltung abstoßen. Wir haben gesagt, daß *grossulariata* in bezug auf das Färbungsmerkmal durch die Formel GG oder Gg ausgedrückt werden kann. Wenn wir ein *grossulariata*-Weibchen vor uns haben, und auch in der Formel die Geschlechtsanlagen berücksichtigen wollen, so muß zu der oben erwähnten Bezeichnung noch Ff hinzugefügt werden, da wir es in puncto des Geschlechtes beim weiblichen Individuum mit Heterozygoten zu tun haben. Demnach werden die beiden Gruppen der allelomorphen Eigenschaften: Färbungs- und Geschlechtsmerkmale des *grossulariata*-Weibchens durch die Formel GG Ff ausgedrückt.

Berücksichtigt man die oben angegebenen Voraussetzungen, so stellt sich das Resultat der in Rede stehenden Kreuzung folgendermaßen dar: Es wurde *Abr. lacticolor* ♀ mit *Abr. grossul.* ♂ gekreuzt, also

$$\begin{array}{l} \textit{Abr. lacticolor} \text{ ♀ } gg \text{ Ff} \\ \textit{Abr. grossul.} \text{ ♂ } GG, \text{ ff.} \end{array}$$

Nach der Spaltung entstehen die Gameten von der Zusammensetzung:

$$\begin{array}{l} gF \text{ — } Gf \\ \text{und } Gf \text{ — } Gf \end{array}$$

Die Kreuzung ergibt in  $F_1 = gG \text{ Ff}, GG \text{ ff}, Gg \text{ Ff}, Gg \text{ ff}$

$$\textit{gross.} \text{ ♀ } \textit{gross.} \text{ ♂ } \textit{gross.} \text{ ♀ } \textit{gross.} \text{ ♀}$$

Kreuzt man die Individuen der  $F_1$ -Generation miteinander (also in Inzucht), so erhält man typische Männchen, außerdem aber Weibchen, von denen die eine Hälfte *grossulariata*, die andere *lacticolor* ist.

Das ergibt sich aus der Spaltungsregel bei Berücksichtigung des Abstoßungsprinzipes:

$$\begin{array}{l} \textit{Abr. grossul.} \text{ ♀ } \text{ — } Gg \text{ Ff.} \\ \textit{Abr. grossul.} \text{ ♂ } \text{ — } Gg \text{ ff.} \end{array}$$

Nach der Spaltung der Gameten mit Anwendung des Abstoßungsprinzipes erhält man Gameten von der Zusammensetzung:

$$\begin{array}{ccc} \text{♀} & Gf & Fg \\ & \downarrow & \swarrow \searrow \\ \text{♂} & Gf & gf \end{array}$$

und aus ihrer Kopulation

$$\text{die Zygoten: } GG \text{ ff, } Gg \text{ ff, } Gg \text{ Ff, } gg \text{ Ff.}$$

$$\textit{gross.} \text{ ♂ } \textit{gross.} \text{ ♂ } \textit{gross.} \text{ ♀ } \textit{lactic.} \text{ ♀}$$

Bei weiterer Kombination: Männchen der  $F_1$ -Generation mit *lacticolor*-Weibchen erhält man Männchen und Weibchen, sowohl von der Varietät *lacticolor* wie auch *grossulariata*, was sich aus denselben oben aufgezählten Voraussetzungen ergibt:

$$\textit{Abr. lactic.} \text{ ♀ } = gg \text{ Ff}$$

$$\textit{Abr. gross.} \text{ ♂ } F_1 = Gg \text{ ff.}$$

Nach der Spaltung:

und aus der Kopulation  
entstehen Zygoten:  $Gg Ff, gg ff, gg Ff, Gg ff$   $\uparrow$   
*gross. ♀ lact. ♂ lact. ♀ gross. ♀.*

Wir sehen also, daß hier durch Kreuzung auch die in der Natur gewöhnlich nicht vorkommenden *lacticolor*-Männchen erzeugt werden.

Wie die oben angeführten Kombinationen lassen sich auch alle anderen, welche DONCASTER und RAYNOR erhalten haben, deduzieren, wenn man nur die oben angeführten drei Voraussetzungen berücksichtigt.

Wir haben gesehen, daß in einer dieser Voraussetzungen der heterozygotische Charakter der weiblichen Individuen angenommen wurde, und da alle Kreuzungskombinationen sich dadurch erklären lassen, so kann auch diese Tatsache als nachgewiesen betrachtet werden. Wir ersehen daraus, daß der Sachverhalt hier dem bei *Bryonia* nachgewiesenen entgegengesetzt ist, da dort das Weibchen homozygotisch, das Männchen heterozygotisch war.

Aehnlich wie bei *Abrazas* sollen sich auch die Verhältnisse bei sog. gegitterten Hühnerrassen gestalten, was aus den Experimenten von SPILLMAN (161), GOODALE (60), besonders aber aus den schön analysierten Forschungen von PEARL und SURFACE (131) hervorgeht. Die letzt erwähnten Autoren kreuzten die Rassen Plymouth Rock (322) und Cornish indiane Game (Fig. 323), von denen sich die erstere, wie aus Fig. 322 ersichtlich ist, durch gegittertes Farbmuster des Gefieders auszeichnet. Die Kreuzungsversuche mit dem schwarzen Cornish indiane Game ergaben, daß der Gittercharakter in durch das Geschlecht beschränkter Weise erblich ist. Es zeigte sich nämlich:



Fig. 322.



Fig. 323.

Fig. 322. Gegittertes Plymouth Rock ♂. Nach PEARL und SURFACE (131).

Fig. 323. Schwarzes Cornish indiane Game ♀. Nach PEARL und SURFACE (131).

62\*

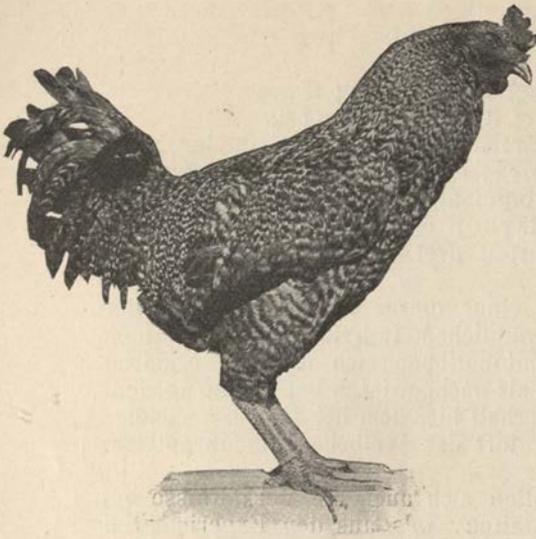


Fig. 324.

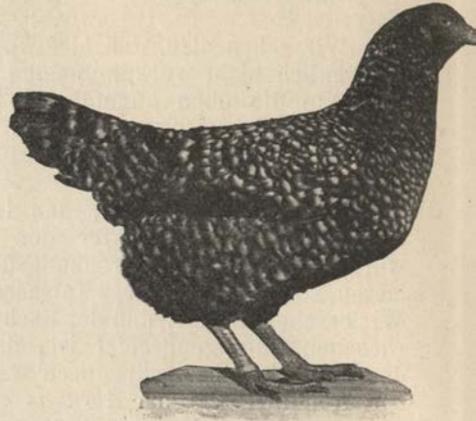


Fig. 325.

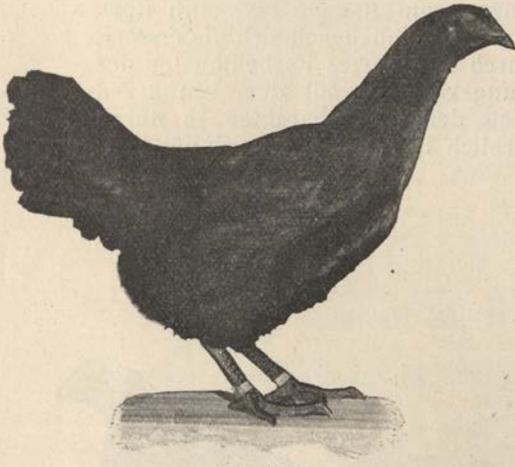


Fig. 326.

Fig. 324. Gegitterter  $F_1$ -Bastard ♂.  
Nach PEARL und SURFACE (131).

Fig. 325. Gegitterter  $F_1$ -Bastard ♀.  
Nach PEARL und SURFACE (131).

Fig. 326. Nicht gegitterter  $F_1$ -  
Bastard ♀. Nach PEARL und SURFACE  
(131).

1) Aus der Kombination der gegitterten Männchen mit ganz schwarzen Weibchen (Cornish indiane Game) waren sämtliche Nachkommen (von beiden Geschlechtern) gegittert (Fig. 324, 325).

2) Bei der reziproken Kreuzung von denselben Tieren (nicht gegitterte ♂ mit gegitterten ♀) waren alle männlichen Nachkommen gegittert; alle weiblichen nicht gegittert (Fig. 326).

Alle Kreuzungsergebnisse von PEARL und SURFACE erscheinen klar, wenn man mit GOODALE annimmt, daß der Gitterungs- und Geschlechtsfaktor in korrelativem Zusammenhang stehen, daß also das Weibchen stets als Heterozygot zu betrachten ist und zwar in bezug auf das Geschlecht und eventuell auch auf die Gitterung. Andererseits ist das Männchen immer homozygotisch in puncto des Geschlechtes und kann in bezug auf die Gitterung entweder homo- oder heterozygotisch sein. Es zeigte sich ferner dabei, daß das Gittermuster als ein einheitlicher Charakter vererbt wird und daß die intensivere Pigmentierung über die weniger intensive stets dominiert.

Aber nicht bei allen Tieren entsprechen die Verhältnisse den bisher erkannten Typen, in denen sich der weibliche Charakter als heterozygotisch, der männliche dagegen als homozygotisch erwies. In dieser Hinsicht sind beachtenswert die Untersuchungen von T. H. MORGAN (119—121) mit der Taufliege *Drosophila*, bei der das Weibchen homozygotisch, das Männchen heterozygotisch ist. *Drosophila* zeichnet sich durch rote Augen aus; als in einer Kultur weißäugige männliche Mutanten auftraten, wurden sie von MORGAN zur Kreuzung verwendet.

Aus der Kreuzung eines rotäugigen Weibchens mit einem weißäugigen Männchen resultierten 93 Nachkommen, die alle rotäugig waren. Bei der Inzucht zwischen diesen Nachkommen erhielt MORGAN in der F<sub>2</sub>-Generation rotäugige Weibchen und Männchen, wie auch weißäugige Männchen, und zwar:

rotäugige ♀ 302  
 rotäugige ♂ 179  
 weißäugige ♂ 110.

Daraus ist zu ersehen, daß in dieser Generation die Männchen- und Weibchenanzahl approximativ gleich ist (289 : 302).

Die Resultate werden bei Annahme der Voraussetzung verständlich, daß die Rotäugigkeit (R) über die Weißäugigkeit (W) dominiert; im Heterozygoten können wir das durch die Formel R<sub>w</sub> ausdrücken; daß weiter die Männlichkeit (M) über die Weiblichkeit (F) dominiert, also im Heterozygoten M<sub>f</sub>.

Es wurde hier in der Parentalgeneration ein rotäugiges Weibchen, also RR ff mit einem weißäugigen Männchen ww M<sub>f</sub> gepaart. Die Sonderung der Gameten hatte folgende Zusammensetzung derselben zur Folge:

Rf	X	Rf
↓	↙ ↘	↓
wM		wf

nach der Kreuzung dieser Gameten bekommt man: R<sub>w</sub> M<sub>f</sub>, R<sub>w</sub> ff, R<sub>w</sub> ff, R<sub>w</sub> M<sub>f</sub>  
 rot ♂ rot ♀ rot ♀ rot ♂

also, wie wir gesehen haben, lauter rotäugige Exemplare.

Kreuzt man dieselben miteinander, also: R<sub>w</sub> m<sub>f</sub> × M<sub>w</sub> ff resp. ihre Gameten:

Rf	X	wM
↓	↙ ↘	↓
Rf		wf

so erhält man: RR ff, ww M<sub>f</sub>, R<sub>w</sub> m<sub>f</sub>, R<sub>w</sub> M<sub>f</sub>  
 rot ♀ weiß ♂ rot ♂ rot ♂

also das Resultat der Kalkulation stimmt vollkommen mit dem Experimentalergebnis.

Ich habe hier bloß ein Beispiel angeführt, welches uns zur Illustration genügen muß, daß bei *Drosophila* das Männchen als Heterozygot, das Weibchen als Homozygot, ähnlich wie bei *Bryonia* (CORRENS), aufzufassen ist.

In diesem Beispiel haben wir auch die vom Geschlecht abhängigen resp. mit ihm verkoppelten Merkmale kennen gelernt. Bei *Drosophila* sind sogar mehrere solche Charaktere vorhanden, doch ist mir in dieser orientierenden Skizze nicht möglich, auf die Hypothesen MORGANS (120, 121), durch welche er diesen gewissen Zusammenhang zu erläutern sucht, näher einzugehen.

### 5. Falsche Bastarde, Monolepsis, Pseudogamie.

Von den Botanikern wurden Fälle beobachtet, in denen aus der Kreuzung ein Bastard resultiert, welcher nach der Terminologie von DE VRIES sensu stricto den Namen „einseitiger Bastard“ verdient. MILLARDET (115) hat nämlich durch Kreuzungen verschiedener Erdbeerarten Bastarde erhalten, welche rein mütterlichen Charakter zur Schau tragen. Sie wurden als falsche Bastarde bezeichnet. Bei falschen Bastarden, wie es LANG (104b) richtig präzisiert, tritt von den allelomorphen Merkmalen jeweils nur das eine (das dominante) bei der Tochtergeneration in die Erscheinung. Diese Form der Vererbung gehört demnach nur scheinbar zum alternativen Vererbungstypus. HURST (86a, b) hat ähnliche Erscheinungen in der Familie der Orchideen beobachtet. In seinen umfangreichen Experimenten hat BATESON diese Erscheinung als ausnahmsweise hervortretend bezeichnet. Bei der *Matthiola* erhielt er unter 12 abnormen Kreuzungsergebnissen 9 falsche Bastarde und fand auch bei Hühnern in bezug auf Kammgestalt dieselbe Erscheinung ausnahmsweise. Bei der Erklärung dieser Erscheinung hebt er hervor: „Solche Phänomene könnten vielleicht als Bestätigung der von STRASBURGER und BOVERI geäußerten Meinung gelten, daß die Befruchtung aus zwei distinkten Vorgängen besteht, der Entwicklungserregung und der Vereinigung der Charakteranlagen in der Zygote“ (4, p. 154). Er schlägt für diese Erscheinung den Namen Monolepsis vor, im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Resultat der Hybridisation, für das er die Bezeichnung Amphilepsis empfiehlt.

In einem früheren Kapitel habe ich die Resultate der Forschungen von O. HERTWIG mit Radiumwirkung auf die Gameten besprochen und dort hervorgehoben, daß mir die Bezeichnung „falscher Bastard“ für die von ihm gewonnenen Hybriden als glücklich erscheint, und daß ich dieselbe für die auf dem Wege der heterogenen Befruchtung produzierten Keime gebrauchte.

Hier ist auch der Ort, um der von PRZIBRAM (138) ausgeführten recht instruktiven Experimente Erwähnung zu tun. Diesem Forscher ist es nämlich gelungen, künstlich eine Kreuzung zwischen den Insekten *Mantis religiosa* ♂ und *Sphodromantis bioculata* ♀ herbeizuführen, und zwar indem er Spermatophoren des ersteren in die Kloake der letzteren einführte. Aus den Eikokons schlüpften zwei Junge aus, welche sowohl auf den ersten Blick schon beim Auschlüpfen wie auch bei näherer mikroskopischer Untersuchung ganz der Mutter glichen. An einem Exemplar gelang auch die Aufzucht bis zur Imago, das sich zu einem in nichts von einer grünen *Sphodromantis* unterscheidbaren Exemplar entwickelte. Dieses Männchen wurde mit einem *Sphodromantis*-Weibchen gepaart, und die aus den Eikokons ausgeschlüpfen Jungen folgten größtenteils in der grünen Farbe ihren Eltern, doch gab es darunter auch olivenfarbene und grünbraune Exemplare; die Färbung vererbte sich also gerade so, wie es PRZIBRAM (138) bei einer analogen Kreuzung von reingezogener *Sphodromantis* nachgewiesen hat. Diese Dreiviertelblut-*Sphodromantis* wurden von PRZIBRAM weiter in Inzucht geführt und lieferten stets wieder ihnen völlig gleichende, von grünen *Sphodromantis* nicht unterscheidbare Exemplare.

PRZIBRAM ist der Meinung, daß hier am wahrscheinlichsten die Annahme sein dürfte, daß fremdartiges Sperma einzig und allein die Entwicklungserregung auslöst, ohne daß die erblichen Anlagen des

Vaters aktiviert werden. PRZIBRAM nennt diesen Prozeß Pseudogamie, das Wesen dieser Erscheinung könnte erst durch zytologische Befruchtungsforschungen aufgedeckt werden; mir erscheint es möglich, daß man hier eine Elimination gewisser Spermakomponenten finden wird, etwa im Sinne der BALTZERSCHEN Eliminationserscheinungen; doch kann dies erst auf Grund spezieller Forschungen aufgeklärt werden.

LANG (104b) hat bei der Kreuzung von *Tachea hortensis* und *T. nemoralis* einseitige Bastarde erhalten, er glaubt, daß die Erscheinung entweder auf Selbstbefruchtung oder auf normale Parthenogenese, oder endlich auf Pseudogamie zurückführbar ist. Nach BALTZER (3a) handelt es sich wahrscheinlich um Selbstbefruchtung oder Parthenogenese.

Ueber einseitige Bastarde bei Oenotheren vgl. p. 1006—1008.

## 6. Experimentelle Forschungen zur Aufklärung der Vererbungserscheinungen und ihrer kausalen Momente.

Wir haben in den vorhergehenden Kapiteln die Vererbungserscheinung als solche kennen gelernt und uns mit verschiedenen Merkmalskategorien wie auch mit den Regeln, nach denen sich die Vererbung vollzieht, vertraut gemacht und wollen jetzt noch über Forschungen berichten, die sich mit der Frage befassen, welche Momente als Vermittelung zwischen der elterlichen Generation und den Nachkommen wirken und die Aehnlichkeit der Deszendenten mit den Eltern sichern.

In der modernen Biologie wird die morphologische Formbildung, wie auch die Entfaltung der physiologischen vererbbaaren Merkmale in der neu entstehenden Generation nicht nur als echte Neubildung, sondern auch als Aktivierung der im Keime inhärenten Anlagen aufgefaßt. Mit anderen Worten, die meisten Biologen sind überzeugt, daß die Entwicklung nicht nur als Epigenese, sondern auch als Evolution oder Präformation bezeichnet werden muß. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diejenige Substanz, welche sich von dem elterlichen Organismus abtrennt und den Ausgangspunkt für die nächste Generation bildet, diese Anlagen der elterlichen Charaktere enthalten muß. Betrachtet man ein einzelliges Protozoen, welches sich in zwei Tochterorganismen teilt, so müssen sich die gesamten Anlagen der ganzen morphologischen Struktur und aller physiologischen Eigenschaften in jedem Teil des elterlichen Organismus, aus welchem sich die Tochterindividuen entwickeln, vorfinden.

