

5318

**VĚSTNÍK**  
**KRÁLOVSKÉ ČESKÉ**  
**SPOLEČNOSTI NAUK.**

**TŘÍDA**  
**MATHEMATICKO-PŘÍRODOVĚDECKÁ.**

**1917**

**SITZUNGSBERICHTE**  
DER KGL. BÖHMISCHEN  
**GESELLSCHAFT DER**  
**WISSENSCHAFTEN.**

**MATHEMATISCH-**  
**NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE.**



*c.*



JUN 14 1921

1921  
JUN 14 1921  
BIOLOGICAL MUSEUM  
UNIVERSITY OF CHICAGO

# VĚSTNÍK KRÁLOVSKÉ ČESKÉ SPOLEČNOSTI NAUK

TŘÍDA  
MATHEMATICKO-PŘÍRODOVĚDECKÁ.

ROČNÍK 1917.



V PRAZE 1918.  
NÁKLADEM KRÁLOVSKÉ ČESKÉ SPOLEČNOSTI NAUK.  
V KOMISI U FRANTIŠKA ŘIVNÁČE.

# SITZUNGSBERICHTE

DER KÖNIGL. BÖHMISCHEN

# GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN

MATHEMATISCH-  
NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE.

JAHRGANG 1917.



PRAG 1918.

VERLAG DER KÖNIGL. BÖHM. GESELLSCHAFT DER WISSENSCHAFTEN.  
IN KOMMISSION BEI FR. ŘIVNÁČ.

## Přednášky konané roku 1917 ve schůzích třídy mathematicko-přírodovědecké.

9. února. Dr. J. WOLDŘICH: O vyvěřelinách a kontaktních zjevech ve vápenci zechovickém u Volyně.  
Dr. E. SEKERA: O umělém vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum*.
16. února. Dr. K. KAVINA: Příspěvky mykologické.
2. března. Dr. V. HEINRICH: O novém systému singulárních křivek v asteroidickém problému tří těles a polohách jistých kritických bodů v theorii Hecuby.
25. května. Dr. K. SOKOL: Amfibolické horniny průsmyku Domažlického.
16. listopadu. Dr. Q. VETTER: O methodice dějin matematiky.

---

### OBSAH.

Studnička K. Prof. Dr.: Die Übereinstimmung und der Unterschied in der Struktur der Pflanzen und der Tiere . . . . .	I.
Woldřich Jos. Dr.: Eruptivgesteine und Contacterscheinungen im Zechowicer Kalksteine im Südböhmen . . . . .	II.
Sekera Emil Dr.: O umělém vypěstění pohlavních tvarů v rodě <i>Microstomum</i> O. Schm. . . . .	III.
Kavina Karel Dr.: Mykologische Beiträge . . . . .	IV.
Heinrich Wladimír Wáclav: Über ein neues singuläres Kurvensystem im asteroidischen Dreikörperproblem . . . . .	V.

## Die im J. 1917 in den Sitzungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse gehaltenen Vorträge.

9. Feber. Dr. J. WOLDŘICH: Über Eruptivgesteine und Kontakterscheinungen im Zechowitzer Kalkstein bei Volyň. (böhm.)  
Dr. E. SEKERA: Über künstliche Auszuchtung der Geschlechtsorgane bei der Gattung *Microstomum*. (böhm.)
16. Feber. Dr. K. KAVINA: Mykologische Beiträge. (böhm.)
2. März. Dr. W. HEINRICH: Über ein neues singuläres Kurvensystem im asteroidischen Dreikörperproblem und die Lage gewisser kritischer Punkte in der Theorie der Hecuba (böhm.)
25. Mai. Dr. K. SOKOL: Amphibolische Gesteine des Tauser Passes. (böhm.)
16. November. Dr. Q. VETTER: Über die Methodik der Geschichte der Mathematik. (böhm.)
- 

### INHALT.

Studnička K. Prof. Dr.: Die Übereinstimmung und der Unterschied in der Struktur der Pflanzen und der Tiere . . . . .	I.
Woldřich Jos. Dr.: Eruptivgesteine und Contacterscheinungen im Zechowitzer Kalksteine im Südböhmen . . . . .	II.
Sekera Emil Dr.: O umělem vypěstění pohlavních tvarů v rodě <i>Microstomum</i> O. Schm. . . . .	III.
Kavina Karel Dr.: Mykologische Beiträge . . . . .	IV.
Heinrich Wladimír Wáclav: Über ein neues singuläres Kurvensystem im asteroidischen Dreikörperproblem . . . . .	V.