Bei der Fortpflanzung durch Knospung enthält die Knospe diese Anlagen; bei der Zeugung durch Sporen, Gemmulen oder Geschlechtselemente müssen durch diese die elterlichen Charaktere sich auf die Nachkommenschaft übertragen.

### a) Substanzkontinuität bei der Zellteilung.

Aber nicht nur bei der Fortpflanzung der ganzen Organismenindividuen, sondern auch bei der Vermehrung der Zellen im Metazoenkörper müssen die Eigenschaften der Mutterzelle auf die Tochterelemente übertragen werden. Und wenn wir mit einfacherem Geschehen beginnen wollen, so muß zuerst die Frage ermittelt werden, wie die Uebertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Tochterzellen bei einzelligen Organismen resp. bei der Fortpflanzung einzelner Zellen des Metazoenkörpers zustande kommt.

Um den Prozeß der Substanzkontinuität bei einzelnen Zellen zu analysieren, muß besondere Aufmerksamkeit der Zellvermehrung gewidmet werden, besonders dem karyokinetischen Vorgang, welcher bei Zellfortpflanzung am häufigsten auftritt. Die gründliche Analyse des karyokinetischen Prozesses vom Standpunkte des Vererbungsproblems aus verdanken wir WILHELM ROUX (140), dessen Arbeit „Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren“ den Ausgangspunkt für einen großen Teil der Literatur bildet, welche die Bedeutung der chromatischen Substanz als eines Vererbungsträgers behandelt. Nach der Beschreibung des Verlaufes der Mitose (vgl. p. 514—515) stellt sich Roux die Frage, „wozu dieses ganze weitläufige Formenspiel da ist, welchen Nutzen es für den Endzweck der Teilung des einfachen Kernes in zwei Hälften hat“, und kommt nach sorgfältiger Erörterung dieser Frage zu dem Schluß, daß bei der karyokinetischen Sonderung der chromatischen Substanz „irgendeine bestimmte Sonderung auch der Qualitäten“ stattfinden muß. Die genaue Halbierung der chromatischen Substanz, wenn mit ihr die mannigfaltigen Qualitäten der Mutterzelle zusammenhängen, liegt im Interesse der gleichen Uebertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Tochterzellen. Nun kann dieser Zweck nach Roux um so leichter erreicht werden, „je kleiner die Masse des ganzen Gebildes und je geringer die Anzahl der ihrer Menge nach zu halbierenden Qualitäten ist, weil in beiden Fällen um so leichter eine gleichartige Mischung herstellbar ist und weil dabei jede Qualität mit immer weniger anderen Qualitäten in Berührung kommt“.

Bei einem solchen Halbierungsprozeß muß es sich demgemäß nicht nur um Halbierung der Totalmasse eines Substanzgemenges, sondern auch um Halbierung der Masse jeder einzelnen Qualität handeln, was Roux (139a) als qualitative Halbierung bezeichnet. Roux unterscheidet bei jeder Karyokinese 1) primäre Teilung, bei welcher Materialverkleinerung hergestellt wird, und 2) sekundäre Teilung oder Massensonderung, bei der die einzelnen Körner halbiert und jede Hälfte einer bestimmten Seite zugeführt wird.

Alle diese komplizierten Halbierungseinrichtungen betreffen die chromatische Kernsubstanz der Zelle, so daß man eben in bezug auf diese Substanz die Tendenz der möglichst genauen Halbierung feststellen kann. Der Halbierungsprozeß bedingt die genaue Verteilung der chromatischen Substanz auf beide Tochterelemente. Roux glaubt deshalb, daß man aus den sehr komplizierten Kernteilungsvorrichtungen „rückwärts“ schließen kann, daß die Substanzkontinuität hauptsächlich den Kernapparat, speziell die chromatische Substanz betrifft, daß in ihr die Mannigfaltigkeit der Qualitäten lokalisiert ist, daß „dagegen der Zelleib in viel höherem Maße durch Wiederholung gleich beschaffener Teilung gebildet wird als der Kern“. Die Hauptrolle in dem Prozeß der Halbierung der für die Zelle charakteristischen Qualitäten schreibt also Roux dem Zellkern zu; in scharfsinniger Weise weist er aber darauf hin, daß man sich den Zelleib und den Zellkern als tätige Fabriken von so hoher Kompliziertheit vorstellen muß, „daß man sie nicht einfach in der Mitte auseinanderschneiden kann“.

Wie wichtig auch die Erörterungen von Roux und seiner Analyse der Karyokinese ist, so hat dieser Autor doch in seiner Arbeit keinen direkten Beweis geliefert, daß das Chromatin als Vererbungsträger betrachtet werden kann. Um so weniger kann man aus dem Verlauf der Mitose schließen, daß nur der Kernsubstanz diese Bedeutung zu-

kommt und daß das Protoplasma absolut keinen Anteil daran haben kann.

Es muß noch weiter bemerkt werden, daß viele Zellen sich auch amitotisch vermehren können; ja, es können sich in einem und demselben Organismus gewisse Zellgruppen karyokinetisch, andere dagegen amitotisch fortpflanzen. Deshalb erhob sich im Laufe der Vererbungsstudien die Frage, ob diese beiden Kernteilungstypen als gleichwertig zu betrachten sind, ob in der unterbrochenen Reihe aufeinander folgender Zellgenerationen das eine Mal Karyokinese, das andere Mal wiederum Amitose auftreten kann. FLEMMING (51), ZIEGLER (193, 194), ZIEGLER und VOM RATH (192) u. a. behaupteten, daß die Amitose stets ein Anzeichen des bevorstehenden Unterganges der Kerne sei. CHILD (20—23) dagegen, welcher sich mit der Amitose in mehreren Mitteilungen beschäftigt und sie auch in den Geschlechtsdrüsen beobachtete, vertritt die Meinung, daß die Amitose und Karyokinese als gleichwertige Prozesse aufzufassen seien.

Es dürfte aber ein vergebliches Unternehmen sein, wenn man auf Grund deskriptiver Untersuchungen der Lösung dieser Frage nahe-rücken wollte, sondern es muß hier nur der experimentelle Weg beschrieben werden. NATHANSOHN (122) beobachtete z. B. in *Spirogyra*-Zellen bei Behandlung mit verdünnten Aetherlösungen Teilung an Stelle der Karyokinese und faßt diesen Prozeß als Amitose auf; nach Aufhebung der erwähnten Wirkung teilten sich die auf amitotischem Wege entstandenen Zellen weiter karyokinetisch. Die Versuche von GURWITSCH (60a) an zentrifugierten *Triton*-Eiern, die Experimente von J. BURY (16), in welchen die Echinideneier der Temperatur 0° ausgesetzt wurden, scheinen dafür zu sprechen, daß die Amitose unter gewissen Bedingungen der Karyokinese gleichwertig sein kann.

Bei der Beurteilung dieser Experimente muß man jedoch noch berücksichtigen, daß der Verlauf der Karyokinese in vielen Fällen und eben durch Einwirkung äußerer Faktoren stark modifiziert werden kann. Die oben erwähnten von NĚMEC (123) an botanischem Material vorgenommenen Untersuchungen, in denen wachsende Wurzeln chloralisiert wurden, die Studien von HÄCKER (63) und SCHILLER (144) an *Cyclops*-Eiern, von KONOPACKI (103) an mit hypertonischen Lösungen behandelten Echinideneiern ergaben, daß die Karyokinese oft amitose-ähnlichen Verlauf nimmt. Ich glaube, daß es am sichersten wäre, bei der Entscheidung der Frage, ob man es in einem gegebenen Fall mit Karyokinese oder Amitose zu tun hat, sich an die vortreffliche Skizze über Mitose von ROUX zu halten. Wenn man wirklich die beiden in dieser klassischen Arbeit postulierten Phasen findet, d. i. die primäre Phase der Zerkleinerung des Materials und die sekundäre der Halbierung der Chromatinkörnchen, so unterliegt es keinem Zweifel, daß der Kernteilungstypus karyokinetisch ist. Vermißt man aber diese beiden Stadien der Mitose, so sehe ich keinen Grund, warum wir uns so energisch gegen die Annahme einer Amitose, resp. einer gewissen Häufigkeit der Verbreitung dieses Typus wehren sollen<sup>1)</sup>.

Wenn wir am Schlusse dieser Erörterungen uns noch die Frage stellen, welche Bedeutung die Entscheidung der Frage nach der Gleich- oder Ungleichwertigkeit der Karyokinese und der Amitose für das Vererbungsproblem hat, so müssen wir uns an das halten, was

1) Näheres über das Verhältnis der Karyokinese zur Amitose, wie auch eine genauere Analyse des ganzen Problems findet sich im Buche von GODLEWSKI (56, p. 110—123).

wir über die Bedeutung des Chromatins oben gesagt haben: Wäre nämlich einzig und allein die Karyokinese jene Zellteilungsform, welche die Qualitätsverteilung zustande bringt, so könnte das als ein Argument für die Behauptung gelten, daß die Uebertragung der der Zelle eigentümlichen Charaktere nur mit der chromatischen Substanz in Beziehung steht, weil nur das Chromatin allein jenen Zellbestandteil darstellt, welcher bei der Karyokinese genau halbiert zu werden scheint, und nur das Chromatin in seinem Verhalten während der Mitose jenen Bedingungen entspricht, welche von W. ROUX als zweckmäßige Einrichtungen für einen exakten Teilungsakt anerkannt worden sind. Aber schon die Protozoenlehre beweist, daß dort die Karyokinese und Amitose als gleichwertige Kernteilungsarten anzusehen sind, und wir haben gesehen, daß auch aus experimentellen Forschungen hervorgeht, daß bei Metazoen die Amitose der indirekten Kernteilung gleichwertig sein kann (ich sage nicht, daß sie es immer ist!). In Anbetracht dessen erscheint die Beweiskraft der Argumentation, welche sich auf die Bedeutung der Karyokinese für den Vererbungsmechanismus stützt, bedeutend geschwächt.

Aber so wie so wäre es nur eine indirekte Beweisführung; direkte Beweise können nur Experimente liefern.

#### b) Ueber die Lokalisation der „vererbungstragenden“ Substanzen in den Geschlechtselementen.

In meinen allgemeinen Bemerkungen über den Befruchtungsvorgang (vgl. p. 792) habe ich darauf hingewiesen, daß gleichzeitig mit der Anregung zum Entwicklungsprozeß sich auch die Uebertragung der elterlichen Merkmale auf die aus dieser Verschmelzung der Keimzellen hervorgehenden Nachkommen vollzieht. Die Frage nach der Lokalisation derjenigen Substanz, in welcher die gesamten Anlagen der elterlichen Merkmale inhärent sind, wurde schon vielfach diskutiert.

Die in Rede stehende Substanz wird von einigen Autoren als ein Aggregat von Mannigfaltigkeitsanlagen betrachtet, die übrigen hingegen, wie z. B. DRIESCH, vertreten die Ansicht, daß man in dieser Materie nur Mittel zur Ausführung der dem Ei inhärenten Potenzen zu erblicken habe.

Die Argumente für diese Behauptung sind verschiedenen Forschungsgebieten entnommen:

#### α) Die Untersuchung des Verlaufes des Befruchtungsvorganges.

M. NUSSBAUM (127), E. STRASBURGER (171) und O. HERTWIG (76) haben fast gleichzeitig und unabhängig voneinander die These aufgestellt, daß die Träger der erblichen Eigenschaften sich im Spermakern und im Eikern, und zwar im Chromatin dieser beiden Vorkerne befinden. Die Anschauungen dieser Autoren stützen sich hauptsächlich auf celluläre Untersuchungsergebnisse wie auch theoretische Erörterungen. O. HERTWIG (78) hat diese Argumente in folgenden Hauptpunkten zusammengestellt:

- 1) die Aequivalenz der männlichen und der weiblichen Erbmasse;
- 2) die gleichwertige Verteilung der sich vermehrenden Erbmasse auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen;
- 3) die Verhütung der Summierung der Erbmasse, wozu bekanntlich die Reduktionsteilungen dienen;
- 4) die Isotropie des Protoplasmas.

Die drei ersten hier aufgezählten Punkte bilden wirklich Argumente (nicht Beweise) dafür, daß der Kern als Vererbungsträger der Geschlechtselemente zu betrachten ist, bilden aber allerdings absolut keinen Anhaltspunkt für die Behauptung, daß damit ein Kernmonopol in dem Mechanismus der Vererbung anzunehmen ist. In dieser Beziehung stimme ich vollkommen mit R. FICK (45, 46) überein und verweise auf meine an anderen Orten (p. 56) durchgeführte Diskussion.

Was die Isotropie des Ooplasmas betrifft, so kann diese These in Anbetracht der Ergebnisse der Entwicklungsmechanik, in Anbetracht der Arbeiten von ROUX (140), DRIESCH und MORGAN, FISCHER (47), E. WILSON (185a) und vieler anderer Studien absolut nicht aufrecht erhalten werden.

β) Die Konstanz der Chromosomenanzahl während der Bildung der Geschlechtselemente und im befruchteten Ei.

Die cellulären Studien, besonders die klassischen Forschungen von TH. BOVERI (9, 13) an Eiern von *Ascaris* und an Reifungsteilungen der Geschlechtselemente dieses Tieres, ferner die Studien über die cellulären Vorgänge in den Echinidenkeimen wie auch andere von Zoologen und Botanikern durchgeführte Untersuchungen haben BOVERI den Anlaß zur Aufstellung des „Grundgesetzes der Zahlenkonstanz“ der Chromosomen gegeben. Nach dieser Regel ist die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und nur davon abhängig, aus wie vielen Elementen dieser Kern aufgebaut wurde.

Das Studium der Reduktionsvorgänge, der sich parthenogenetisch entwickelnden Keime, die nur vom weiblichen Ei ihr Chromatin erhalten, der durch Befruchtung kernloser Eifragmente entstandenen sog. arrhenokaryotischen Embryonen, die cytologische Untersuchung der durch partielle Befruchtung (vgl. p. 800) zur Entwicklung angeregten Eier, wie auch der polyspermisch entstandenen Embryonen bestätigen vollauf das Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen.

Sehr wichtig für dieses Problem sind auch die Untersuchungen der durch Kreuzung entstandenen Keime. So hat z. B. O. ROSENBERG (139) bei *Drosera longifolia* im unbefruchteten Ei 20 gefunden, im männlichen Kerne von *Drosera rotundifolia* sind 10 Chromosomen vorhanden; die Anzahl der chromatischen Elemente in vegetativen Zellen des Hybriden von diesen beiden Arten entsprach den Erwartungen, d. h. sie betrug 30 Chromosomen. Diese Tatsache bildet eine der schönsten Bestätigungen der Zahlenkonstanz. Noch erweitert wurden unsere diesbezüglichen Kenntnisse durch die Forschungen von MOENKHAUS, TENNENT und BALTZER<sup>1)</sup>, welche durch gründliche Studien der Gestalt einzelner Chromosomen in den zur Kreuzung verwendeten Arten auch die Zugehörigkeit einzelner Elemente zu entsprechenden Species nachzuweisen vermochten.

Für das Vererbungsproblem wird dieser in Rede stehenden Regel große Bedeutung zugeschrieben, da die Elemente, welche stets bei einer bestimmten Art in konstanter Anzahl erscheinen, stets als die nämlichen Individuen betrachtet werden, welche, von einer Zellgeneration auf die andere übergehend, die Kontinuität der Substanz erhalten.

1) l. c. p. 906.

Eingehende Beobachtung der karyokinotischen Figuren [BOVERI 13a; BALTZER<sup>1)</sup> u. a.] ergab, daß sich auch eine gewisse Verschiedenartigkeit in der Gestalt der Chromosomen derselben Figur nachweisen läßt, und zwar eine konstante Verschiedenartigkeit, welche auch die Individualitätshypothese bestätigt.

Auch bei der Spermato- und Ovogenese besonders bei Reifungsteilungen wurden Chromosomen nachgewiesen, welche sich durch ihre Größe, Form, Färbbarkeit und eigentümliches Verhalten während der Mitose im Vergleich mit anderen Chromosomen auszeichnen. Solche chromatische Gebilde wurden von HENKING<sup>2)</sup>, MC. CLUNG<sup>2)</sup> u. a. besonders bei Hemipteren und Orthopteren, aber auch außerhalb der Insektengruppe mehrfach als Heterochromosomen, Idiochromosomen oder akzessesische Chromosomen beschrieben. Fig. 56, p. 560 illustriert solche Heterochromosomen des Insekts *Diabrotica*.

Wie die konstante Anzahl der Chromosomen, so ist auch die konstant sich wiederholende Verschiedenheit dieser Elemente als Argument für die Individualität der Chromosomen und eine essentielle Verschiedenheit der einzelnen Chromosomenindividuen angeführt worden. Mit Recht bemerkt dazu aber V. HÄCKER (64, p. 109): „da manche Beobachter angeben, daß derartige Größenunterschiede sich im Verlaufe der Teilung ausgleichen, so bleibt für die Vermutung der Raum offen, daß sowohl die konstanten wie die inkonstanten Größenunterschiede wenigstens bei einigen Objekten auf ungleich rascher (heterochroner) Entwicklung der einzelnen Chromosomen beruhen, wie eine solche namentlich deutlich in den polychromosomalenen Kernen der Radiolarien zutage tritt“.

Gegen die Individualitätshypothese wurden zahlreiche Argumente besonders von FICK (45, 46) und DELLA VALLE (177) ins Feld geführt. Dieses Thema jedoch, welches mehr in das Gebiet der Cytologie gehört, soll uns hier nicht aufhalten.

Nimmt man die Individualitätshypothese der Chromosomen an, so ist sie bloß ein Argument, daß die Kontinuität der Substanz durch Chromosomen erhalten bleibt. Besonders aber ist damit noch lange nicht bewiesen, daß nur durch die Chromosomen die spezifischen Charaktere der elterlichen Zellgenerationen auf die Tochterelemente übertragen werden. Zusammenfassend kann man sagen, daß die cytologischen Studien zahlreiche Argumente (nicht Beweise) für die wichtige Rolle liefern, welche der Zellkern bei dem Mechanismus der Vererbung elterlicher Eigenschaften spielt; sie haben jedoch absolut keine Tatsachen zutage gebracht, nach welchen man schließen könnte, daß dem Zellprotoplasma kein Anteil daran zukommen könnte.

Die bisher besprochenen Untersuchungsergebnisse, die ich hier nur in den allerwichtigsten Zügen geschildert habe, haben allerdings mehr morphologisch-cytologischen Charakter. Das in Rede stehende Problem kann aber definitiv nur auf Grund experimenteller Forschungen entschieden werden, und, wie wir bald sehen werden, stellen sich hierbei auch recht bedeutende Schwierigkeiten entgegen. Der Weg, den man hier in entwicklungsphysiologischen Forschungen eingeschlagen hat, führte in drei Hauptrichtungen: Bastardierungsexperimente, Kom-

1) Vgl. Literaturverzeichnis p. 906.

2) Vgl. Literaturverzeichnis p. 566—569.

bination der Bastardierung mit künstlicher Parthenogenese und Analyse der künstlich durch Polyspermie hervorgerufenen mehrpoligen Mitosen.

γ) Bastardierungsexperimente als Mittel zur Analyse der Lokalisation der die Vererbung bedingenden Substanzen.

Zum Studium des Problems der Lokalisation der Substanz, welche die Vererbungsrichtung zu bedingen vermag, eignen sich nur diejenigen Kreuzungskombinationen, bei denen der Vererbungstypus bereits gut bekannt ist. Es handelt sich bloß um die erste Generation der Nachkommenschaft, und es muß hier stets zuerst ermittelt werden, ob die Hybriden immer intermediär sind, oder aber ob sie mehr nach dem Vater resp. nach der Mutter schlagen, und weiter muß auch festgestellt werden, wie sie sich in dieser Beziehung hinsichtlich ihrer verschiedener Charaktere verhalten.

Der weitaus größte Teil der uns hier interessierenden Experimente wurde an Echinodermen ausgeführt. Dieses Material ist aus verschiedenen Gründen, besonders in Anbetracht der leichten Durchführbarkeit der künstlichen Befruchtung sowohl in reinen als auch in Kreuzungskulturen sehr bequem; immerhin aber muß als besonderer Nachteil der an diesem Material durchgeführten Versuche hervorgehoben werden, daß die Echinodermenkulturen bis zu den letzten Zeiten sich über das Pluteusstadium nicht heranzüchten ließen. Aber auch die neueren Forschungen [DELAGE<sup>1)</sup>, ALLEN<sup>1)</sup>, LLOYD und SHEARER<sup>1)</sup>] beweisen, daß die Züchtung recht schwierig ist und daß die starke Mortalität der Keime eine größere Anzahl weit herangezüchteter Tiere nicht erwarten läßt. Bei den meisten Untersuchungen kommen demnach nur diejenigen Charaktere in Betracht, welche im embryonalen Leben recht früh zum Vorschein kommen.

Die Kreuzungen, an unverletzten Geschlechtselementen durchgeführt, können zwar das Problem der Lokalisation der „vererbungs-tragenden“ Substanz nicht entscheiden, sie bilden jedoch bedeutungsvolle Kontrollversuche für weitere Forschungen. Aus den verschiedenartigsten Bastardierungsexperimenten ergibt sich, daß die Kreuzung entweder intermediäre Bastarde ergibt, oder daß der alternative Hereditätstypus vorherrscht. Man muß jedoch beachten, daß z. B. bei der Kreuzung von *Sphaerechinus* ♀ und *Echinus* ♂ oder *Strongylocentrotus* ♂ in einer und derselben Kultur die einen Plutei wirklich intermediär sind, während die anderen mehr oder sogar ganz nach dem Vater oder nach der Mutter schlagen.

Was den alternativen Vererbungstypus anbelangt, so ergibt sich z. B. aus den Forschungen von VERNON (178, 179), welcher zahlreiche Echinidenarten (*Sphaerechinus*, *Strongylocentrotus*, *Echinocardium*, *Arbacia*, *Derocidaris* u. a.) miteinander in verschiedenen Kombinationen kreuzte, daß die Präpotenz des mütterlichen Charakters fast als Regel hervortritt. Auch die Untersuchungen der Keime, welche der heterogenen Kreuzung ihre Genese verdanken [*Strongylocentrotus* ♀ mit *Asterias* ♂, LOEB<sup>2)</sup>, HAGEDOORN (65), *Echinus* ♀, *Sphaerechinus* ♀, *Strongylocentrotus* ♀ mit *Antedon* ♂, GODLEWSKI (54 u. 55), mit *Mytilus* ♂, KUPELWIESER<sup>3)</sup> u. a.], ergaben stets dasselbe Resultat: die Plutei resp. die Embryonen schlugen vollständig nach der Mutter. Ich kann hier

1) Vgl. Literaturverzeichnis p. 906 u. ff.

2) Vgl. Literaturverzeichnis p. 911, No. 130—135.

3) Vgl. Literaturverzeichnis p. 910, No. 106—109.

LOEB, KING u. MOORE (106) absolut nicht zustimmen, wenn sie behaupten, daß wir es hier mit dem MENDELSchen Typus zu tun haben. Solange man absolut nichts von der  $F_2$ -Generation weiß, kann man auch nicht entscheiden, ob hier der MENDELSche Typus vorliegt, oder ob man z. B. sogenannte falsche Bastarde vor sich hat, resp. mit irgendeinem anderen alternativen Vererbungstypus zu schaffen hat.

Diese Bemerkungen genügen zur Orientierung im Experimentalmaterial.

Um dem Problem der Lokalisation der vererbungsrichtenden Substanz näher zu treten, hat BOVERI (10) in seiner grundlegenden Arbeit eine Serie von Experimenten angestellt, in denen er die Bastardierungsmethode mit der Merogoniescheinung kombinierte. Wie wir bereits wissen (vgl. p. 800), hat er definitiv festgestellt, daß kernlose befruchtete Fragmente sich zu entwickeln vermögen: nun hat sich dieser Forscher in seinen weiteren Untersuchungen die Aufgabe gestellt, die kernlosen Eifragmente einer Echinidenart mit dem Samen fremder Art zu befruchten und auf Grund der morphologischen Merkmale solcher Bastardlarve die Vererbungsrichtung in diesem Fall festzustellen.

Wie wir in den vorhergehenden Kapiteln gesehen haben, sprechen gewichtige Argumente dafür, daß die Kernsubstanz des Geschlechtselementes die elterlichen Merkmale auf die Nachkommen überträgt. Ist dieser Satz richtig, so muß der Embryo, welcher aus einem kernlosen, mit fremdartigem Spermatozoon befruchteten Eifragment her stammt, nur die väterlichen Eigenschaften zur Schau tragen.

BOVERI hat in seinen Untersuchungen zwei Echinidenarten verwendet: *Sphaerechinus granularis* ♀ und *Echinus microtuberculatus* ♂. Nach den Angaben der in Rede stehenden BOVERISchen Arbeit (10) soll der Typus der Bastardlarve der Kontrollkultur, welche der Kreuzung zwischen unverletzten Geschlechtselementen von *Sphaerechinus* ♀ und *Echinus* ♂ ihre Entstehung verdankt, eine genaue Mittelform zwischen den reinen Kulturen bilden. Nun hat BOVERI die

*Sphaerechinus*-Eier durch Schütteln in einem Reagenzrohr fragmentiert. Es ist einleuchtend, daß sich nach einem eine Zeitlang dauernden Schütteln des Materials nicht alle Eier gleichmäßig fragmentieren. In diesem Reagenzröhrchen werden sich ganze unverletzte Eier befinden, daneben kernlose und kernhaltige Fragmente. Diese Ramschkultur wurde nun mit *Echinus*-Sperma befruchtet und bis zum Pluteusstadium gezüchtet. Die Untersuchung des daraus gewonnenen Materials ergab:

1) Bastardlarven (Fig. 303, p. 954) von der Größe der gewöhnlichen Larve, welche ihrer Struktur nach die Mittelform zwischen dem reinen *Sphaerechinus*- (Fig. 302, p. 954) und reinen *Echinus*-Typus (Fig. 301, p. 954) darstellen.



Fig. 327. Zwerglarve, Bastard *Sphaerechinus*-Eifragment und *Echinus*-Sperma. Nach BOVERI. (Vgl. dazu Fig. 301 u. 302 p. 954.)

2) Zwerglarven, welche bis auf die oft bedeutend reduzierte Größe ebenfalls dieselbe gemischte Form repräsentieren.

3) In spärlicher Anzahl konnte BOVERI endlich Zwerglarven von reinem *Echinus*-(väterlichen)Typus konstatieren (Fig. 327).

Die Genese dieser drei verschiedenen Larventypen deutet BOVERI folgendermaßen: Die großen Bastardlarven der ersten Kategorie sollen nach ihm aus ganzen, beim Schütteln nicht beschädigten Eiern herkommen, die Zwerglarven des Bastardtypus entstammen kernhaltigen *Sphaerechinus*-Eifragmenten, welche mit *Echinus*-Sperma befruchtet wurden, und die dritte Kategorie endlich der Zwerglarven von rein väterlichem Typus leitet er von kernlosen *Sphaerechinus*-Eibruchstücken ab, welche bei der Befruchtung den *Echinus*-Samenkern erhalten haben.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß, wenn die hier von BOVERI angegebene Interpretation der Genese der Larven richtig ist, wenn die mit rein väterlichen Merkmalen nur von kernlosen Eifragmenten herkommen, der Prozeß der Uebertragung der elterlichen Charaktere nur von der Kernsubstanz abhängt. Wenn man ferner berücksichtigt, daß die Elemente, welche den Ausgangspunkt für die Entwicklung dieser Larven gebildet haben, das mütterliche Protoplasma besaßen, und die mütterlichen Merkmale nicht zur Entfaltung gelangten, so konnte daraus ein weiterer Schluß gezogen werden, daß nämlich das Protoplasma bei dem Vererbungsmechanismus keine wichtigere Rolle spielt.

Die Arbeit von BOVERI, deren Hauptgedanken ich hier in kurzem skizziert habe, ist vom biologischen Standpunkte als eine wirklich klassische Leistung zu bezeichnen. Sie gab auch Anregung zu einer ganzen Reihe von Forschungen in dieser Richtung, sie leitete die Untersuchung auf das cytologisch-experimentelle Gebiet, auf welchem in der Tat die Lösung des in Rede stehenden Problems zu gewärtigen ist.

Die Art und Weise, wie BOVERI seine Befunde deutet, wurde jedoch in der biologischen Literatur einer Kritik unterzogen und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil SEELIGER (151) und MORGAN (116) in ihren Kreuzungsversuchen an gleichem Material festgestellt haben, daß die einfache Skelettform der Larven der väterlichen Art bei den Bastardlarven (ohne Fragmentation der Eier, also ungeachtet des Vorhandenseins des weiblichen Kernes) in typischer Reinheit sehr häufig auftritt, daß dagegen der rein mütterliche Skeletttypus, welcher bedeutend komplizierter ist, in den Bastardlarven niemals zur Entwicklung gelangt. Demnach ist es möglich, daß das Hervortreten des väterlichen Gerüstwerkes nicht auf den Mangel des weiblichen Kernapparates zurückführbar ist.

Die von STEINBRÜCK (164) durchgeführten Untersuchungen der Bastardlarven sprachen ebenfalls gegen die BOVERISCHE Deutung seiner Experimente <sup>1)</sup>.

Außerdem muß man noch darauf hinweisen, daß bei vielen Tieren in das Ei auch die plasmatische Geißel des Spermatozoons während der Befruchtung hineindringt. In neuerer Zeit wurde diese Tatsache auch für Echiniden von DANTON — vgl. p. 975 und Fig. 202 a — festgestellt. Man könnte demgegenüber einwenden, daß die Quantität des männlichen Protoplasmas im Verhältnis zum Ooplasma sehr gering ist. Dieser Umstand wurde mehrmals bereits als entscheidendes Argument ins Feld geführt. Ich glaube aber, daß die Quantität des betreffenden Stoffes hier am wenigsten bedeutet. In der modernen

1) Weitere Literaturangaben in dieser Beziehung habe ich a. a. O. (56) zusammengestellt.

Biologie werden immer mehr Erscheinungen auf die Wirkung der Enzyme zurückgeführt. Ein in der Vererbungslehre so erfahrener Forscher wie BATESON (7) spricht sich eben dafür aus, daß die Enzyme bei der Hereditäterscheinung eine prinzipielle Rolle spielen. Wir wissen auch, daß die Menge der Enzyme oder katalytischer Substanzen im Verhältnis zu den von ihnen umgewandelten Stoffen in der Regel sehr gering ist.

Es ist ferner zu beachten, daß, man um den Anteil des Eiprotoplasmas an dem Vererbungsmechanismus auszuschließen, erst den Beweis erbringen müßte, daß alle kernlosen bastardierten Fragmente stets ausschließlich väterliche Charaktere aufweisen, denn schon ein einziger Fall, wo ein aus einer solchen Kultur hervorgegangener Embryo rein mütterliche Charaktere oder sogar eine Andeutung irgendeiner mütterlichen Eigenschaft zeigte, müßte als Beweis gelten, daß auch dem Protoplasma eine Rolle beim Vererbungsmechanismus zukommt.

Ich möchte nicht mißverstanden werden — es liegt mir fern, die Tragweite der außerordentlich schätzenswerten Arbeit von BOVERI irgendwie zu vermindern. Ich glaube, daß diese Arbeit für die Bedeutung des Kernes bei dem Vererbungsmechanismus spricht, daß auf Grund dieser Resultate jedoch das Monopol der Kernsubstanz in dem Vererbungsprozeß nicht bewiesen worden ist.

Daß der Kern bei der Uebertragung der elterlichen Merkmale eine wichtige Rolle spielt, geht auch aus der die Untersuchungen von BOVERI ergänzenden Mitteilung von MAC FARLAND (109) hervor, welcher nachgewiesen hat, daß diejenigen Bastardlarven aus der von BOVERI beschriebenen Ramschkultur, welche rein väterliche Charaktere zur Schau trugen, kleinkerniger sind, daß sie demnach wahrscheinlich arrhenokaryotisch waren.

Nachdem J. LOEB die Methode der heterogenen Kreuzung entdeckt hatte (vgl. p. 867 u. ff.), wurde sie von GODLEWSKI (54, 55) verwendet, um die von BOVERI bereits für das Vererbungsproblem angewandte Methode der Befruchtung von Eifragmenten an anderem Material zu versuchen.

Wie bereits oben (p. 872) erwähnt wurde, ist es ihm gelungen, die Echinideneier mit *Antedon*-Samen zu befruchten. Die cytologische Untersuchung ergab, daß wir es hier mit echter Befruchtung mit Karyogamie zu tun haben und daß während der Entwicklung die Chromosomen des fremdartigen Spermatozoons nicht eliminiert wurden. Diese Befunde bildeten den Ausgangspunkt für weitere Versuche. Die *Echinus*-Eier wurden durch Schütteln oder Zerschneiden fragmentiert, sodann wurden nach genauer Durchmusterung der Fragmente unter dem Mikroskop die kernlosen Eibruchstücke herausgefischt, isoliert und mit *Antedon*-Sperma in alkalisiertem Seewasser befruchtet. Ein Teil der so behandelten Eier hat sich wirklich entwickelt. Die Entwicklung schritt gewöhnlich nicht weit fort, da die Sterblichkeit der arrhenokaryotischen Embryonen bei dieser Kreuzungskombination sehr beträchtlich war. Es ist in keinem einzigen Fall gelungen, die arrhenokaryotischen Bastarde bis zum Stadium der Skelettbildung zu bringen, so daß die Untersuchung nur bis zum Gastrulastadium ausgedehnt werden konnte. Abgesehen von den Abnormitäten der ersten Entwicklungsstadien, kann man feststellen, daß sich gewöhnlich eine

normale Blastula mit Mesenchym nach dem mütterlichen Typus entwickelte. Einige arrhenokaryotische Bastardembryonen erreichten das Gastrulastadium, welches ebenfalls dem *Echinus*-Typus entsprach.

Ueber die Richtung der Vererbung konnte jedoch definitiv erst die Skelettbildung entscheiden; ein so weites Stadium erreichten jedoch die arrhenokaryotischen Bastardembryonen nicht. Da indessen die beiden gekreuzten Arten (Echiniden und Comatuliden) sich vor dem Gastrulastadium durch gewisse Merkmale voneinander unterscheiden (Typus der Mesenchymbildung und ihre Dislokation in Embryonen), kann man behaupten, daß hier ohne mütterlichen Kern gewisse mütterliche Eigenschaften aufgetreten sind, die also durch das Ooplasma auf den Nachkommen übertragen worden waren.

GODLEWSKI (55) zieht aus seinen Versuchsergebnissen folgenden Schluß: „Aus meinen Versuchen geht — will man die Ergebnisse dieser Experimente noch so vorsichtig deuten — zum wenigsten hervor, daß bis zum Gastrulastadium, ohne Vorhandensein des mütterlichen Kernes, mütterliche Charaktere zum Vorschein kommen können.“

Ich möchte hier noch einmal betonen, daß ich nie auf Grund meiner Versuche die Rolle des Kernes bei den Vererbungserscheinungen in Abrede gestellt habe; ich behaupte nur, daß man in diesen Versuchsresultaten wieder eine neue Stütze für die Behauptung findet, daß nicht nur der Kernsubstanz, sondern auch dem anderen Bestandteile jeder Zelle, dem Protoplasma, ein Anteil an der Uebertragung der elterlichen Art-eigenschaften, wenigstens bis zum Ende der Gastrulation, sicher zugeschrieben werden muß<sup>1)</sup>.

Auf Grund der bisher besprochenen Versuche über Bastardierung ist es nach meiner Beurteilung unmöglich, ein Argument für absolute Ausschließung des Protoplasmas von dem Anteil am Vererbungsmechanismus definitiv aufzustellen.

1) Seit der Veröffentlichung der Resultate dieser Arbeit wurde ihre Interpretation mehrmals einer Diskussion unterzogen. Ich möchte hier nicht näher darauf eingehen und verweise auf meine in dieser Hinsicht a. a. O. (56, p. 176 u. ff.) angegebenen Bemerkungen. Hier möchte ich nur zwei am häufigsten gestellten Einwänden entgegentreten:

Einige Autoren (C. RABL, 7, NUSBAUM) haben hervorgehoben, daß das Spermatozoon durch Natronlauge abgeschwächt wurde und daß sich deshalb ihre Potenz im fremdartigen Ooplasma nicht entfalten konnte. Wäre dieser Einwand berechtigt, so hätte das für biologische Forschungen prinzipielle Bedeutung. Man könnte in diesem Fall nach Belieben die väterlichen oder mütterlichen Eigenschaften im Nachkommen hervortreten lassen, je nachdem man das männliche oder weibliche Geschlechtselement künstlich abschwächt. Gründliche spezielle Studien von HERBST (38) haben aber nachgewiesen, daß dies leider unmöglich ist.

Andere Autoren behaupten wieder, daß, wenn durch das Protoplasma gewisse Eigenschaften auf die Nachkommenschaft übertragen werden, dies vermittels derjenigen Kernsubstanz geschieht, welche im Ooplasma als Material zur Bildung des künftigen Kernapparates des Keimes deponiert ist (MASING). Demgegenüber muß ich bemerken, daß diese Behauptung auf falscher Stellung des Problems beruht. Wenn wir von Lokalisation der vererbungstragenden Substanz im Protoplasma oder im Kerne sprechen, so verstehen wir den Begriff: Plasma oder Kern in topographischem Sinne. Wenn eine Substanz in der Zelle nicht innerhalb des Kernes liegt, so liegt sie im Protoplasma und muß dann als solches aufgefaßt werden.

δ) Kombination der künstlichen Parthenogenese und der Bastardbefruchtung.

HERBST (68—72) hat sich in seinen Vererbungsstudien folgende Frage gestellt: „Warum stehen die Nachkommen mit ihren Eigenschaften bisweilen in der Mitte zwischen ihren beiden Eltern, warum neigen sie bisweilen mehr dem einen oder mehr dem anderen zu, oder warum gleichen sie mitunter ganz oder nahezu nur dem einen ihrer Erzeuger, während das Bild des anderen unterdrückt zu sein scheint?“

HERBST (68) hat zuerst untersucht, ob die Prävalenz des einen oder des anderen von den Eltern nicht auf den Einfluß äußerer Bedingungen zurückführbar ist. Es wurde hier der Einfluß verschiedener äußerer Bedingungen sowohl auf die Eier wie auch auf die Spermatozoen geprüft; er hat die Veränderung der äußeren Faktoren während der Befruchtung und während des Entwicklungsverlaufes untersucht; alles aber mit negativem Resultat.