I.

# Die Übereinstimmung und der Unterschied in der Struktur der Pflanzen und der Tiere.

Von **F. K. Studnička**, Brünn.

(Vorgelegt am 15. Dezember 1916.)

Untersuchungen über verschiedene Gewebe des Tierkörpers, deren Resultate ich seit dem Ende der neunziger Jahren in einer Reihe von Arbeiten veröffentlichte, zeigten mir, dass man die Struktur des Metazoenkörpers auch in einem anderen Lichte erblicken kann, als sie den Vertretern der bisherigen Zellularhistologie erschien, und gleichzeitig mit anderen Autoren, HEIDENHAIN und RÖHDE z. B., kam ich zu der Überzeugung, dass sich die übliche Formulierung der Zellentheorie, wenigstens mit Rücksicht auf den Bau des fertigen Körpers, nicht mehr halten lässt. Der Metazoenkörper stellt ein Ganzes mit überall zusammenhängendem Protoplasma<sup>1)</sup> vor, an dessen Aufbau sich neben den Zellen auch andere lebende Bestandteile beteiligen. Von etwas allgemeinerem Standpunkte aus besprach ich das Thema 1907 in einer dem Begriffe des »Exoplasma« gewidmeten Abhandlung<sup>1a)</sup> und veröffentlichte dann, im J. 1911, eine kurze Übersicht der Ansichten, zu denen ich mit Rücksicht auf die Differenzierungen und die Umwandlungen des Proto-

---

<sup>1)</sup> NB.: »Protoplasma« als das »Substrat der Lebenserscheinungen«.

<sup>1a)</sup> Siehe das Literaturverzeichnis am Ende dieser Arbeit, in dem von meinen Abhandlungen nur jene genannt sind, die allgemeine Betrachtungen über das Struktur- und Protoplasma-Problem enthalten.

plasmas überhaupt gekommen bin. Dabei entfernte ich mich noch weiter von der bisherigen Zellen- und Protoplasmalehre. Seit der Zeit beschäftigte ich mich mit dem Thema in speziellen Arbeiten weiter, und will diesmal eine neue, ausführlichere Übersicht der neueren Anschauungen über den Bau des Metazoenkörpers vorzulegen, zu der ich die Form eines Vergleiches zwischen der Struktur der Pflanze und des Tieres wähle. Jedenfalls wiederhole ich dabei viel des Bekannten, das lässt sich jedoch bei einer solchen zusammenfassenden Darstellung, um die es sich mir handelt, und die eigentlich ein Kapitel eines Lehrbuches ersetzen soll, nicht vermeiden. Eine andere Abhandlung, die sich wieder mit der Plasmogenese und den Protoplasmaumwandlungen beschäftigt wird, und die sich gewissermassen mit der vorliegenden ergänzt, erscheint später.