Sodann ging HERBST (68, 69) daran, eine Kombination der leichten Anregung zur künstlichen Parthenogenese mit der Bastardierung zu versuchen. Wir wissen, daß die Behandlung der Eier mit Fettsäuren den ersten Anstoß zur Entwicklung gibt: das ist bekanntlich die erste Phase der Entwicklungserregung. Kurz in Fettsäurelösung behandelte Eier wurden in Seewasser ausgewaschen und, nachdem unter dem Mikroskop in vivo wahrnehmbare Veränderungen im Aussehen des Kernes den Beginn der Karyokinese erkennen ließen, wurden diese *Sphaerechinus*-Eier mit *Strongylocentrotus*- oder *Echinus*-Sperma besamt. Trotz der beträchtlichen Sterblichkeit der Embryonen konnte HERBST zahlreiche Plutei aus diesen Kulturen erhalten, und die Untersuchung ergab eine deutliche Prävalenz der mütterlichen Charaktere. Manche von diesen Larven zeichneten sich sogar durch rein mütterlichen Habitus aus.

HERBST hat ferner festgestellt, „daß nicht die Behandlung der Eier an und für sich die Ursache für die Verschiebung der Vererbungsrichtung abgibt, sondern nur das Vorhandensein eines Ansatzes zur Parthenogenese im Befruchtungsmoment“. Die Befruchtung findet hier wirklich statt, so daß wir es nicht mit rein parthenogenetischen Eiern zu tun haben. Das ergibt sich aus Kontrollversuchen, wo ohne Befruchtung kaum das Zweiblastomerenstadium erreicht wurde, ferner aus der morphologischen Betrachtung der Larven, welche gewöhnlich auch gewisse männliche Merkmale zeigten, und endlich aus cytologischen Untersuchungen, durch welche die Karyogamie der Geschlechtskerne festgestellt werden konnte.

Nun drängt sich die Frage auf, welche inneren Entwicklungsbedingungen durch den Anstoß zur Parthenogenese geändert wurden, die die Vererbungsrichtung verändern konnten. HERBST kommt auf Grund einer gründlichen Analyse seiner Studienresultate zu der Ueberzeugung, daß hier einzig und allein die Veränderungen im weiblichen Kernapparat, welcher durch den Anstoß zur Parthenogenese eine Vergrößerung erfährt, maßgebend ist. Seine Untersuchungen ergaben:

1) „Das kritische Stadium, in dem ein auffallender Umschlag in der Vererbungsrichtung eintritt, ist erreicht, wenn der Kern im Befruchtungsmoment in deutlicher Größenzunahme begriffen ist, die jedoch noch nicht ihr Maximum erreicht zu haben braucht.

2) Der Höhepunkt der Verschiebung der Vererbungsrichtung fällt

mit dem Stadium der parthenogenetischen Entwicklung zusammen, in dem der Eikern sein größtes Volumen erreicht hat“.

Das Studium der Kerngröße in den Bastardlarven von HERBST hat ihm ebenfalls die Bestätigung des Prinzips ergeben, daß die Verschiebung der Vererbungsrichtung mütterwärts auf die Zunahme des Kernes im weiblichen Geschlechtselemente zurückzuführen ist. Ich kann hier unmöglich alle sonst sehr interessanten Versuchsergebnisse von HERBST genauer schildern (vgl. in dieser Beziehung GODLEWSKI, 56 p. 190—208) und möchte nur das Hauptprinzip dieser Studien skizzieren. HERBST hat nämlich die Bastardlarven in einzelne Kategorien geteilt, je nachdem sie nach der Mutter oder nach dem Vater schlagen oder endlich die Skelettstruktur auf der einen Körperseite dem Vater, auf der anderen der Mutter ähnlich war, und hat die Größe der Kerne dieser einzelnen Kategorien bestimmt und mit gewöhnlichen Bastardlarven (ohne Ansatz zur künstlichen Parthenogenese) wie auch mit rein parthenogenetischen (ohne nachträgliche Befruchtung mit fremdartigem Sperma) verglichen. Die Größe des Kernes in der Larve ist deshalb von Bedeutung, weil sie von der Kerngröße abhängt, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet (die BOVERISCHE Regel). Es können hier allerdings noch verschiedene Kombinationen vorkommen, da auch partielle Befruchtung (vgl. p. 800) nicht ausgeschlossen ist, andererseits wieder der weibliche Vorkern oft ein sogenannter Muttersternstadium d. i. die Verdoppelung der Chromosomen ohne Kernteilungssakt durchmachen kann.

HERBST kommt auf Grund dieser Untersuchungen zu dem Schluß, daß diejenigen Larven, welche die größte Aehnlichkeit mit der Mutter zeigen, von den Eiern herkommen, bei welchen vor der Befruchtung ihre chromatische Substanz infolge der leichten Anregung zur Parthenogenese stark zugenommen hat. Die Larven mit fast rein väterlichem Skelettypus deduziert HERBST von den Keimen, in denen die Kopulation der Vorkerne gehemmt wurde und der weibliche Kern mit einem Plasmateil abgetrennt wurde. Diese Larven sollen demnach arrhenokaryotisch sein.

Diejenigen Larven, welche (Fig. 328) auf einer Körperseite dem *Sphaerechinus*, auf der anderen dem *Strongylocentrotus* ähnlich sind, haben auch auf beiden Seiten verschieden große Kerne. Nun erklärt HERBST ihre Genese folgendermaßen: Durch den Anstoß zur künstlichen Parthenogenese wurde der Eikern zum ersten Teilungsschritt angeregt. Das Spermatozoon muß zwar in das Ei eingedrungen, sein Kopf jedoch in der Wanderung zum Eikern gehemmt worden sein, so daß der Kopulationsprozeß eine beträchtliche Verspätung erfahren hat. Die Kopulation hat nämlich nicht mit dem Eikern, sondern mit einem der Tochterkerne von Blastomeren stattgefunden. Infolgedessen erhielt das andere Blastomer nur die mütterlichen Chromosomen in seinem Kerne. Daraus erhellt, daß im Sinne des BOVERISCHEN Gesetzes die Kerne der einen Hälfte doppelt so groß, wie die der anderen sein müssen.

Die kleinkernige Larvenhälfte ist jedoch nicht ganz rein väterlich, wie man hier eigentlich erwarten müßte, wenn die Vererbungsrichtung nur von dem Chromatin abhängt. Um das zu erklären, hält HERBST für „möglich, daß der Spermakern vor der Teilung des Eies in zwei Zellen vielleicht durch angegebene Stoffe auch jenen Eiteil schon etwas beeinflusst hatte, in welchen er bei der Furchung nicht zu liegen kam,

und daß die ganz rein mütterliche Ausbildung dieser Seite alteriert wurde“.

HERBST kommt auf Grund aller dieser Untersuchungen, welche er auch durch andere cytologische Studien (70—72) erweitert hat, zu der Schlußfolgerung, daß die Vererbungsrichtung von dem Mengenverhältnis der weiblichen Kernmasse zur männlichen abhängt.

Daß in dieser Analyse wirklich zahlreiche wichtige Anhaltspunkte für diesen Schluß enthalten sind, wird jeder Unbefangene, der nur die Resultate der HERBST'schen Arbeiten aufmerksam überblickt, gewiß zugeben. Die Tatsache selbst, daß, wenn man die Kernvolumenvergrößerung künstlich hervorruft und in diesem Momente die Kreuzbefruchtung vornimmt, dadurch eine Verschiebung der Vererbungsrichtung mütterwärts bewirkt werden kann, verleiht dieser Hypothese einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit.

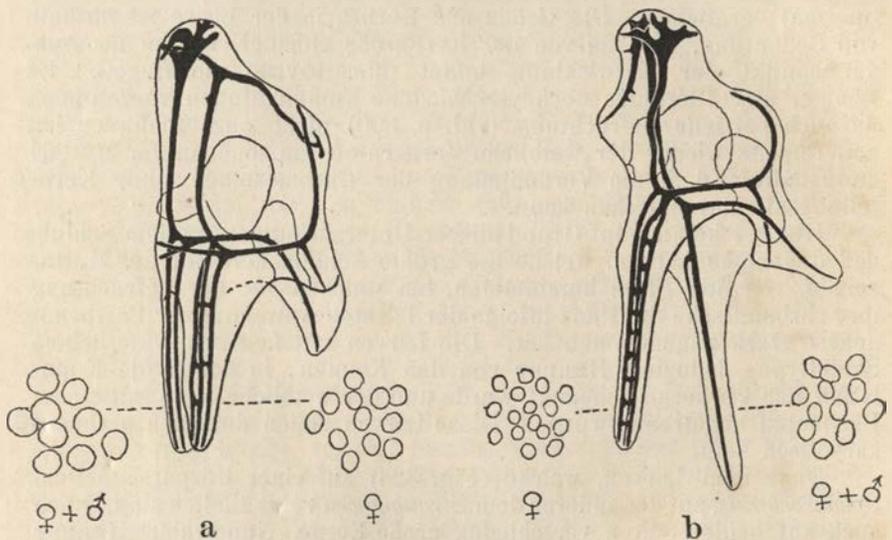


Fig. 328. Bastardplutei. Kombination der künstlichen Parthenogenese und Kreuzbefruchtung *Sphaerechium* ♀ — *Strongylocentrotus* ♂. In den beiden Plutei a und b zeigt die eine Körperhälfte den rein mütterlichen, die andere den Bastardtypus. Beiderseits die Kerngruppen der betreffenden Körperhälften. Nach HERBST (70 u. 71).

Jedoch absolute Gewißheit, daß die Verschiebung in diesen Experimenten nur durch Zunahme der Kernsubstanzmenge des weiblichen Pronucleus zustande gekommen ist, haben die positiven Befunde von HERBST nach meiner Beurteilung nicht gegeben.

Für die Beweiskraft seiner Argumentationen ist die sichere Bestimmung der Genese der Larven in seinen Experimenten durchaus notwendig. Die Bestimmung der Genese der Larven aus der Ramschkultur stützt sich, wie wir gesehen haben, auf gewisse Voraussetzungen, welche in der genannten Arbeit immer nur theoretische Grundlagen haben, zwar recht wahrscheinlich, aber doch nicht absolut zwingend sind. Ja, wenn man sogar annimmt, daß alle von HERBST beschriebenen Larven nie einer Polyspermie ihre Entstehung

verdanken, daß die cytologischen Forschungsergebnisse nie durch Kernverschmelzungen während der Entwicklung kompliziert wurden, so ist doch die Genese der Larven bei der Unmöglichkeit, dieselben zu isolieren, bei den Züchtungen nicht eindeutig. Die von BOVERI entdeckten Regeln der Kerngröße (13) bei den Larven und deren Verhältnis zum Ausgangspunkt der Entwicklung setzen uns in die Lage, mit gewissen Einschränkungen zu entscheiden, ob in dem betreffenden Keimbezirk Hemikaryonten<sup>1)</sup>, Amphikaryonten<sup>2)</sup>, Diplokaryonten<sup>3)</sup> usw. vorhanden sind; dagegen ist es unmöglich zu entscheiden, ob z. B. Amphikaryonten durch gewöhnliche Befruchtung entstanden sind, oder ob einer von den Pronuclei einmal die Teilung seiner Chromosomen ohne Kernteilung (also sogenanntes Muttersternstadium) durchgemacht hat. Andere Kombinationen wären hier ebenfalls möglich und oft ebenfalls berechtigt. Es ist ferner absolut nicht zu entscheiden, ob z. B. das gegebene Hemikaryon als Abkömmling des männlichen oder des weiblichen Vorkerns zu betrachten ist.

Und für die Interpretation der HERBSTSchen Larven wäre nicht nur diejenige Deutung ihrer Genese zulässig, welche ihnen HERBST gibt; man könnte die Entstehung einzelner Larvenkategorien auch anders erklären. Ich möchte hier nur beispielsweise kurz diejenigen Larven berücksichtigen, welche auf einer Körperseite die väterlichen, auf der anderen die mütterlichen Merkmale zeigten; auf der Seite mit väterlichen Merkmalen haben sie kleine Kerne angeblich von rein väterlicher Herkunft, auf der Seite mit gemischten aber mehr mütterlichen Charakteren größere Kerne. HERBST (70, 71) erklärt die Genese solcher Larven durch partielle Befruchtung, was auch durch die cytologischen Befunde der Befruchtungsstadien bestätigt wird. Er gibt aber selbst zu, daß die arrhenokaryotische Larvenhälfte doch nicht rein väterlich ist. Um die Hypothese der Abhängigkeit der Vererbungsrichtung ausschließlich vom Kernapparat zu retten, muß man eine Hilfshypothese von der Beeinflussung dieser Körperhälfte durch die andere annehmen. Aber in diesen Erörterungen steckt doch zu viel Hypothetisches sowohl in der Erklärung der Genese, die ebenso gut auch anders erklärt werden könnte, als auch in der Interpretation

1) Als Hemikaryon wird ein solcher Kern bezeichnet, welcher seiner Größe nach der Hälfte der Kerngröße der durch normale Befruchtung entstandenen Larven entspricht. Die Larven, welche aus dem kernlosen befruchteten Eifragment entstanden sind, welche also nur den männlichen Kern enthalten (arrhenokaryotische Larven), sind hemikaryotisch. Hemikaryotisch können auch parthenogenetische Larven sein, also Embryonen mit nur weiblichem Kern (thelykaryotisch), wenn keine Komplikationen während der Entwicklung vorgekommen sind. Hemikaryotisch sind auch die Larven, die der normalen Befruchtung ihre Genese verdanken, aus denen jedoch nachträglich das männliche oder weibliche Chromatin eliminiert wurde.

2) Amphikaryotisch sind solche Larven, deren Kerngröße derjenigen der normalen durch Befruchtung entstandenen Larven entspricht. Die Larve, welche aus dem kernlosen befruchteten Fragment entstanden ist, kann ebenfalls im Laufe der Entwicklung amphikaryotisch-große Kerne bekommen, wenn nur der durch den Spermakopf eingeführte Kern seine Chromosomen einmal ohne Kernteilung verdoppelt hat.

3) Diplokaryotisch nennt man nach BOVERI diejenigen Larven, deren Kerne zweimal so groß sind, wie die der normal befruchteten Larven. Parthenogenetische Larven können aber eventuell diplokaryotisch ihrer Kerngröße nach werden, wenn nur ihr weiblicher Vorkern zweimal das Muttersternstadium durchgemacht hat (DRIESCH).

des Hervortretens gewisser Andeutungen der mütterlichen Charaktere auf der arrhenokaryotischen Seite. Diese Merkmale könnten ebenso gut durch Plasmasubstanzen übertragen werden.

Ich betone noch einmal: Ich halte die Argumente von HERBST nicht für falsch, sie erscheinen mir durchaus nicht als aus der Luft gegriffen, ich behaupte aber, daß die Erklärung der Larvengenese, auf welcher der HERBSTSche Beweis des Monopols der Kernsubstanz fußt, nicht zwingend ist, und glaube, daß HERBST zwar viele Argumente für den Anteil des Kernes bei dem Vererbungsmechanismus beigebracht, jedoch das Monopol des Kernes in dieser Hinsicht nicht bewiesen hat; so daß man den Anteil des Protoplasmas bisher immer noch nicht ausschließen darf. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Verschiebung der Vererbungsrichtung mutter- resp. vaterwärts mit dem Mengenverhältnis der mütterlichen resp. väterlichen Kernsubstanz im Zusammenhang steht (HERBST), ob das jedoch der einzige Faktor ist, ob dieser Effekt stets nur durch die *quantitativen* Kernsubstanzverhältnisse erreichbar ist, das erscheint mir recht zweifelhaft. Unter den HERBSTSchen Versuchsergebnissen finde ich kein einziges, welches den Anteil des Protoplasmas resp. den Anteil der qualitativen Kerneigenschaften ausschliesse.

Die Bedenken, denen ich bereits in meiner früheren Arbeit Ausdruck gab, hat mir die Argumentation der letzten diesbezüglichen Arbeit von HERBST (72, p. 69—72) nicht ganz behoben. Ich werde a. a. O. Gelegenheit haben, darauf näher einzugehen, hier möchte ich nur hervorheben, daß ich den Einfluß des Kernes nicht in Abrede stelle, ich glaube aber, daß bei der Beweisführung erforderlich wäre, die Kerngenese der Larve der Züchtung nach genau zu kennen; sonst muß man immer bei der Bezeichnung der Kerngenese zu den sich bei der Larve äußernden Charakteren Zuflucht nehmen. Auch in seiner letzten Arbeit bedient sich HERBST dieser Argumentation, wenn er z. B. spricht: „wo die väterlichen Charaktere so auffallend hervortreten, wie bei den von mir als total oder partiell arrhenokaryotisch bezeichneten Plutei, da muß auch väterliches Material vorhanden sein“. Ich glaube auch, daß hier die Kernsubstanz wirkt, bin aber nicht überzeugt, daß sie ausschließlich und zwar ihre Menge bezüglich der Vererbungsrichtung maßgebend ist, und finde es deshalb nicht überzeugend, wenn man dieses Argument bei der Bestimmung der Larvengenese, resp. der Herkunft des Kernapparates ins Feld führt. Aus den Versuchen von HERBST geht das auch nicht hervor, und ich glaube, daß seine Resultate in manchen Punkten besser erklärt werden könnten, wenn man auch eine Beteiligung des Plasmas annähme. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß die qualitativen Veränderungen im Protoplasma oder die qualitativen Kernumwandlungen nie so deutlich zu sehen sind wie die quantitativen. Daß solche Veränderungen im Protoplasma auch bei leichter Anregung zur Parthenogenese entstehen, das ist keine Hypothese, sondern Tatsache. Das Auftreten der Astrosphären, die Veränderungen in dem Aggregatzustand des Ooplasmas, eventuelle Veränderungen, welche bei stärkerer Intensität die Membranabhebung veranlassen, das sind doch alles deutlich wahrnehmbare Kennzeichen dieser inneren Veränderungen im Protoplasma, welche die gleichzeitigen quantitativen und qualitativen färbbar nachweisbaren Kernveränderungen begleiten.

Die Resultate von HERBST, welche für den Mechanismus der Ver-

erbung von großer biologischer Bedeutung sind, beweisen also das Monopol der Kernsubstanz immer noch nicht.

e) Polyspermie, Analyse der mehrpoligen Teilungsfiguren der Echinidenkeime.

In dem Kapitel über Polyspermie habe ich Gelegenheit gehabt, darauf hinzuweisen (p. 890 u. ff.), daß nach dem Eindringen von zwei Spermatozoen in das Ei die Entwicklung zwar beginnt, daß sie jedoch gewöhnlich (physiologische Polyspermie ausgenommen) anormal verläuft, so daß die polyspermischen Keime während der Entwicklung zugrunde gehen. Ich habe dort auch über die Resultate der BOVERISCHEN (13a) Arbeit über Polyspermie berichtet, welche nach meiner Beurteilung eine der bedeutendsten Arbeiten auf dem Gebiete der modernen Biologie ist. Die musterhaft durchgeführte Analyse von BOVERI führt ihn zur Annahme der qualitativen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen (vgl. p. 894) und zu dem Ergebnis, daß die große Sterblichkeit der polyspermen Keime durch anormale Verteilung von verschiedenwertigen Chromosomen und durch die abnorme Kombination der chromatischen Elemente in einzelnen Kernen bedingt ist.

Die Arbeit von BOVERI wurde von ihm jedoch nicht nur für die Lösung des für die Zeugungsphysiologie so wichtigen Problems der längst diskutierten Frage nach der Schädlichkeit der Polyspermie verwertet, sondern BOVERI hat seine Arbeitsresultate auch für die Vererbungslehre ausgenützt. Man könnte nämlich leicht feststellen, daß sowohl diejenigen polyspermen Keime, welche sich als Ganzes entwickelt haben, als auch die Embryonen, welche aus einzelnen isolierten Blastomeren der polyspermen Keime entstanden sind, sich anormal entwickeln. Fig. 329—331 zeigen Plutei mit wahrnehmbarer Beeinträchtigung der Körpersymmetrie oder gewissen Strukturdefekten oder endlich mit Skelettmißbildungen. Die in den einzelnen Körperbezirken sich durch ihre Größe unterscheidenden Kerne beweisen, daß diese Organismusteile verschieden beschaffene Kernapparate besitzen, was aus dem oben Auseinandergesetzten (vgl. p. 893 u. 894) folgt.

Die Körperstruktur solcher Organismen ist also, wie wir sehen, hier bei den Nachkommen anders konstruiert, als sie bei den elterlichen normalen Organismen war, und das muß im Sinne der BOVERISCHEN Analyse auf die Beschaffenheit des Kernapparates, welcher nicht normal zusammengesetzt ist, zurückgeführt werden. „Dieses Moment der spezifischen Uebereinstimmung mit den beiden Eltern — schreibt BOVERI (13a p. 246) — ist es, das man im engeren Sinn als Vererbungsproblem bezeichnet hat, und nur in diesem Sinne geschieht es, wenn dem Eiplasma heutzutage eine vererbende Kraft abgesprochen und ausschließlich auf den Kern und speziell die Chromosomen beschränkt wird.“

Wir müssen uns jetzt noch kurz die Frage überlegen, ob die von BOVERI nach meiner Ueberzeugung bewiesene Tatsache der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen auch die These des Kernmonopols in dem Vererbungsmechanismus einschließt.

Durch die Arbeit von BOVERI wurde nachgewiesen, daß die normale Ausgestaltung des Organismus dadurch bedingt war, daß sich in den Kernen der Zellen, welche den Ausgangspunkt der Entwicklung bildeten, die gesamten Bestandteile resp. Chromosomen vorfanden.

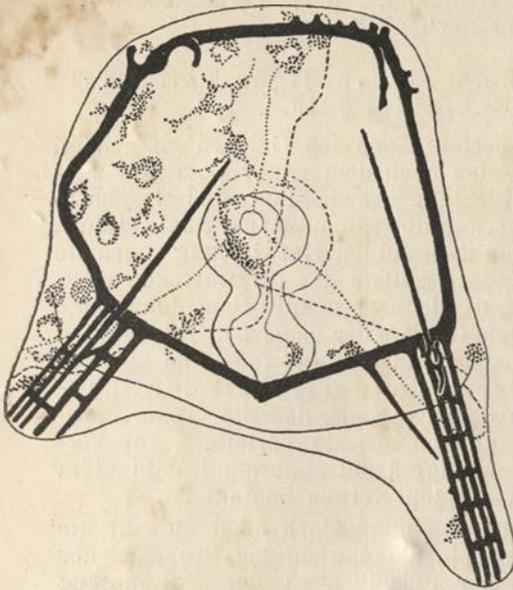


Fig. 329.

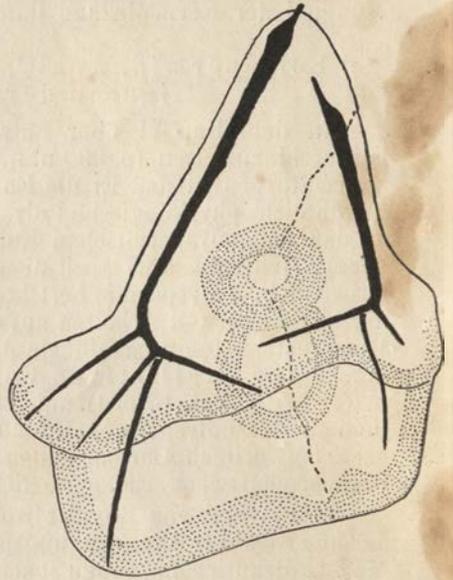


Fig. 331.

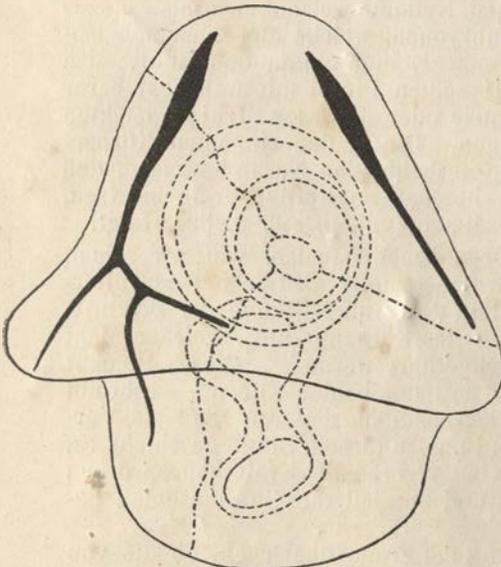


Fig. 330.

Fig. 329. Pluteus aus der dispermen Befruchtung mit partiellem Chromatophorendefekt. Die punktierten Linien grenzen die Bereiche einzelner primärer Blastomeren ab. Nach BOVERI (13a).

Fig. 330. Pluteus aus der dispermen Befruchtung mit partiellem Skelettdefekt. BOVERI (13a).

Fig. 331. Die asymmetrischen Larven der Echiniden aus der dispermen Befruchtung. Nach BOVERI (13a).

Waren einige von ihnen aus dem erforderlichen Komplex eliminiert, so hatte dieser Umstand bestimmte Abnormitäten, Mißbildungen, Erkrankungen usw. der daraus hervorgehenden Keime zur Folge. Dagegen ist es bekannt, daß bei Keimen derselben Tierformen die Eliminierung einzelner Plasmateile von solchen Konsequenzen nicht

begleitet wird. Auf Grund dieser Tatsachen kann man nun den Schluß ableiten, daß die Chromosomen als verschiedenwertige Gebilde oder, besser gesagt, die Kerne, die aus den Chromosomen bestehen, als differenzierte Zellorganelle aufzufassen sind.

Die These der differenzierten Struktur des Kernes kann als Grundlage der Behauptung dienen, daß von den dem Kerne inhärenten Anlagen die normale Ausgestaltung des Embryos abhängt. Wenn als „normal“ dasjenige betrachtet wird, was sich im gewöhnlichen Entwicklungsgeschehen der betreffenden Tierform vollzieht, was also auch bei den Eltern stattgefunden hat, so ist es allerdings zulässig, in gewissem Grade hier von den Mitteln zu sprechen, welche die Vererbungsrichtung bestimmen.

Um jedoch auf Grund der Feststellung der differenzierten Kernstruktur die Lokalisation der Charakteranlagen nur im Kerne postulieren zu können, müßte gleichzeitig der Beweis durchgeführt werden, daß das Ei- und Spermatozoonprotoplasma vollständig einheitlich ist. Es müßte also die qualitative Verschiedenwertigkeit einzelner Plasmateritorien definitiv ausgeschlossen werden, und zwar mit solcher Gewißheit, wie die qualitative Verschiedenwertigkeit einzelner Kernbezirke von BOVERI festgestellt wurde. Ist eine solche Isotropie des Ooplasmas wirklich festgestellt worden? O. HERTWIG faßt allerdings das Eiprotoplasma als vollständig isotrop auf, ich glaube jedoch, daß, wenn man die Resultate der experimentellen entwicklungsphysiologischen Studien berücksichtigt, die Einheitlichkeit der Plasmastruktur im Ei definitiv in Abrede gestellt werden muß. Die klassischen Arbeiten von ROUX über die Mosaikstruktur der Amphibien-eier, von WILSON über Mollusken, Nermertinen, die Arbeiten von FISCHEL über Ctenophoren, CONKLIN (29, 31) über Ascidien und eine ganze Reihe von entwicklungsmechanischen Publikationen von verschiedenen Autoren und an verschiedenem Material beweisen unzweideutig, daß auch das Protoplasma der Eier differenziert ist. Bei Echinideneiern hat BOVERI seinerzeit eine solche Differenzierung des Eiprotoplasmas nachgewiesen, indem er feststellte, daß ein solches Eiprotoplasma aus drei übereinander liegenden Schichten besteht, welche in ihrer prospektiven Bedeutung nicht gleichartig sind.

In Anbetracht dessen aber drängt sich für uns die prinzipiell wichtige Frage auf, warum der Embryo auf Eliminierung eines Kernsegmentes anders reagiert als auf Eliminierung eines Plasmafragmentes, nach welchem letzterer eventuell ein ganz normal ausgestalteter Pluteus sich zu entwickeln vermag. Die entwicklungsphysiologischen Experimente, insbesondere von DRIESCH, haben nachgewiesen, daß die normale Ausgestaltung der Echinidenlarven trotz der Anisotropie ihres Eiprotoplasmas möglich ist, weil diesen Tieren eine eminente Regulationsfähigkeit zukommt. Die Störung also, welche z. B. durch Verletzung des Zelleibes dem Keim beigebracht wird, kann dank dieser ausgezeichneten Regulationsfähigkeit kompensiert werden.

Wenn wir in bezug auf die hier diskutierten Eigentümlichkeiten die Bestandteile des Eies kurz charakterisieren wollen, so kann man sagen: Im Echinidenkeim ist sowohl das Eiprotoplasma, wie auch der Eikern speziell differenziert. Einzelne Plasmabezirke sind nicht in bezug auf ihre prospektive Bedeutung gleichartig; die qualitative Verschiedenwertigkeit bezieht sich auch auf die Kernbestandteile, d. i.

die Chromosomen, deren Ungleichwertigkeit BOVERI nachgewiesen hat. Bezüglich des ruhenden Kernes kann man diese Erscheinung so ausdrücken, daß die einzelnen Kernbestandteile die aus verschiedenen Karyomeriten entstanden sind, qualitativ verschieden differenziert sind und daß diese Differenzierung in Anbetracht der Individualitätshypothese fest fixiert ist und sich künstlich nicht verändern läßt.

Hier liegt auch ein tiefgreifender Unterschied zwischen den Eigentümlichkeiten des Kernes und des Protoplasmas bei Echinidenkeimen: Die Umdifferenzierung einzelner Chromosomen resp. die Umdifferenzierung einzelner Kernbereiche ist bei den Echiniden, wie die Experimente von BOVERI (13a) gezeigt haben, unmöglich; beim Protoplasma hingegen, welches in der Auffassung der meisten Forscher nicht isotrop, sondern ebenfalls in einzelnen Bezirken verschiedenwertig ist, ist diese Differenzierung in bezug auf das Dirigieren der Gestaltungsrichtung nicht fest genug fixiert, so daß eine Umdifferenzierung eventuell noch leicht möglich ist. Eine gewisse Starrheit charakterisiert also bei den Echinidengeschlechtselementen die Kerndifferenzierung, und da diese Starrheit größer ist bei der Kern- als bei der Plasmadifferenzierung, so macht es den Eindruck, daß dem Kern eine gewissermaßen überwiegende Bedeutung in der Determinierung der Gestaltungsvorgänge zukommt. Diesen Eindruck machen gewiß diejenigen Formen nicht, deren Eiprotoplasma eine fester fixierte Differenzierung auszeichnet (Ctenophora, Mollusca, Ascidae, Amphibia u. a.).

Wenn wir am Schluß dieses Kapitels uns noch einmal die Frage stellen, was eigentlich durch die BOVERISCHEN Experimente über polyspermische Zeugung in bezug auf das uns jetzt interessierende Problem nachgewiesen worden ist, so glaube ich meine vorhergehende Diskussion in folgender Weise zusammenfassen zu können:

Festgestellt wurde die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen und hiermit auch die spezielle Kerndifferenzierung konstatiert. Diese Differenzierung ist im Kernapparat so fest fixiert, daß keine Umdifferenzierung resp. irgendeine Regulation hier möglich ist. Zur normalen Ausgestaltung des Echinidenkeimes ist demnach die unbeeinträchtigte Funktion aller so beschaffenen Kernkomponenten unumgänglich nötig, während die Verletzung des Plasmaapparates dank der großen Regulationsfähigkeit kompensiert werden kann.

Es ist hier jedoch ein wichtiger Umstand noch hervorzuheben: zwischen den Mitteln der normalen Ausgestaltung und dem Vererbungsbegriff besteht doch ein tiefgreifender Unterschied. Es ist ohne weiteres klar, daß die normale Ausgestaltung eine Vorbedingung der Vererbung bildet, das ist jedoch nicht alles. Erst wenn konstatiert werden kann, daß gewisse charakteristische elterliche Merkmale sich im Nachkommen wiederholen, kann von Vererbung gesprochen werden. Wenn aber gewisse Mittel zur Entwicklung fehlen, so können eventuell die dem Keim potentiell inhärenten Anlagen in ihrer Entfaltung gehemmt werden.

## 2) Radiumexperimente an tierischen Keimzellen und das Vererbungsproblem.

In neuerer Zeit wurde im Biologischen Institut der Berliner Universität eine Anzahl von Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen an tierischen Keimzellen ausgeführt, welche von den Autoren ebenfalls mit dem Vererbungsproblem in Zusammenhang gebracht wurden. O. HERTWIG hat in einer Reihe von Mitteilungen versucht, die Ergebnisse dieser Versuche als „Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen“ zu verwerten. Ueber diese Versuche resp. über einen Teil derselben habe ich bereits bei der Besprechung der Zeugung durch Kreuzbefruchtung berichtet.

Die Experimente von O. HERTWIG (81, 82) wurden an Froschkeimzellen, an Kröten, *Triton*-Elementen ausgeführt. Die Samenfäden und Eier wurden mit Radium- oder Mesothoriumpräparaten bestrahlt, was zwar keine mikroskopisch sichtbaren Veränderungen in ihnen hervorruft, jedoch sich nichtdestoweniger durch Abweichungen und Hemmungen in der nachfolgenden Entwicklung geltend macht. Dasselbe gilt auch für das befruchtete Ei. O. HERTWIG (81) hat in dieser Hinsicht festgestellt: „die Bestrahlung des befruchteten Eies während des ersten Furchungsstadiums schädigt um so mehr die Entwicklung und bringt sie um so früher zum Stillstand, je stärker das verwandte Radiumpräparat und die Dauer seiner Einwirkung ist.“

Ist das Präparat stark, oder dauert die Exposition sehr lange, so erfolgt eine vollständige Hemmung der Entwicklung oder der Zerfall der Keime. Bei leichterem Affizierung dagegen können die Larven auch einige Wochen lang leben, sie zeigen sich aber, wie das HERTWIG nennt, „radiumkrank“. Solche Larven sind gewöhnlich zwerghaft verkümmert, oft wurden an ihnen verschiedene Mißbildungen, wie *Spina bifida*, *Anencephalie* usw., konstatiert. Manche Organe erscheinen auch besser ausgebildet. Darm, Chorda, Vorniere erscheinen normal, an anderen dagegen, wie Zentralnervensystem, Augen, Herz und Blut, konnten bedeutsame Veränderungen nachgewiesen werden. O. HERTWIG behauptet, daß die Ursache der pathologischen Veränderungen, welche in den sich entwickelnden Keimen auftreten, in der Schädigung der Kernsubstanz besteht. Die von SCHWARZ und SCHAPER und WERNER vertretene Anschauung, daß es sich bei pathologischen Veränderungen, welche durch Radium veranlaßt werden, um Zersetzung des Lezithins handelt, hält O. HERTWIG für unrichtig. In einer seiner letzten Arbeiten (82) gibt O. HERTWIG an, daß das Chromatin schon durch kleinste Dosen radioaktiver Strahlung in seinen Lebenseigenschaften verändert und durch größere Dosen so geschädigt wird, daß es die Fähigkeit zu wachsen und sich durch Mitose in gesetzmäßiger Weise zu vermehren verliert, sodann einem allmählichen Zerfall unterliegt, dem dann auch der in demselben enthaltene Zellkörper anheimfällt.

Im HERTWIGSchen Institut wurden für diese These zahlreiche Belege auf experimentellem Wege gewonnen.

1) PAULA HERTWIG (84) hat festgestellt, daß *Ascaris*-Eier, die mehrere Stunden mit Radiumpräparat bestrahlt wurden, pathologische Kernteilungsfiguren zeigen.

2) GÜNTHER HERTWIGS (73—75) Experimente an Seeigeleiern ergaben, daß die mit Radiumstrahlen geschädigten Spermatozoen zwar

die Anregung zur Entwicklung verleihen können, daß aus den Spermaköpfen jedoch keine normalen Chromosomen entstehen, und das anomale Chromatin aus dem Kernapparat des Keimes eliminiert wird.

3) Beim Froschei hat PAULA HERTWIG (85) und bei der Forelle OPPERMANN die Ausschaltung des durch Radiumbestrahlung veränderten männlichen Chromatins festgestellt.

4) Mit der Ausschaltungserscheinung harmonieren die Bestimmungsergebnisse der Kerngrößen in somatischen Geweben der Radiumlarven, die kleiner als die Kerne der normalen Kontrollarven sind und bei denen die Anzahl der Chromosomen sich als geringer erweist.

Alle diese Argumente sprechen also dafür, daß durch Radiumbestrahlung in erster Linie die Kernsubstanzen der Geschlechtselemente affiziert werden; diese Veränderung soll nun nach O. HERTWIG für den pathologischen Ablauf des Entwicklungsprozesses radiumkranker Keime verantwortlich gemacht werden.

Die Versuche im HERTWIGSchen Institute wurden hauptsächlich so angestellt, daß sie in vier Serien durchgeführt wurden: a) Bestrahlung der bereits früher befruchteten Eier, b) Bestrahlung der Samenfäden, welche dann zur Befruchtung unbestrahlter Eier verwandt werden, c) Bestrahlung der Eier und Befruchtung derselben mit unbestrahlten Samenfäden, d) Bestrahlung der Eier und Spermatozoen vor der Befruchtung.

Aus diesen Versuchen ergab sich, daß in der Serie b und c die Lebensfähigkeit größer ist als in den übrigen, was O. und G. HERTWIG darauf zurückführen wollen, daß die Intaktheit eines der Geschlechtskerne hier das Leben der Keime verlängert. Wurde nämlich in der a-Serie der ganze Furchungskern durch Radiumbestrahlung abgeschwächt, so konnte die Entwicklung mit pathologischem Kernapparat nicht normal verlaufen. Die Befruchtung des geschädigten Eies mit gesundem Spermatozoon soll eine Auffrischung und Verjüngung des Keimes herbeiführen. Dieselbe Erscheinung tritt auch in der b-Serie der HERTWIGSchen Experimente entgegen. „Es macht also im Endergebnis keinen bemerkenswerten Unterschied aus, ob das Ei vor der Befruchtung bestrahlt und mit einem gesunden Samenfaden befruchtet oder ob umgekehrt das gesunde Ei mit einem bestrahlten Samenfaden befruchtet wurde. Beide Keimzellen verhalten sich dabei in bezug auf ihre Fähigkeit, die Radiumwirkung auf das Zeugungsprodukt zu übertragen<sup>1)</sup> und auf den Verlauf des Entwicklungsprozesses dadurch einzuwirken, als durchaus gleichwertige Faktoren“ (HERTWIG, 83, p. 125).