In vorliegender Abhandlung will ich also nach Beendigung einer Reihe von Arbeiten, die in den Jahren 1911 bis 1916 erschienen sind, erstens meine allgemeinen Ansichten über den Bau des Metazoenkörpers von neuem zusammenfassen, zweitens will ich da auch Stellung nehmen zu den Ansichten anderer Autoren, die sich neuestens ebenfalls mit dem Strukturproblem beschäftigen. — Das Thema beginnt eben jetzt, nachdem man lange Jahre dachte, dass da alles endgültig formuliert ist, von neuem zu interessieren. So veröffentlichte im letzten Dezennium (1908, 1914, 1915) ROHDE Abhandlungen zum Strukturproblem des Metazoenkörpers, in denen er auch auf die Protozoen und den Vergleich mit der Pflanze eingeht. Auch er steht, so wie ich, auf dem Standpunkte einer »Umwandlungslehre«, die auf Umwandlungen des Protoplasmas Nachdruck legt und will ebenfalls die allgemeine Gültigkeit der Zellenlehre eingeschränkt sehen, doch seine Abhandlungen verfolgen einen anderen Zweck, als die vorliegende und seine Auffassung deckt sich nicht mit der meinigen. ROHDE sucht durch das Zusammenstellen möglichst zahlreichen Fälle aus eigener Erfahrung und aus der Litteratur zu beweisen, dass es in der Genese und im Bau der Gewebe überall Ausnahmen von den Grundsätzen der Zellenlehre gibt, und dass die Zellen sogar bei der ersten Anlage des Metazoenkörpers vermisst werden

können. Er stellt der »Zellenlehre« eine »Symplasmalehre«, wie ich es nennen würde (er selbst spricht von Syncytien und Plasmodien), gegenüber, doch er formuliert dieselbe nicht genauer. Mir dagegen handelt es sich um die groben Umrisse einer neuen Strukturlehre, die im voraus schon mit der von ROHDE hervorgehobenen Tatsache, dass es nicht überall Zellen gibt, rechnet, die jedoch einerseits weiter über das, was ROHDE sagt, hinausgeht, andererseits dabei doch auf die Zelle, als das Primäre Nachdruck legt, die Gültigkeit der Zellenlehre zwar einschränkt, dieselbe jedoch sonst doch beibehält. Es wird da auf die Unterschiede der »Zellen«, »Gesamttzellen«, »Syncytien«, »Symplasmen«, des »extrazellulären Protoplasmas«, des »Endoplasmas«, bzw. der »Endoplasmazellen«, des primären und sekundären »Exoplasmas« — »Autexoplasma« und »Synexoplasma«, der »Fibrillen«, »Bausekrete«, »Bausubstanzen«, usw. hingewiesen, und durch diese Begriffe, die ich schon länger in meinen Arbeiten benütze, versuche ich da manches zu erklären, was die »Zellularhistologie«, nach meiner Überzeugung, nicht so gut zu erklären vermochte. ROHDE genügt die Vorstellung, dass der sog. »vielzellige« tierische Organismus ein vielkerniges Plasmodium ist, dessen Plasma einerseits aus einer »Embryonalsubstanz«, andererseits aus »histologischen Differenzierungsprodukten« besteht, die von ihm nicht genauer charakterisiert werden. (1915. S. 194.) — Neben ROHDE muss ich auch hier wieder M. HEIDENHAIN nennen, dessen Werk über »Plasma und Zelle« (1907) mich schon vor Jahren (1907) zu einer Stellungnahme bewog. Bei aller Übereinstimmung mit den Grundanschauungen dieses Forschers, von deren Richtigkeit ich mich vielfach überzeugen konnte, gibt es da, wie ich damals schon sagte, auch Unterschiede. Vor allem halte ich dasjenige, was er unter dem Namen »Metoplasma« dem »Protoplasma« gegenüberstellen will, nicht für etwas einfaches, sondern für ein Komplex von Exoplasma, Fibrillen und Bausekreten. Im Laufe der Zeit habe ich mich — in Einzelheiten — von der Auffassung des genannten Forschers noch weiter entfernt.