O. und G. HERTWIG schließen hier jeden Einfluß des Protoplasmas aus. Wäre es nämlich möglich, daß auch die Veränderungen im Protoplasma von Bedeutung wären, so müßte man in Anbetracht der analogen Resultate in b- und c-Serie annehmen, daß auch Samenfadensplasma in der c-Serie beeinflußt wird und daß diese Veränderungen eventuell für die Radiumkrankheit verantwortlich sind. Das hält aber HERTWIG für unzulässig, „da in ihm (dem Samenfaden) Protoplasma und Nahrungsdotter so gut wie gar nicht vorhanden sind und ihre geringe Menge eine so homöopathische Dosis ist, daß sie sich bei ihrer Verteilung im Ei wie ein Tropfen im Meer spurlos verlieren würde“ (O. HERTWIG, 83, p. 125).

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

O. und G. HERTWIG haben auch Kreuzungsexperimente ausgeführt, in denen hauptsächlich die Spermatozoen mit Radiumstrahlen behandelt wurden. Die Versuche ergaben Larven, welche wie parthenogenetische aussahen; so z. B. in den Versuchen von O. HERTWIG (82), welcher die Eier von *Triton vulgaris*, nachdem sie 2—2 $\frac{1}{4}$  Stunden zwischen zwei starken Mesothoriumpräparaten bestrahlt worden waren, mit Samenfäden von *Salamandra maculata* befruchtete. Ueber diese Experimente habe ich bereits im Kapitel über Kreuzung berichtet (vgl. p. 879 u. ff.). Vom Standpunkte der Vererbungslehre hat diese Versuchsreihe deshalb vorläufig keine größere Bedeutung, da wegen der großen Sterblichkeit der Tiere der Kontrollkulturen (Kreuzung derselben Tierspecies ohne Spermabestrahlung) sich nicht konstatieren läßt, ob durch Schädigung des männlichen Kernapparates das Auftreten gewisser väterlicher Merkmale aufgehoben oder gehemmt wurde.

Interessant wären auch die Versuchsergebnisse von G. HERTWIG (75), welcher die Kröteneier mit Radiumstrahlen behandelte und sodann mit Froschsamen befruchtete. Man sollte hier rein väterliche Charaktere der Bastarde erwarten. Leider waren hier weder Kontrollkulturen für spätere Stadien möglich, noch hat sich die Versuchskultur über das Gastrulastadium hinaus züchten lassen. Aus diesem Grunde haben die gesamten bisher von HERTWIG veröffentlichten Kreuzungsexperimente keine für Vererbungsprobleme verwertbaren Resultate ergeben.

Aus den vorher hier geschilderten Versuchsergebnissen ziehen G. und O. HERTWIG Schlüsse auf die Bedeutung des Kernes bei dem Vererbungsprozesse, sie betrachten nämlich die Ergebnisse der Radiumexperimente an tierischen Keimzellen als einen Beweis für die Idioplasmanatur<sup>1)</sup> der Kernsubstanzen. Diese Experimente, welche sehr interessant sind und über die Bedeutung des Kernes bei dem Gestaltungs geschehen wichtige Schlüsse gestatten, scheinen mir jedoch absolut nicht geeignet zu sein, um aus ihnen etwas über die Rolle des Kernes bei der Vererbung zu schließen. Bei dem Vererbungsproblem handelt es sich doch nach den gegenwärtig in der Biologie angenommenen Anschauungen um Uebertragung gewisser Art- oder Individuumsmerkmale, mögen sie morphologisch oder physiologisch sein, von einer Generation auf die andere. Das abnorme Entwicklungsgeschehen kann doch mit dem Nichtvererben nicht für identisch gehalten werden. Die Experimente von O., P. und G. HERTWIG beweisen, daß die Keime, welche aus den mit Radiumstrahlen behandelten Keimelementen entstehen, krüppelhaft sind, sie zeigen, daß diese Krüppelhaftigkeit ein gewisses genau charakteristisches Krankheitsbild darstellt (Radiumkrankheit), endlich beweisen die Forschungen des Berliner Biologischen Institutes, daß diese Krankheit durch Veränderung im Kerne der Geschlechtszellen hervorgerufen wurde. Mir scheint es aber, daß wir auf Grund dieser Angaben absolut nicht zu der Behauptung berechtigt sind, daß die Vererbungssubstanz im Kerne lokalisiert ist. O. HERTWIG (83, p. 125) spricht von der „Uebertragung der Radiumwirkung auf das Zeugungsprodukt“, diese Uebertragung vollzieht sich jedoch von

1) Als Idioplasma betrachtet O. HERTWIG (nach NÄGELI) diejenige Substanz, welche vorzugsweise bei der Vererbung von Bedeutung ist. Idioplasma soll demnach für den „Träger erblicher Eigenschaften“ gehalten werden (O. HERTWIG, 83, p. 120).

dem Geschlechtselement auf den aus ihm entstehenden Embryo nicht von einer auf die andere Generation. Wenn z. B. in den Experimenten von HERBST nachgewiesen wurde, daß man durch die Einwirkung gewisser entsprechend starker äußerer Faktoren auf die Geschlechtselemente krüppelhafte Larven bekommen kann, so ist dadurch der erste Schritt zur Erkenntnis dieser Erscheinung gemacht. Wenn wirklich das Protoplasma bei der Radiumwirkung intakt bleibt, wenn also die Hypothesen von EXNER, SCHWARZ, WERNER, wie HERTWIG angibt, unrichtig sind, so bedeuten die HERTWIGSchen Resultate einen Fortschritt, da wir jetzt wissen, daß sich durch spezielle Schädigung des Kernes der Geschlechtselemente allein Abnormitäten in der Gestaltung der Larven hervorrufen lassen. Ob jedoch der Kern oder das Protoplasma die Vererbungsträger der elterlichen Eigenschaften sind, das ergibt sich aus keinem von den HERTWIGSchen Versuchen mit Radium.

Wäre es wirklich berechtigt, aus diesen Experimenten, in denen die Kernschädigung der Geschlechtselemente die Alternation des normalen Entwicklungsgeschehens herbeiführt, etwas über Vererbung zu schließen, so könnte man z. B. aus den Versuchen von O. HERTWIG (76a), in denen er durch Zentrifugierung der Froscheier ihr Protoplasma schädigte hat und Alteration der Entwicklung hervorrief, folgern, daß nur dem Protoplasma die Idioplasmanatur zukommt. Durch mechanische Faktoren hat O. HERTWIG die Plasmastruktur des Eies verändert, was eine pathologische Entwicklung von ebenfalls charakteristischem Bilde zur Folge hatte.

Zusammenfassend möchte ich noch einmal betonen, daß die Experimente mit Radiumeinwirkung auf die Geschlechtselemente nicht dazu berechtigen, zu entscheiden, ob die Vererbung nur durch den Kern oder durch den Kern und das Protoplasma zustande kommt.

7) Reziproke Kreuzungen bei *Oenothera*-Arten ~~29~~  
Material zur Analyse der Lokalisation der vererbungs-  
tragenden Substanzen.

An botanischem Material hat in neuerer Zeit DE VRIES (181) Experimente angestellt, deren Ergebnisse als Grundlage zu einer sehr wichtigen Analyse auf dem Gebiete des in Rede stehenden Problems verwertet wurden. Die Arbeit von DE VRIES bezieht sich auf die doppeltreziproken Bastarde von *Oenothera biennis* und *Oenothera muricata*. Dem berühmten holländischen Forscher ist aufgefallen, daß die reziproken Bastarde zwischen zwei Arten einander ungleich sind. Kreuzt man z. B. zwei Arten  $A\text{♀} \times B\text{♂}$  und  $B\text{♀} \times A\text{♂}$  miteinander, so erhält man ungleich aussehende Mischlinge, die DE VRIES doppeltreziproke Bastarde nennt. Als Material wurde *Oenothera biennis* und *O. muricata* benützt. Die reziproken Bastarde dieser Arten waren beide patrokin, also stets dem Vater ähnlich, obschon auffallende Unterschiede zwischen ihnen und den Eltern konstatiert werden konnten, und zwar sowohl in morphologischer Hinsicht als in ihren Reizerscheinungen. Trotz der Aehnlichkeit mit dem Vater zeigten aber die Bastarde eine gewisse Neigung in der Richtung der Merkmale der Mutter. Alle waren konstant in weiterer reiner Kultur.

Sodann führte DE VRIES eine reziproke Kreuzung zwischen den Bastarden durch, und zwar, indem an erster Stelle immer die Mutter, an zweiter der Vater geschrieben wird, nach der Formel:

(*O. biennis* × *O. muricata*) × (*O. muricata* × *O. biennis*)  
und umgekehrt

(*O. muricata* × *O. biennis*) × (*O. biennis* × *O. muricata*).

In der ersten Kombination entstanden Pflanzen, die nur die Merkmale von *O. biennis* aufwiesen, während die Charaktere von *O. muricata* vollständig ausgeschaltet waren.

In der zweiten Kombination hingegen stimmten die Merkmale des Bastardes mit *O. muricata*, während die von *O. biennis* ausgeschaltet wurden.

„Aus diesen Versuchen — sagt DE VRIES — läßt sich folgern, daß in den Eizellen und den Pollenkörnern nicht dieselben Eigenschaften vererbt werden und daß diejenigen, welche im Pollen vorhanden sind, nicht von den Eizellen übermittelt werden können, während ebensowenig die in den Samenknoten befindlichen vom Pollen übertragen werden können.

Oder mit anderen Worten: die Merkmale des Großvaters können nicht durch die Mutter und diejenigen der Großmutter nicht durch den Vater auf die Großkinder übertragen werden.“

Bei der Erklärung dieser Erscheinung war der Gedankengang GOLDSCHMIDTS (59) folgender: Es wird von ihm zuerst die Annahme gemacht, daß bei der Befruchtung der *Oenothera*-Arten durch Pollen einer anderen Art die beiderlei Zellkerne sich nicht in einer Zelle vertragen und daß bei manchen Kreuzungskombinationen auch der mütterliche Kern aus dem Zygoten eliminiert werden kann etwa im Sinne der BALTZERSCHEN Chromosomenelimination.

Die Bastarde B<sup>1)</sup> × M<sup>2)</sup> und M × B sind beide patroclin. In der Kombination B × M soll der mütterliche Kern aus dem Anteil an der Entwicklung ausgeschlossen werden; der Bastard besitzt demnach *biennis*-Plasma, aber nur *muricata*-Kernsubstanz. Steht man auf dem Boden der herrschenden Auffassung, daß die für die Vererbung entscheidenden Substanzen in den Chromosomen lokalisiert sind, so soll man nur väterliche Eigenschaften erwarten. Wenn sich aber trotzdem ein mütterlicher Einschlag im Bastard findet, so muß er durch den Einfluß des mütterlichen Plasmas bedingt sein. Für den reziproken Bastard gilt natürlich dasselbe, nur daß hier *muricata*-Plasma mit *biennis*-Kern vorliegt.

GOLDSCHMIDT (59) hat seine Vermutung durch zytologische Untersuchungen vollauf bestätigt: Es mußte nämlich zuerst nachgewiesen werden, ob in der Tat der eine von den Kernen bei dem Befruchtungsprozeß zugrunde geht. Fig. 332 zeigt die aufeinander folgenden Befruchtungsstadien, und aus ihren Bildern ist die Degeneration des mütterlichen Vorkernes zu erschließen. Daß einer von den Kernen zugrunde geht, ergibt sich auch aus der Chromosomenzählung; daß es sich um den mütterlichen Kern handelt, dafür sprach die Untersuchung der morphologischen Gestalt der Chromosomen, welche bei diesen Arbeiten verschieden sein sollen. Endlich haben auch die Messungen der Kerngrößen in Embryonen die Vermutung bestätigt, daß man es hier nicht mit Amphikaryonten zu tun hat.

Diese ganze Analyse führt GOLDSCHMIDT zu dem Schluß, daß die Vererbungsrichtung hauptsächlich (aber nicht ausschließlich) von dem Kern abhängt.

1) B = *Oenothera biennis*.

2) M = *Oenothera muricata*.

In Anbetracht dessen aber, daß diejenigen Embryonen, welche nur den väterlichen Kern enthielten, gewisse Merkmale der Mutter vollständig, die übrigen als Einschlag in das väterliche Artbild aufwiesen, schließt GOLDSCHMIDT und zwar mit Recht: „Also nimmt das Plasma ebenfalls an der Vererbung teil.“

Aus der genauen Analyse der Kreuzungsexperimente geht jedoch auch ganz deutlich hervor, daß der große Einfluß, den auch der Kern ausübt, und die Spaltungserscheinungen ausschließlich von den Chromosomen abhängen. Auf eine genaue Schilderung dieser Analyse kann ich hier nicht eingehen und verweise in dieser Hinsicht auf das Original.

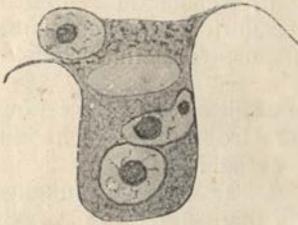


Fig. 332a.

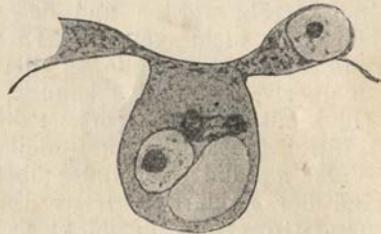


Fig. 332b.

Fig. 332. Kreuzbefruchtungsvorgang *Oenothera biennis* ♀ × *muricata* ♂. Aufeinander folgende Stadien der Degeneration des weiblichen Vorkernes. Nach GOLDSCHMIDT (59).

### 9) Protoplasmabestandteile als Erbsubstanz der Geschlechtszellen (MEVESSCHE Hypothese).

In den vorhergehenden Bemerkungen haben wir erfahren, daß die meisten Autoren die Erbsubstanz des Organismus in den Chromosomen des Kernes lokalisieren; ich habe jedoch hervorgehoben, daß sowohl auf cytologischem wie experimentellem Gebiete keine Argumente dafür sprechen, daß das Protoplasma von dem Anteil an der Determinierung der Vererbungsrichtung ausgeschlossen ist. Manche Kreuzungsversuche, verschiedene entwicklungsmechanische Studien und die soeben besprochene GOLDSCHMIDTSche Analyse der Bastardierungsversuche von DE VRIES können als Argumente für die Bedeutung des Protoplasmas als Vererbung determinierender Substanz angeführt werden.

In neuerer Zeit ist auf cytologischen Gebiete eine Reihe von Arbeiten erschienen, welche ebenfalls für die Beteiligung cytoplasmatischer Bestandteile der Geschlechtselemente sprechen. An erster Stelle sind hier die Arbeiten von MEVES (114a—d) zu erwähnen, welcher mit ausgezeichnet verbesserter Technik differenzierte Bestandteile des Cytoplasmas genauer zu veranschaulichen vermochte.

MEVES (114a, b) hat zuerst charakteristische, sich distinkt färbende, fadenförmige Bestandteile im Cytoplasma verschiedenster embryonaler Gewebe nachgewiesen, welche als Mitochondrien bekannt waren, hat diese wie auch andere Bestandteile (Chondriokonten) als sogenannte Chondriosomen bezeichnet und die Meinung ausgesprochen, daß sie cytoplasmatische Vererbungssubstanz repräsentieren. In seiner weiteren Arbeit hat er das Vorkommen der Chondriosomen in den embryonalen Zellen der Hühnerembryonen nachgewiesen.

Der Nachweis der Chondriosomen als beständig im Plasma vorkommender Komponenten in verschiedenen embryonalen Geweben schien mir (56) jedoch nicht als ausreichend, um darauf die Hypothese über die Lokalisation der Erbsubstanz in den Chondriosomen aufzubauen. Ich habe auch auf die Wichtigkeit des Studiums der Geschlechtselemente und des Befruchtungsprozesses hingewiesen. Teilweise ist es auch seit jener Zeit geschehen. MEVES hat in seinen zwei neuen Arbeiten die Befruchtung bei *Ascaris megaloccephala* (114c und d) und bei *Phallusia mamillata* (114e) cytologisch auf das Vorkommen von Chondriosomen untersucht und nachgewiesen, „daß bei der Befruchtung geformte Bestandteile des Protoplasmas Plastosomen oder Plastochondrien aus dem Spermium in die Eizelle übertreten, in welcher sie Bestandteile gleicher Art vorfinden“. In Anbetracht dessen, daß die Plastosomen die Elementarstruktur des Protoplasmas bilden, und daß sie Anlagen für verschiedenste Differenzierungen darstellen, die im Laufe der Ontogenese auftreten, glaubt MEVES, daß die Plastosomen die Vererbungssubstanz des Protoplasmas, wie das Chromatin diejenige des Kernes, repräsentieren.

Auch in seiner neuesten Arbeit über *Phallusia*-Befruchtung weist MEVES nach, daß das Spermatozoon Plastosomen in das Ei hineintransportiert. Das Ei besitzt auch eigene Plastosomen, welche dort von der Oogenese her bestanden. MEVES glaubt, daß die von Samenfäden eingeführte plastosomatische Substanz keine nebensächliche Rolle spielen kann, sondern „eine nachhaltige Wirkung irgendwelcher Art ausüben muß“. Diese plastosomatische Substanz stellt nach MEVES „ein primitives, d. h. undifferenziertes neutrales Protoplasma“ dar und „ihr Vorhandensein am Spermium — sagt MEVES — ist mir alsdann nur verständlich, wenn sie zugleich einen protoplasmatischen Erbstoff repräsentiert“.

Für mich, welcher seit Jahren die Anschauung vertritt, daß der Kernsubstanz kein Monopol bei der Vererbung zukommt, sondern daß auch das Protoplasma sich daran beteiligt, wäre wirklich ein positiver Nachweis der MEVESSchen These recht willkommen. Aber bei dem jetzigen Sachverhalt wäre es noch verfrüht, die Deutung der von MEVES beobachteten Tatsachen als bewiesen anzunehmen. Ich glaube, daß wir in dieser Beziehung noch nicht im klaren sind, da die Feststellung des beständigen Vorkommens der Plastosomen in den Geschlechtszellen, auch bei der Annahme ihrer neutralen, undifferenzierten Natur, für die Bedeutung dieser Elemente bei der Vererbung noch keinen entscheidenden Beweis liefert. Wie ich es stets für riskant gehalten habe, nur auf Grund morphologischer Beobachtungen und des Verhaltens beim Befruchtungsakt sich entschieden über die Bedeutung des Chromatins für die Vererbung auszusprechen, so glaube ich auch dasselbe für die Plastosomen behaupten zu müssen.

Die von MEVES entdeckten Tatsachen und ihre Analyse können als Argument, leider aber nicht als Beweis gelten, daß die Erbsubstanz auch in den Plastosomen, nicht nur im Kernchromatin lokalisiert ist.

Man muß jedoch gestehen, daß besonders die zwei letzten Arbeiten von MEVES einen wesentlichen Fortschritt in den cytologischen Studien über Vererbung bedeuten und daß vielleicht bei Vereinigung der cytologischen und experimentellen Methoden sich das Problem hier eindeutig aufklären wird.