Noch eine Abhandlung gab mir Veranlassung zur Veröffentlichung dieses Aufsatzes: die Ausführungen SCHÄ-

NELS über die »Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen« (1915). HEIDENHAIN, ROHDÉ und mit ihnen viele der neueren Autoren stehen auf dem Standpunkte der »Umwandlungslehre« und bekämpfen die ältere »Bausteintheorie«, wie es HEIDENHAIN nennt, jene Lehre, welche in den Zellen die morphologischen und physiologischen Bausteine des Metazoenkörpers erblickt und welche sie zugleich auch für »Plastiden«, das ist »Bildnerinnen« des Ganzen und der Gewebe hält. Gerade diese Lehre, die Plastidenlehre, verteidigt neuestens SCHAXEL, und er versucht ihre Richtigkeit an der Entwicklung der Metazoen, bei der die Zellen wirklich, in typischen Fällen, eine bedeutende Rolle spielen, zu beweisen. Mit Rücksicht auf die Histogenese lässt sich die »Plastidenlehre« weniger gut verteidigen und die neuere Histologie ist der »Bausteintheorie« auch nicht günstig; so wird vielleicht manches davon, was ich da aus beiden diesen Gebieten anführe, zur Kritik des von SCHAXEL eingenommenen Standpunktes beitragen. Aus der älteren Litteratur erwähne ich da vor allem eine Abhandlung von KOELLIKER über »Die Energiden von v. SACHS im Lichte der Gewebelehre der Tiere« (1897), in der der Mitbegründer und Hauptvertreter der Zellularhistologie selbst die Struktur des Pflanzen- und Tierkörpers vergleicht, und dabei die »Energidentheorie« von v. SACHS berücksichtigt, jene Theorie, durch welche man seinerzeit den, durch den Befund der »Syncytien« gefährdeten Grundgedanken der Zellenlehre retten wollte. Schliesslich mache ich da auf einige neuere Lehrbücher der Metazoenhistologie aufmerksam, in denen der Standpunkt der Zellen- und Bausteintheorie besonders stark hervortritt, die Bücher von SCHNEIDER (1902, 1908), PRENANT-BOUIN-MAILLARD (1904), MAURER (1915). Als ein interessanter neuerer Versuch der Lösung des Strukturproblemes kann da auch die »Synzelliumlehre« von LEONTOWITSCH (1914) erwähnt werden.

Das Thema ist sehr umfangreich, da ich jedoch manches davon schon früher bei anderen Gelegenheiten besprochen habe, genügt, wenn ich an den betreffenden Stellen auf meine frühere Arbeiten hinweise und mich sonst möglichst kurz fasse. Es handelt sich mir schliesslich nur um

eine möglichst übersichtliche, kurze Darstellung des Ganzen, um die Umrissse einer Lehre von der Struktur. In ganz kurzer Fassung und ohne die letzten Kapitel ist die Abhandlung in der Zeitschrift »Biologické listy« (Bd. V., 1916, S. 193 bis 201.) erschienen.

\*

Man sagt gewöhnlich, dass die Körper der höheren Pflanzen und jene der Metazoen aus Zellen »bestehen« und überhaupt legt man viel Nachdruck auf die »Übereinstimmung in der Struktur« der Körper in den beiden Reichen der »vielzelligen« Organismen. Diese Behauptung kann selbstverständlich nur sehr allgemein gehalten werden und bewusst werden in ihr allgemein bekannte Umstände übersehen. Es ist klar, dass z. B. die Gefässe (Tracheen) der Pflanzen nicht aus Zellen zusammengesetzt sind und genau so bestehen nicht aus Zellen die quergestreiften Muskelfasern und sie entsprechen auch solchen nicht. Diese und ähnliche Fälle werden für Ausnahmen gehalten, und sonst wird die Ansicht von der »grundsätzlichen Übereinstimmung« stillschweigend wie korrigiert, so, als ob sie sich bloss auf den Umstand beziehen würde, dass es da ursprünglich, bei der Genese der Gewebe, überall Zellen gab. Wenn man sagt, der Tierkörper »bestehe« aus Zellen, übersieht man weiter alles, was in ihm »ausserhalb der Zellen« vorhanden ist, Protoplasma, Grundsubstanzen, Kutikularsubstanzen, Fibrillen und die Behauptung ist überhaupt möglich, nur solange man den Tierkörper vom Standpunkte der »Sekretionstheorie« und der Lehre vom »Zellenstaat«, der »Bausteintheorie«, aus betrachtet, für welche eben die Zellen »die« lebenden Elementarbestandteile des Ganzen sind. Verlässt man diese Lehren und anerkennt man mit HENLE, NATHUSIUS, STRICKER, LUKJANOFF, RETTERER, FLEMMING, REINKE, HANSEN, MARCHAND, HEIDENHAIN, ROHDE u. A. (gegen VIRCHOW, HAECKEL, KOELLIKER, WEIGERT, VERWORN), die Vitalität aller Teile des Tierkörpers, erscheint die »Übereinstimmung in der Struktur« des Pflanzen- und des Tierkörpers wieder in einem ganz anderen Licht. Auch sonst ist es an der Stelle, sich von Zeit zu Zeit, bei der jedesmaligen