### Zusammenfassung der Argumente für die Lokalisation der die Vererbungsrichtung determinierenden Substanzen.

Aus alledem, was wir in den vorhergehenden Bemerkungen vorgebracht haben, geht hervor, daß die cytologischen und noch mehr die experimentellen Studien sehr wichtige Argumente zutage gefördert haben, welche für die Bedeutung der Kernsubstanz bei dem Vererbungsprozeß sprechen.

1) Wir haben aus der cytologischen Literatur zahlreiche Argumente zitiert, welche auf die Kontinuität der chromatischen Substanz hinweisen. Die moderne Cytologie bringt aber auch Argumente für die Bedeutung der cytoplasmatischen Bestandteile für den Vererbungsprozeß.

2) Die Kreuzungsversuche ergeben ebenfalls, daß, wenigstens vom Gastrulastadium angefangen, die Vererbung von der Kernsubstanz abhängig ist.

3) Die Experimente, in denen die Kreuzungsmethode mit dem leichten Anstoß zur künstlichen Parthenogenese kombiniert wurde; sprechen dafür, daß die Verschiebung der Vererbungsrichtung vater- oder mutterwärts von dem Mengenverhältnis der männlichen Kernmasse zu der weiblichen abhängt.

4) Bewiesen, wenigstens für manche Tierformen (Echiniden), ist die Tatsache der qualitativen Verschiedenwertigkeit der Chromosomen (BOVERI). Der Kern ist demnach in seiner Struktur nicht einheitlich, sondern speziell differenziert. Diese Kerndifferenzierung steht mit der Determinierung der normalen Gestaltungsrichtung in direktem Zusammenhang.

Diese Tatsache bedeutet, daß zur normalen Ausgestaltung des Embryos nach dem Gastrulastadium das Zusammenwirken einzelner verschiedenwertiger Chromosomen unumgänglich notwendig ist.

5) Es ist zu beachten, daß bisher durch kein Experiment nachgewiesen wurde, daß nur die Chromosomen als Vererbungsträger aufzufassen sind und daß dem Protoplasma jeder Anteil an der Uebertragung der elterlichen erblichen Eigenschaften abgesprochen werden muß. Wenn wir behaupten, daß vom Gastrulastadium ab die Vererbung der elterlichen Eigenschaften von der Kernsubstanz abhängt, so bedeutet es absolut nicht, daß nicht auch das Protoplasma daran Anteil nimmt.

Die Experimente von HERBST haben nachgewiesen, daß von dem Mengenverhältnis der väterlichen und der mütterlichen Substanz die Verschiebung der Vererbungsrichtung vater- oder mutterwärts abhängt; das bedeutet aber noch lange nicht, daß nicht auch durch andere Faktoren, welche eventuell auch das Protoplasma betreffen können, der gleiche Effekt zu erreichen wäre.

Als Gegenstück zu der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen (BOVERI) kann die Verschiedenwertigkeit einzelner Plasmabereiche in bezug auf die Determinierung der normalen Gestaltungsrichtung bei sehr vielen Tierformen angeführt werden.

6) Die Experimente mit heterogener Befruchtung kernloser Eifragmente sprechen dafür, daß bei den Echiniden bis zum Gastrulastadium sicher nur das Protoplasma für die Vererbungsrichtung maßgebend ist.

den 3 punktierten ein weißes Chromosom. Die Geschlechtszellen der P-Generation<sup>1)</sup> sehen dann so aus, wie es Fig. 333, 1 u. 2 zeigt. Fig. 333, 3 gibt deren Vereinigung bei der Befruchtung wieder, und 333, 4 zeigt den Chromosomenbestand des Bastardes in  $F_1$ . Fig. 334 stellt nun dar, wie in diesem Bastard die Reifung der Geschlechtszellen verlaufen muß. In der Synapsis<sup>2)</sup> vereinigen sich die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen paarweise. Es kommen somit drei punktierte Paare zusammen und natürlich auch das schwarze Fellfarbchromosom mit dem weißen Vertreter der entsprechenden Eigenschaft (a). So treten nun die Chromosomenpaare in die Reduktionsteilung ein (b) und werden dort auseinandergeteilt, so daß jede Tochterzelle 3 punktierte Chromosomen erhält, die eine aber dazu ein schwarzes, die andere ein weißes (c). Da aber die zweite Reifeteilung, die eine gewöhnliche Zellteilung darstellt, an dieser

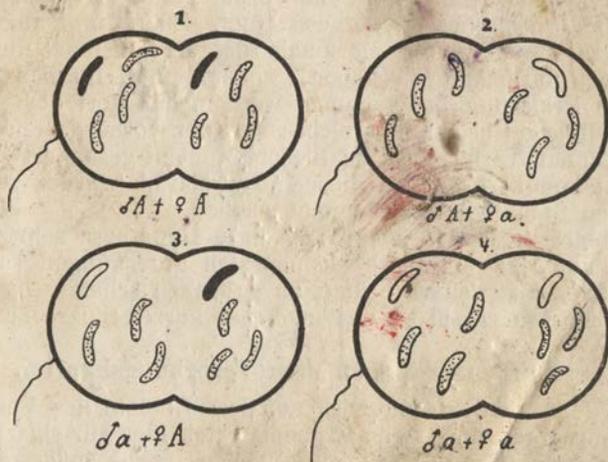


Fig. 335. Schema der vier Möglichkeiten der Befruchtung zwischen zwei Gameten des Bastardes Aa, deren Bildung in zwei nach den Farbchromosomen verschiedenen Arten Fig. 333 zeigte. Nach GOLDSCHMIDT.

Verteilung nichts mehr ändert, so ist das Endresultat, daß zwei Sorten von Geschlechtszellen entstehen, eine, die in bezug auf die Fellfarbe nur das schwarze Chromosom, eine, die nur das weiße enthält, das heißt mit anderen Worten nichts anderes als in bezug auf jene Eigenschaften reine Gameten (d). Es werden also von beiden Geschlechtern in  $F_1$  die zwei Sorten von Gameten gebildet. Bei der Befruchtung zwischen zwei solchen Bastardindividuen können sich somit die Geschlechtszellen auf vier Arten je nach Zufall zusammenfinden, wie es Fig. 335 zeigt. Entweder kommen zwei Gameten mit schwarzen Chromosomen zusammen, oder die Samenzelle hat das

1) Vgl. p. 960.

2) Als Synapsis wird dasjenige Reifungsstadium bezeichnet, wo in der Ovocyte I Ord. resp. Spermatocyte I Ord. (vgl. p. 572 u. ff.) sich bei Vorbereitung zur ersten Reifungsmitose die genannten Chromosomen lateral dicht an der Kernmembran zusammengedrängt anlegen. Die Autoren stellen sich vor, daß in diesem Moment das väterliche und das mütterliche Chromatin der vorhergehenden Generation sich zum erstenmal miteinander vermischen.

schwarze, die Eizelle das weiße Chromosom, oder das Umgekehrte ist der Fall, oder endlich beide kopulierende Gameten haben das weiße. Nennen wir das schwarze Chromosom A, das weiße a, so haben wir hier ganz klar das MENDELSche Spaltungsverhältnis für  $F_2$ —AA : Aa : aa“.

Das, was hier als ein Merkmal geschildert wurde, kann auch für mehrere gelten, man muß nur annehmen, daß verschiedene Merkmale durch verschiedene Chromosomen resp. Mikrosomen d. i. Bestandteile der Chromosomen repräsentiert sind.

Ich habe hier die gewöhnlich in der Bastardierungslehre angenommene Hypothese geschildert, welche die MENDELSchen Regeln teilweise erklärt. Ich sage „teilweise“, da die Dominanzregel hier keine Erklärung findet.

Bei weiterer Beurteilung dieser Hypothese muß beachtet werden, daß hier viele bisher nicht bewiesene Voraussetzungen gemacht werden müssen, auf die sich diese Hypothese stützt. Zuerst muß angenommen werden, daß die gesamten Merkmale des Organismus nur in den Chromosomen ihre Anlagen haben, sodann muß für das Synapsis-stadium die Erklärung angenommen werden, daß dort das männliche und das weibliche Chromatin, welches von der vorhergehenden Generation her stammt, wirklich bis zu diesem Moment gesondert blieb und daß es jetzt kopuliert. Gegen diese Interpretation wurden sogar vom cytologischen Standpunkte Bedenken erhoben.

In Anbetracht dessen aber, daß diese Hypothese sehr weit verbreitet ist und daß sie durch die neuesten Forschungen von GOLDSCHMIDT (59) eine weitere Stütze zu gewinnen scheint, habe ich es für meine Pflicht gehalten, sie hier in dieser kurzen Skizze anzuführen.

### 8. Schlußbemerkungen zum Vererbungskapitel.

Die rege Arbeit, welche sich auf dem Gebiete des Vererbungsproblems entwickelt und deren Ergebnisse ich hier nur skizziert habe, ist noch lange nicht am Ziele. Es bleiben noch äußerst wichtige Probleme unentschieden, und zwar sowohl aus dem Gebiete der Vererbungserscheinung als solcher, als auch in ihrer wissenschaftlichen Aufklärung. Das Problem der Vererbung von somatogen erworbenen Eigenschaften, welches in neuerer Zeit eine bedeutend bessere Präzisierung und in vielen Punkten Aufklärung gewonnen hat, ist noch nicht erledigt. Das Studium in reinen Linien, die Experimente mit Gonadentransplantation scheinen hier vielversprechend zu sein.

In dem Problem der Vererbung nach dem MENDELSchen Typus ist bisher zu wenig über die Ursachen bekannt, welche das Dominieren oder die Rezessivität bedingen.

Aber auch das eigentliche Wesen der „Anlagen“ ist absolut dunkel. Ob es Fermente oder andere materielle Substanzen sind, welche Eigenschaften ihnen zukommen, das sind alles Fragen, welche in der nächsten Zukunft wahrscheinlich noch nicht ihre Lösung finden werden. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß in Anbetracht dessen auch das Aktivieren dieser uns absolut unbekannteren Anlagen vollständig unverständlich ist.

Nach meiner Beurteilung kann man die Lösung dieser für jeden Biologen so wichtigen Fragen von der Entwicklungsphysiologie resp. Entwicklungsmechanik erwarten, welche in kausaler Richtung die Erscheinungen der Gestaltung auf experimentellem Wege zu erforschen sucht. Die Charaktere, welche die elterlichen Organismen gekenn-

zeichnet haben, treten im Laufe der Entwicklung zutage, und die kausalen Momente, welche dieses Aktivieren der in den Keimen inhärenten Anlagen bewirken, können nur durch das Studium der Entwicklung mit Hilfe aller modernen chemischen und biologischen Forschungsmethoden ermittelt werden.

### Literatur.

(L. Vererbungsproblem.)

(NB. In diesem Literaturverzeichnis sind nur die im Text zitierten Arbeiten angegeben. Das Literaturverzeichnis hat keinen Anspruch auf Vollständigkeit der Literatur des ganzen Vererbungsproblems.)

1. **Baltzer, F.**, Ueber die Chromosomen der *Tachea (Hettia) hortensis*, *Tachea austriaca* und der sogenannten einseitigen Bastarde *T. hortensis* × *T. austriaca*. Arch. f. Zellf., Bd. 11 (1913).
- 1a. **Barfurth, D.**, Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. 1. Mitteil. Der Einfluß der Mutter. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 26 (1908).
2. — Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. 2. Mitteil. Der Einfluß des Vaters. Ebenda, Bd. 27, (1909).
3. — Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdactylie bei Hühnern. 3. Mitteil. Kontrollversuche und Versuche am Landhuhn, Ebenda, Bd. 31 (1911).
4. **Bateson, W.**, and **Miss Saunders, E. R.**, Reports to the Evolution. Committee of the Royal Society I, London 1902.
5. —, **Miss Saunders, E. R.**, **Punnet, R. C.**, and **Hurst, C. C.**, Reports to the Evolution Committee of the Royal Society, II, London 1905.
6. —, **Miss Saunders, E. R.**, and **Punnet, R. C.**, Reports to the Evolution Committee of the Royal Society III, London 1906.
7. — Mendel's principles of heredity, Cambridge 1909.
8. **Baur, E.**, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, Berlin 1911.
- 8a. **Baur, E.**, Die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften im Lichte der neuen experimentellen Forschungen. Arch. f. soz. Hygiene, Bd. 8 (1913).
- 8b. — Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 27 (1909).
9. **Boveri, T.**, Zellenstudien. II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megalcephala*, Jena (G. Fischer).
10. — Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seegeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1895).
11. — Polarität der Oocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. Zool. Jahrb., Bd. 14 (1901).
- 11a. — Merogonie (Y. Delage) und Ephebogenese (B. Ravitz), neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz., Bd. 19 (1901).
12. — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.
13. — Zellenstudien, V. Ueber Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, Jena 1905.
- 13a. — Zellenstudien, VI. Die Entwicklung dispermer Seegeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns, Jena 1907.
14. **Brown-Secquard**, Nouvelles recherches sur l'épilepsie due à certaines lésions de la moelle épinière et des nerfs rachidiens. Archives de Physiol. normale et pathol., T. 1 (1868); T. 2 (1869).
15. — Quelques faits nouveaux relatifs à l'épilepsie qu'on observe à la suite de divers lésions du système nerveux, chez les cobayes. Ebenda, Vol. 4 (1872).
16. **Bury, J.**, Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur 0° auf die Entwicklung der Echinideneier. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 36 (1913).
17. **Castle, W. E.**, The heredity of the sex. Bull. Mus. comp. Zool., Vol. 40 (1903).
18. — Heredity in relation to evolution and animal breeding, New York and London 1911.
- 18a. — in collaboration with **Walter, H. E.**, **Mullenix, R. C.** and **Cobb, S.**, Studies of Inheritance in Rabbits. Contrib. Zool. Lab. Museum Comp. Zool. Harvard Coll. No. 199, 1909. — Auch Publ. No. 114, Carnegie Inst. of Washington.

19. **Castle, W. E., and Philipps,** *On germinal transplantation in Vertebrates. Published by the Carnegie Institution of Washington, 1911.*
20. **Child, C. M.,** *Amitosis in Moniezia. Anat. Anz., Bd. 25 (1904).*
21. — *Some considerations regarding so-called formative substances. Biol. Bull., Vol. 9 (1906).*
22. — *Studies on the relation between amitosis and mitosis. I. II. Biol. Bull., Vol. 12 (1907).*
23. — *Idem. III, IV, V. Ebenda, Vol. 13 (1907).*
24. — *The occurrence of amitosis in Moniezia. Ebenda, Vol. 13 (1910).*
25. — *Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus. Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech., Heft 11 (1911).*
26. — *Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. I. The axial gradient in Planaria dorotocephala as a limiting factor in Regulation. Journ. of exp. Zool., Vol. 10 (1911).*
27. — *Idem. IV. Certain dynamic factors in the regulatory morphogenesis of Planaria dorotocephala in relation to the axial gradient. Ebenda, Vol. 13 (1912).*
28. — *Idem. V. The relation between resistance to depressing agents and rate of metabolism in Planaria dorotocephala and its value as a method of investigation. Journ. of exper. Zool., Vol. 14 (1913).*
29. **Conklin, E. G.,** *Cleavage and differentiation. Woods Hole Biol. Lectures, 1898.*
30. — *Organ-forming Substances in the eggs of Ascidians. Biol. Bull., Vol. 3 (1905).*
31. — *The mechanism of heredity. Science, N. S. Vol. 27 (1908).*
32. **Correns, C.,** *Ueber Vererbungsgesetze, Berlin 1905.*
33. — *Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes, Berlin 1908.*
34. — *Idem. Berlin 1909.*
- 34a. — *Der Uebergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblütigen und gestreiftblühenden Mirabilis-Stippen. Ber. der D. Bot. Ges., Bd. 28 (1910).*
35. **Correns-Goldschmidt,** *Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes, Berlin (Gebr. Bornträger) 1913.*
36. **Cuénot, L.,** *L'hérédité de la pigmentation chez les Souris (S. Note). Arch. de Zool. exp. et gén., Ser. 4, T. 2 (1904).*
37. **Darbishire, A. D.,** *Breeding and the Mendelism discovery, London, New York, Toronto and Melbourne 1912.*
38. **Davenport, C. B.,** *Inheritance in poultry. Washington Carnegie Inst., 1906.*
39. — *The transplantation of ovaries in Chickens. Journ. of Morph., Vol. 22 (1911).*
40. **Doncaster, L.,** *On the inheritance of tortoiseshell and related colours in cats. Proc. Cambridge Phil. Soc., Vol. 13 (1904).*
41. — *and Raynor, G.,* *Breeding experiments with Lepidoptera. Proc. of the Zool. Soc. London, 1906.*
42. **Driesch, H.,** *Ueber rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898).*
43. — *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Ebenda, Bd. 10 (1900).*
44. — *Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von Strongylocentrotus. Ebenda, Bd. 19 (1905).*
45. **Fick, R.,** *Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Entw.-Physiol., Anat. Abt., 1905.*
46. — *Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen. Bastardregeln. Ergeb. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 16 (1907).*
47. **Fischel, A.,** *Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 6/7 (1897/1898).*
48. **Fischer, E.,** *Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenie der Vanessen, Berlin 1894.*
49. — *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Ztschr. f. Entom., Bd. 6 (1901).*
50. — *Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ebenda, Bd. 7 (1902).*
51. **Flemming, W.,** *Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 37 (1891).*
52. **Galton, F.,** *Natural inheritance, London and New York 1889.*
53. **Garbowski, T.,** *Ueber Blastomerentplantation bei Seiegeln. Bull. de l'Ac. d. Sc. de Cracovie 1904.*

54. **Godlewski, jun., E.**, Die Hybridisation der Echiniden und Crinoiden. *Ebenda*, 1905.
55. — Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 20 (1906).
56. — Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, Leipzig 1909.
57. **Goldfarb, A. J.**, Studies in the production of grafted embryos. *Biol. Bull.*, Vol. 23 (1913).
58. **Goldschmidt, R.**, Einführung in die Vererbungswissenschaft, Leipzig 1911.
59. — Die Merogenie der Oenoterabastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. 9 (1912).
60. **Goodale, H. D.**, Sex and its relation to the barring factor in poultry. *Science*, N. S. Vol. 29 (1909).
- 60a. **Gurwitsch, A.**, Morphologie und Biologie der Zelle, Jena (G. Fischer) 1904.
61. **Guthrie, C. C.**, Further results of transplantation of Ovaries in Chickens.  *Journ. of experim. Zool.*, Vol. 5 (1908).
62. **Haacke, W.**, Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 21 (1906).
63. **Häcker, V.**, Mitosen im Gefolge amitose-ähnlicher Vorgänge. *Anat. Anz.*, Bd. 17 (1900).
64. — Allgemeine Vererbungslehre, Braunschweig 1911.
65. **Hagedoorn, A.**, On the purely motherly character of the hybrids produced from the Eggs of *Strongylocentrotus*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 27 (1909).
66. **Hähle, E.**, Der heutige Stand der Erblichkeitsfrage in der *Neuro- und Psychopathologie*. *Neurolog. Ctbl.*, Jg. 33 (1904).
- 66a. **Hanel, E.**, Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *Hydra fusca*. *Jen. Ztschr. f. Naturw.*, Bd. 43 (1907).
67. **Harrison, R. G.**, Embryonic transplantation and development of the nervous system. *Anat. Record*, Vol. 2 (1908).
68. **Herbst, C.**, Vererbungsstudien. I. Ein Plan zu rationellen Studien über Vererbungserscheinungen. II. Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Ausbildung der Seeigelbastarde. III. Ist die „Schädigung“ eines der beiden Sexualprodukte von Einfluß auf das Hervortreten der väterlichen oder mütterlichen Charaktere? *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 21 (1906).
69. — *Idem.* IV. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere. (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung.) *Ebenda*, Bd. 22 (1906).
70. — *Idem.* V. Auf der Suche nach der Ursache der größeren oder geringeren Ähnlichkeit der Nachkommen mit einem der beiden Eltern. *Ebenda*, Bd. 24 (1907).
71. — *Idem.* VI. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 1. Mitteil. *Ebenda*, Bd. 27 (1909).
72. — *Idem.* VII. Die cytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. 2. Mitteil. *Ebenda*, Bd. 34 (1912).
73. **Hertwig, G.**, Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Abt. 2, Bd. 77 (1911).
74. — Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. *Ebenda*, Bd. 79 (1912).
75. — Parthenogenese bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden radiumbestrahlten Samen. *Ebenda*, Bd. 81 (1913).
76. **Hertwig, O.**, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung, Jena 1884.
- 76a. — Ueber einige durch Centrifugalkraft in der Entwicklung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 53 (1898).
77. — Allgemeine Biologie, Jena 1906.
78. — Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre, Jena 1909.
79. — Die Radiumstrahlung in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteil. v. Sitz.-ber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1910.
80. — Neuere Untersuchungen über die Wirkung der Radiumstrahlung auf die Entwicklung tierischer Eier. *Ebenda*.
81. — Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Ein Beitrag zur experimentellen Zeugungs- und Vererbungslehre. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 77 (1911).
82. — Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung. Zweiter Beitrag zur experimentellen Zeugungs- und Vererbungslehre. *Ebenda*, Bd. 82 (1913).
83. — Allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre der Tiere. *Kultur u. Gegenw.*, Abt. 4, Bd. 2, zool. Teil, 1913.