Änderung der Ansichten in der Histologie des Tierkörpers, davon zu überzeugen, wie sich die Analogien mit der Pflanze dabei ausnehmen.

**Zellen der Pflanzen.** Die den Körper, bezw. die vegetativen Teile einer höheren vielzelligen Pflanze bauenden Zellen, sind Bläschen, die von einer festen Zellmembran gebildet sind, und Protoplasma mit Zellkern, in der Regel auch viel Zellsaft, nebst anderen Bestandteilen, enthalten. Man weiss, dass die Membran ein Produkt des Protoplasmas (des Protoplasten, wie man auch sagt) ist, und es gibt im Pflanzenreich bekanntlich auch »Zellen«, ohne eine feste Zellulosenmembran, sogar einfache Klümpchen von Protoplasma. Die Eizelle, aus der sich eine höhere vielzellige Pflanze entwickelt, gehört z. B. gleich hierher, und solche Elemente sind bei der Fortpflanzung der Kryptogamen und dann in niederen Stufen der Pflanzenwelt überhaupt nicht selten. Die gewebebildenden Zellen der höheren Pflanzen besitzen als einen wesentlichen Teil ihres Körpers die Zellmembran, und dies ist da für uns entscheidend.

Der Inhalt befindet sich in der Zelle unter einem gewissen Drucke, dem die feste Zellmembran entgegenwirkt; man spricht da vom Turgor der Zellen. Auf diese Weise stellen die Pflanzenzellen mechanische Systeme vor, von denen die Festigkeit ganzer Teile der Pflanzen abhängt, doch es kann auch anders sein. Es gibt auch Zellen mit dicken an sich selbst druckfesten Zellmembranen und lange faserförmige Zellen, die, bezw. deren Zellmembranen, als ganzes zugfest sind. Daneben stellt jede einzelne von Zellmembran umschlossene Zelle selbstverständlich auch ein chemisches Laboratorium vor, in dem sich für das Leben des Ganzen wichtige chemische Prozesse abspielen. Sie enthalten, soweit sie nicht abgestorben sind, wie gleich anfangs gesagt wurde, je einen Teil der Gesamtmasse der lebenden Substanz der Pflanze. Die Zentriolen fehlen den Zellen der höheren Pflanzen und das Plasma ist da, in älteren Zellen, auch gar nicht zentriert. Alles dies ist allgemein bekannt. — Die Zellen sind eben, wie HABERLANDT sagt, zugleich »Formelemente« (Banelemente) und »Elementarorgane« der Pflanze.

**Zellmembranen der Pflanzen.** Die Botaniker halten nur das Protoplasma der Zelle, den »Protoplasten«, für lebend, dagegen halten sie die Zellmembran und die ausserhalb der Zelle eventuell vorhandenen Substanzen für passive Protoplasmaprodukte. Sie nehmen an, dass die Zellmembran nicht nur vom Seiten des Zellplasmas angelegt wird, sondern dass sie sich auch weiter unter dessen Einfluss entwickelt, Strukturen bildet und weiter sich chemisch verändert, so, wie es eben für das Gewebe und die ganze Pflanze vom Nutzen ist. Sogar auch die vielfach an der äusseren Seite einer sehr dicken Zellmembran sich befindenden Gebilde und Strukturen sollten demnach bei ihrer Genese und auch später vom inneren Zellplasma abhängig sein. Im allgemeinen hält man die Zellmembransubstanz für ein Sekret des pflanzlichen Protoplasmas, bezw. für ein Komplex von solchen (organischen und mineralischen) Sekreten, und es gäbe nach dieser Auffassung (abgesehen vom Zellsaft) zweierlei in jeder Zelle: Protoplasma und Sekret — »geformtes Sekret«, wie man mit BIEDERMANN (1902) sagen kann.

**Zellen der Tiere.** Während in den vegetativen Teilen einer höheren vielzelligen Pflanze alle lebende Zellen im Prinzip nach demselben Typus gebaut sind, und alle mit Rücksicht auf ihre Genese denselben Wert haben, sind die somatischen Zellen des Metazoenkörpers meist sehr verschiedener Natur und haben sehr verschiedenen Wert. Sie sind nicht alle als streng einander entsprechende (homologe) Gebilde aufzufassen, da es da zu verschiedenen Zeiten zur Zellbildung kommen kann, doch auf diese Verhältnisse kann ich hier erst dann eingehen, nachdem wir auch andere Teile des Tierkörpers früher besprochen haben. Hier werden uns also zuerst nur fertige »Zellen« interessieren, und dass diese von verschiedenem Aussehen sind und für die Gewebe verschiedene Bedeutung haben können, brauche ich vielleicht nicht näher zu beweisen. Ein jeder kennt die Unterschiede der »fixen« Gewebszellen und der in den Lücken eines Gewebes liegenden Zellen, bezw. der Wanderzellen, der eigentlichen Gewebszellen und der Trophocyten oder Zellen der zweiten Ordnung (HOLMGREN), der typischen Zellen und der »Riesenzellen« usw. Auch die Beteiligung an den Lebensprozessen des Gan-

zen kann eine sehr verschiedene sein, und ganz richtig bemerkt z. B. HEIDENHAIN (1907), dass es im entwickelten Körper eines höheren Metazoon auch zahlreiche untätige (»inaktive«) Zellen gibt.<sup>1b)</sup>

Ein grosser Teil der tierischen »Zellen« sind einfache »Klumpchen von Protoplasma mit Zellkern, im Inneren,« um mit MAX SCHULTZE zu sprechen, Protoplasmanhäufungen in der Umgebung eines Zellkernes oder einer Zellkerngruppe, mit Zentriol, wie wir heute wissen, und anderen Zellorganoiden, vielfach mit Zellfortsätzen verschiedener Art und Bedeutung. An der Oberfläche solcher Zellen befindet sich bloss eine minimal dünne »physikalische« Membran, die uns da nicht weiter interessieren muss, da das Protoplasma eine solche überall an freien Flächen bildet, nicht nur an der Oberfläche selbständiger, das ist für sich abgeschlossener Zellen, sondern auch da, wo es sich um jene Protoplasmanetze handelt, auf die wir später zu sprechen kommen. Neben diesen »nackten« Gebilden, die, wenn es sich nicht gerade um »freie« Zellen handelt, immer untereinander oder mit extrazellulärem Protoplasma zusammenhängen,<sup>1c)</sup> gibt es im Tierkörper Zellen, die mit ihren deutlichen, dünnen oder dicken Oberflächenschichten, bezw. Membranbildungen, an Pflanzenzellen erinnern und dann Zellen, die im Gewebe mittelst dünner Scheidewände von einander abgetrennt sind. Auch solche kann man annähernd mit Pflanzenzellen vergleichen, da es ja auch in der Pflanze vor dem Erscheinen der individuellen Zell-

<sup>1b)</sup> Vergl. auch im Anat. Anzeiger, 49, 1916. S. 181.