84. **Hertwig, Paula**, Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderung in den Kernteilungsfiguren der Eier von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 77 (1911).
85. — Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. Ein cytologischer Beweis für parthenogenetische Entwicklung der Radiumlarven. Ebenda, Bd. 81 (1913).
86. **Hertwig, R.**, Ueber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Ctbl., Bd. 52 (1912).
- 86a. **Hurst, C. C.**, Notes on some experiments in hybridisation and cross-breeding. Journ. R. Hort. Soc., Vol. 24 (1900), p. 90.
- 86b. — Mendels „law“ applied orchid hybrids. Ebenda, Vol. 26 (1901) and Vol. 27 (1902).
87. **de Janczewski, E.**, Monographie des Groseillers Ribes L. Genève. Mémoire couronné du prix de Caudolle par la Société de Physique et d'Hist. natur. de Genève 1907.
88. **Jennings, H. S.**, Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. The fate of new structural characters in *Paramecium*, with special reference to the question of the inheritance of acquired characters in Protozoa. Journ. of exp. Zool., Vol. 5 (1908).
89. — Heredity and variation in simplest organisms. Amer. Naturalist, Vol. 43 (1909).
90. — Experimental evidence on the effectiveness of selection. Ebenda, 1910.
91. — and **Hargitt, G.**, Characteristics of the diverse races of *Paramecium*. Journ. of Morph., Vol. 21 (1910).
92. — Pure lines in the study of genetics in lower organisms. Amer. Naturalist, Vol. 45 (1911).
93. — The effect of conjugation in *Paramecium*. Journ. of exp. Zool., Vol. 14 (1913).
94. **Johannsen, W.**, Elemente der exakten Vererbungslehre, Jena 1909.
95. — Erblichkeitsforschungen. Fortschr. der Naturw. Fsch., Bd. 3, Berlin u. Wien 1911.
96. **Kammerer, P.**, Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 17 (1904).
97. — Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II. Mitteil. Die Nachkommen der spätgeborenen *Salamandra maculosa* und der frühgeborenen *Salamandra atra*. Ebenda, Bd. 25 (1907).
98. — Idem. III. Mitteil. Die Nachkommen der nicht Brutpflegenden *Alytes obstetricans*. Ebenda, Bd. 28 (1909).
99. — Das Beibehalten jugendlich unreifer Formzustände (Neotenie und Progenese). Ergeb. d. wiss. Med., 1910.
100. — Vererbung erzwungener Farbveränderungen. I. u. II. Mitteil. Induktion von weiblichem Dimorphismus bei *Lacerta fiumana*. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 29 (1910).
101. — Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei *Proteus anguineus* Laur. (III. Mitteil. über Vererbung erzwungener Farbveränderungen.) Ebenda, Bd. 33 (1912).
102. — Vererbung erzwungener Farbveränderungen. IV. Mitteil. Das Farbleid des Feuersalamanders (*Salamandra maculosa* Laurenti) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 36 (1913).
103. **Konopacki, M.**, Ueber den Einfluß hypertotonischer Lösungen auf Echinideneier. Arch. f. Zellf., Bd. 7 (1911).
104. **Lang, A.**, Ueber die Bastarde von *Helix hortensis* M. und *Helix nemoralis* L., Jena 1908.
- 104a. — Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Ztschr. für ind. Abstammungslehre, Bd. 4 (1910).
- 104b. — Fortgesetzte Vererbungsstudien. Ebenda, Bd. 5 (1911).
- 104c. — Vererbungswissenschaftliche Miscellen. Ebenda, Bd. 8 (1912).
105. **von Linden, M.**, Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904).
106. **Loeb, J., King, W. O., Moore, A. R.**, Ueber Dominanzerscheinungen bei den hybriden Pluteen des Seeigels. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 29 (1910).
107. **Lotsy, J. P.**, Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, Jena 1906.

108. **Mac Cracken, J.**, Occurrence of a sport in *Melasoma* (Lina) Scripta and its behavior in heredity. *Journ. of exp. Zool.*, Vol. 4 (1907).
109. **Mac Farland und Boveri** vergl. No. 11a p. 165 und 166.
110. **Macieszka und Wrzosek, A.**, Experimental studies on the hereditary transmission „Brown-Sequard's epilepsy“ of Guinea pigs, produced by injury of sciatic nerve. (First part of experimental studies on the heredity of acquired characters.) *Bull. de l'Acad. des Sc. de Cracovie*, 1910.
111. — — Experimente und Beobachtungen, welche beweisen, daß die durch Verletzung des Nervus ischiadicus hervorgerufenen Verunstaltungen der hinteren Extremitäten bei Meerschweinchen und weißen Mäusen auf die Nachkommen nicht vererbt werden. *Arch. f. Rassen- u. Gesell.-Biol.*, 1911 B.
112. — — Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der durch Ischiadicusverletzung hervorgerufenen Brown-Sequardschen Meerschweinchen-Epilepsie. *Ebenda*.
113. **Magnus**, Transplantation of Ovarier med sverligt Hensyn til Afkommet. *Norsk Magazin for Laegevidenskab.*, 1907.
114. **Mendel, G.**, Versuche über Pflanzenhybriden. *Ostwalds Klassiker der exakt. Wissensch.*, No. 121, Leipzig 1901.
- 114a. **Meves, J.**, Ueber Mitochondrien bezw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. *Anat. Anz.*, Bd. 31 (1907).
- 114b. — Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. *Cytologischer Studien am Hühnerembryo*. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 72 (1908).
- 114c. — Ueber Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. *Anat. Anz.*, Bd. 34 (1910).
- 114d. — Ueber die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megaloccephala*. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch.*, Bd. 76 (1911).
- 114e. — Ueber das Verhalten des plasmatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von *Phallusia mamillata*. *Ebenda*, Bd. 82 (1913).
115. **Millardet, A.**, Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. *Mém. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux*, T. 4 (1894).
116. **Morgan, T. H.**, The fertilisation of non-nucleated fragments of Echinoderm-eggs. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 2 (1895).
117. — The formation of one embryo from two blastulae. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 2 (1896).
118. — *Experimental Zoology*, New-York 1906.
119. — An attempt to analyse the constitution of the chromosomes on the basis of sex-limited inheritance in *Drosophila*. *Journ. of exper. Zool.*, 1911.
120. — and **Cattell Eleth**, Data for the study of sex-linked inheritance in *Drosophila*. *Ebenda*, 1912.
121. — — Additional data for the study of sex-linked inheritance in *Drosophila*. *Ebenda*, 1913.
- 121a. — *Evolution and adaptation*, New York 1903.
122. **Nathansohn, A.**, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 35 (1900).
123. **Nemec, B.**, Ueber die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 39 (1903).
124. **Newman, H. H.**, The process of heredity as exhibited by the development of *Fundulus hybrids*. *Journ. of exper. Zool.*, Vol. 5 (1908).
125. **Nilsson-Ehle, H.**, Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. *Bot. Notiser*, 1908.
126. — Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen, Lund 1909.
127. **Nussbaum, M.**, Ueber die Teilbarkeit der lebendigen Materie. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 26.
128. — Befruchtung und Vererbung. *Anat. Anz.*, Bd. 27 (1906).
129. — Mutationserscheinungen bei Tieren, Bonn 1906.
130. **Obersteiner, H.**, Zur Frage der hereditären Uebertragbarkeit akquirierter pathologischer Zustände. *Neurologisches Ctbl.*, Jg. 19 (1900).
- 130a. **Pearl, R.**, The mode of inheritance of fecundity in the domestic fowl. *Maine Agricult. Exper. Station*, 1912.
- 130b. — The inheritance of fecundity. *Popular Sc.*, Monthly, 1912.
- 130c. — and **Surface, F. M.**, Data on certain factors influencing the fertility and hatching of eggs. *Maine Agricult. Exper. Stat. Bull.* No. 168, 1905.

- 130d. **Pearl, R. and Surface, F. M.**, Data on the inheritance of fecundity obtained from the records of eggproduction of the daughters of „200 egg“ hens. *Ebenda*, 1909, No. 166.
- 130e. — — A biometrical study of egg production in the domestic fowl. I. Variation in annual egg production, Washington 1909.
131. — — On the inheritance of the barred color patern in poultry. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 30, Festbd. f. Roux (1910).
132. **Pearson, K.**, Mathematical contributions to the theory of evolution. On the law of ancestral heredity. *Proc. Roy. Sc. London*, Vol. 62 (1898).
- 132a. — The law of ancestral heredity. *Biometrika*, Vol. 2 (1903).
- 132b. **Pictet, A.**, Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. *Mém. de la Soc. de Physiq. et d'Hist. nat. de Genève*, T. 35 (1905).
133. — Adaptation d'un lépidoptère à un nouveau régime alimentaire. *Arch. Sc. phys. et nat. Genève*, T. 28 (1909).
134. — Quelques exemples de l'hérédité des caractères acquis. *Verh. Schweiz. nat. Ges.*, Bd. 1 (1910).
135. — Un nouveau exemple de l'hérédité des caractères acquis. *Arch. sc. phys. et nat.*, T. 31 (1911).
136. **Plate, L.**, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 3. Aufl., Leipzig, Engelmann, 1908.
137. — Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen für studierende Aerzte und Züchter, Leipzig 1913.
138. **Przibram, H.**, Aufzucht, Farbenwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (Mantidae). III. Temperatur- und Vererbungsversuche. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 28 (1909).
139. **Rosenberg, O.**, Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 21 (1903).
- 139a. **Roux, W.**, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. *Breslauer ärztl. Ztschr.*, 1885, No. 6—9.
140. — Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwicklung (Post-generation) der fehlenden Körperhälfte. *Virchows Arch.*, Bd. 114 (1888), auch in *Gesam. Abh.*, Bd. 2.
141. — Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung, Leipzig 1883, auch in *Gesam. Abh.*, Bd. 2 (1895).
142. — Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. *Vortr. u. Aufs. über Entw.-Mech.*, H. 1, 1905.
143. — Ueber die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. *Verh. des Naturf.-Vereins in Brünn*, Bd. 49 (1911).
- 143a. **Ružicka, V.**, Die Bakterien und das Vererbungsproblem. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 26 (1908).
144. **Schiller, S.**, Ueber künstliche Erzeugung primitiver Kernteilungsformen bei Cyclops. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 27 (1909).
145. **Schröder, Chr.**, Die Zeichnungsvariabilität von *Abrax grossulariata*. *Allg. Ztschr. f. Entomol.*, Bd. 8 (1903).
146. **Schultz, Walth.**, Transplantation der Ovarien auf männliche Tiere. *Ctbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat.*, 1900.
147. — Ueber Ovarienverpflanzung. *Monatsschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie*, Bd. 16 (1902).
148. — Bastardierung und Transplantation. I. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 35 (1912); II. ebenda, Bd. 36 (1913).
149. — Vorschläge zum Studium der somatischen Vererbung, der Bastardunfruchtbarkeit und der blastogenen Insertion mit Hilfe der Keimzellenverpflanzung. *Ebenda*, Bd. 37 (1913).
150. **Schwalbe, E.**, Allgemeine Mißbildungslehre, Jena 1906.
151. **Seetiger, O.**, Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 1 (1895).
152. **Semon, R.**, Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. *Festschr. d. Naturw. Forsch.*, Bd. 2., Berlin u. Wien 1911.
153. — Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften, Leipzig 1912.
154. **Shull, G. H.**, A new Mendelian ratio and several types of latency. *Amer. Nat.*, Vol. 42 (1908).

155. **Shull, G. H.**, *The presence and absence hypothesis.* *Ebenda*, Vol. 43 (1909).
156. — *The inheritance of sex in Lychnis.* *Botan. Gaz.*, Vol. 49 (1910).
157. — *Reversible sex mutants in Lychnis dioica.* *Ebenda*, Vol. 52 (1911).
158. **Sitowski, L.**, *Biologische Beobachtungen über Motten.* *Bull. de l'Ac. de Sc. Cracovie*, 1905.
159. **Smith, G.**, *Rhizocephala. Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 29. Monogr., 1906.
160. **Spillmann, W.**, *Spurious allelomorphism. Results of some recent investigations.* *Am. Natur.*, Vol. 42 (1909).
161. — *Barring in barred Plymouth rocks.* *Poultry*, Vol. 5 (1909).
162. **Standfuss, M.**, *Gesamtbild der bis Ende 1895 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur und Hybridisationsexperimente.* *Insektenbörse*, Jg. 11. (1899).
163. — *Die Resultate 30-jähriger Experimente mit Bezug auf Artbildung und Umgestaltung in der Tierwelt.* *Verh. d. Schweiz. naturf. Ges.*, Luzern 1906.
164. **Steinbrück, H.**, *Ueber die Bastardbildung bei Strongylocentrotus lividus ♂ und Sphaerechinus granularis ♀.* *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 14 (1902).
165. **Stockard, Ch. R.**, *The influence of alcohol and other Anaesthetics on embryonic development.* *Amer. Journ. of Anat.*, 1910.
166. — *An experimental study of racial degeneration in mammals treated with alcohol.* *Medical College*, Vol. 3 (1912).
167. — *An experimental study of racial degeneration in mammals treated with alcohol.* *Arch. of intern. Med.*, 1912.
168. — *and Craig, Dor. M.*, *An experimental study of the influence of alcohol on the germ cells and the developing embryos of mammals.* *Arch. f. Ent.-Mech.*, Bd. 35 (1913).
169. **Stolc, A.**, *Versuche betreffend die Frage, ob sich auf ungeschlechtlichem Wege die durch mechanischen Eingriff oder das Milieu erworbenen Eigenschaften vererben.* *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 15 (1903).
170. **Strasburger, E.**, *Zellbildung und Zellteilung*, Jena 1880.
171. — *Neue Untersuchungen über Befruchtungsvorgänge bei Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung*, Jena 1884.
172. — *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung*, Jena 1909.
173. — *Meine Stellungnahme zur Frage der Propfbastarde.* *Sitz.-ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 27 (1909).
174. **Tower, W. L.**, *An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa.* *Carnegie Inst. of Washington, Public. No. 48; Papers of the Station for exper. Evolution No. 4*, 1906.
175. — *The determination of dominance and the modification of behavior in alternative (Mendelian) inheritance, by conditions surrounding or incident upon the germ cells at fertilization.* *Biol. Bull.*, Vol. 18 (1910).
176. **Toyama, K.**, *Studies on the hybridology of Insects.* *Bull. of the College of Agriculture. Tokyo, Imp. Univ.*, Vol. 7 (1906).
177. **della Valle, La**, *morfologia della cromatina dal punto di vista fisico.* *Arch. Zool. Ital.*, Vol. 6 (1912).
178. **Vernon, H. M.**, *The relation between the hybrid or parent forms of Echinid larvae.* *Philos. Trans. Roy. Soc. B.*, Vol. 190 (1898).
179. — *Cross fertilization among Echinoids.* *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 9 (1900).
180. **Vries, H. de**, *Die Mutationstheorie*, Leipzig 1901.
181. — *Ueber doppelt reziproke Bastarde von Oenothera biennis L. und Oe. muricata L.* *Biol. Ctbl.*, Bd. 31 (1911).
182. **Wallengreen, H.**, *Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien.* *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog.*, Bd. 15 (1901).
183. **Wetsmann, A.**, *Vorträge über Deszendenztheorie*, Jena (Fischer) 1913.
- 183a. **Wilson, R. Ed.**, *Experimental studies on germinal localization. I. The germ-regions in the egg of Dentalium.* *Journ. experimental Zoölogy*, 1904.
184. **Winkler, H.**, *Ueber die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel.* *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 45 (1907).
185. — *Ueber Ppropfbastarde und pflanzliche Chimären.* *Ber. d. Deutschen Bot. Ges.*, Bd. 25 (1907).
186. — *Solanum tubingense, ein echter Ppropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten.* *Ebenda*, Bd. 26a (1908).
187. — *Ueber die Nachkommenschaft der Solanum-Ppropfbastarde und die Chromosomenzahlen ihrer Keimzellen.* *Ztschr. f. wiss. Bot.*, Jahrg. 2 (1909).

188. **Winkler, H.**, Weitere Mitteilungen über Pfropfbastarde. *Ebenda*, Jahrg. 1.  
 189. — Ueber das Wesen der Pfropfbastarde. (Vorl. Mitteil.) *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 28 (1910).  
 190. — Untersuchungen über Pfropfbastarde. I. Teil. Die unmittelbare gegenseitige Beeinflussung der Pfropfsymbionten, Jena 1912.  
 190a. — **Woltreck, R.**, Ueber natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. *Verh. d. Deutsch. Zool. Ges.*, 1908.  
 190b. — Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. *Ebenda*, 1909.  
 191. **Wood, T. B.**, Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. *Journ. Agric. Se.*, 1906.  
 192. **Ziegler, H. E.**, und **Rath, O. v.**, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. *Biol. Ctbl.*, Bd. 11 (1891).  
 193. — Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich. *Ebenda*.  
 194. — Experimentelle Studien über die Zellteilung. III. Furchungszellen von *Beroë ovata*. *Arch. f. Entw.-Mech.*, Bd. 7 (1898).  
 195. — Die Vererbungslehre in der Biologie, Jena 1905.  
 196. — Die Erklärung der Mendelschen Regel. *Zool. Anz.*, Bd. 33 (1908).











Signatura **203770**