<sup>1c)</sup> Ihr Protoplasma geht allmählig in jenes der Zellbrücken und der Zellbrückennetze, unter Umständen in eine Grundsubstanz, über. In Anbetracht des Umstandes, dass es sich in solchen Fällen nicht um für sich abgeschlossene Elementargebilde handelt, kann man solche »Zellen« nicht mit den TRAUBESCHEN Zellen vergleichen — das ganze Protoplasmanetz, zusammen mit den »Zellen«, müsste man da mit einer TRAUBESCHEN Zelle vergleichen. Ich bemerke dies hier deshalb, weil die »Zelle« in der physikalischen Chemie des Protoplasmas, wie HÖBER (1914) direkt sagt, »nur unter dem primitiven Bilde einer TRAUBESCHEN Zelle, deren Inhalt einen bestimmten osmotischen Druck hat, welcher volumetrisch gemessen werden kann, und deren Abgrenzung gegen die Umgebung eine semipermeable Niederschlagsmembran darstellt«, »figurirt«. (B. b. d. K.)

membranen zwischen den »Protoplasten« nur einheitliche Schichten der Membransubstanz gibt.<sup>2)</sup> Das alles sind wirkliche »Zellen«, deren Ähnlichkeit mit Pflanzenzellen auch zuerst, zum Teil noch vor SCHWANN, anerkannt wurde. Gebilde, die KOELLIKER allein mit dem Namen »Zellen« zu benennen vorschlägt, während er die der »histologischen« Zellmembran entbehrenden Gebilde mit dem Namen »Protoplasten« bezeichnet. Schon PURKINJE (1840) hat in seiner bekannten Kritik der SCHWANNschen Lehre darauf hingewiesen, dass man da zwischen »Zellen«, die den Pflanzenkörper zusammensetzen, und beim Tier nur in einigen Geweben vorkommen, und den »Körnchen«, das sind wohl die »Protoplasten« von KOELLIKER, Unterschied machen sollte.

Im Tierkörper sind die »Zellen« — im Unterschied zu der Pflanze — nicht die einzigen Teile, an die sich wichtige Lebenserscheinungen knüpfen, es gibt da auch andere lebende Bestandteile und lebende Massen, und es gibt da sogar ganze zellfreie Gewebe; das muss man sich gleich jetzt vergegenwärtigen. Den Zellen gebührt da jedenfalls auch dann, wenn man von ihrer später zu besprechenden Genese absieht, der Vorrang, doch es ist unter diesen Umständen jetzt klar, dass man die tierische »Zelle« nicht bloss durch eine kurze Beschreibung definieren darf, sondern dass man in einer Definition derselben zugleich die Bedingungen ihres Bestehens kurz ausdrücken muss. Auch hier muss man wieder auf den Umstand hinweisen, dass jede Zelle den Zellkern enthält, und dass für ihre Existenz in erster Reihe nur das Zusammenwirken desselben mit einer bestimmten Cytoplasmapartie entscheidend ist, und dann muss man auch auf das Zentriol und andere Organoide der Zelle den »Apparato reticolare« u. s. w. hinweisen. Jenes, den Pflanzenzellen<sup>2a)</sup> bekanntlich fehlende Organoid, bedingt eben die Zentrierung des Cytoplasmas in der Umgebung des Zellkernes, die man in allen primitiven Zellen sieht, und die in älteren höher

<sup>2)</sup> »Grundsubstanzzellen« lasse ich da aus guten Gründen beiseite, und komme auf sie und auf »Endoplasmazellen« überhaupt erst später zu sprechen.

<sup>2a)</sup> Der höheren Pflanzen!

differenzierten Zellelementen wieder gelockert sein kann. Der Zellkern behält offenbar eine seiner eigenen Grösse angemessene Cytoplasmapartie bei sich (oder er bildet, wie wir später hören werden, eine solche) und diese von ihm und vom Zentriol beherrschte Cytoplasmapartie ist eben der »Körper« der Zelle. Auch hier, also schon in einer Zelle, können die peripheren Partien unter Umständen — wie wir später hören werden — selbstständig werden und die Zelle wächst oft auch sonst weiter und weiter, ohne sich dann schon um den Zellkern viel zu kümmern. So z. B. die »Zellen« der Wirbeltierlinse die »Linsenfäsern«. Ob diese Cytoplasmapartie scharf begrenzt, oder mit anderem, z. B. extrazellulärem Plasma<sup>3)</sup> allmählig zusammenhängt, ist nebensächlich. Wir müssen jetzt, mit Rücksicht darauf, jede, auch noch so unansehnliche Cytoplasmaanhäufung in der Umgebung eines Zellkernes, auch, wenn wir sie in einem netzartigen Gewebe mit überall zusammenhängendem Protoplasma finden, für eine »Zelle« halten. Die zum Zellkern-Zentriol zugehörige Cytoplasmapartie muss also nicht begrenzt sein, und hierin, sowie in grösserem Nachdrucklegen auf das Zentriol, unterscheidet sich meine Definition der Zelle von derjenigen HEIDENHAIN'S (1907, S. 64.) mit der sie sonst übereinstimmt. Schon M. HEIDENHAIN hat sich nämlich vergegenwärtigt, dass man die tierische Zelle genauer definieren muss, als es früher geschah. — Die Pflanzenzelle ist, wie aus dem, was hier gesagt wurde, jetzt hervorgeht, eigentlich etwas ganz anderes, als der tierische »Protoplast«.

Die beiden in der Zelle direkt an einander angewiesenen Plasmaarten, von denen die eine, wie ich an anderer Stelle zu zeigen versuche, auch nur in minimaler Menge vorhanden sein kann, stellen eine Art System vor,<sup>4)</sup> das sich, eben wegen der Anwesenheit des sehr wichtigen primitiveren Kernplasmas, als zu verschiedenen Aufgaben (als ein Arbeitssystem) sehr geeignet erweist, und das sich — dies

<sup>3)</sup> Das vom Zellkern schon fast gänzlich unabhängig sein kann.

<sup>4)</sup> Das behaupten jedenfalls auch die Anhänger der bisherigen Lehre, für die das Faktum jedoch nicht so eine Bedeutung haben kann, wie für uns. [Lehre von der Kernplasmarelation.]

ist wieder sehr wichtig — wieder wegen der Gegenwart der beiden Plasmaarten, auch dann am Leben erhält, und sich weiter entwickeln kann, nachdem es sich von dem vielzelligen Körper isoliert hat. Dies beobachtet man in der Natur an Fortpflanzungszellen und in künstlichen Kulturen an somatischen Zellen, und in diesem Sinne ist die »Zelle« wirklich ein »Elementarorganismus«. — Auch in den Syncytien und Symplasmen, auf die wir sogleich zu sprechen kommen, gibt es jedenfalls dasselbe Zusammenwirken der Plasmaarten, und ein abgerissener Teil eines kernhaltigen Symplasmas erhält sich wohl ebensogut am Leben, wie eine »Zelle«, doch in der »Zelle« — ich meine jetzt eine typische, begrenzte Zelle, müssen mit dem Abgrenzen des gerade zu einem bestimmten Zellkerne oder zu einer Kerngruppe zugehörige Cytoplasma, das da oft von einem Zentriol geordnet wird, gewisse Vorteile für das betreffende System und für das Ganze liegen, die wir heute wieder nicht genau definieren können.

Wichtig ist da z. B. die Oberflächenbildung, die unter Umständen auch eine bessere Ernährung, als sie in kompakten Plasmamassen möglich wäre, zulässt, doch eine solche wird auch in netzartigen Geweben erzielt, und auf der anderen Seite sind die Zellgewebe mit interzellulären Scheidewänden eigentlich auch als kompakt zu betrachten. Weiter ist da, so wie bei der Pflanze, in Anbetracht der »Membranfunktionen«, die Membranbildung an der Oberfläche der Zellen von Wichtigkeit. Wohl kann eine solche auch nur eine nebensächliche Begleiterscheinung anderer Veränderungen sein, doch es handelt sich da vielfach um eine Erscheinung, die mit der speziellen Funktion der Zellen im Zusammenhange steht. So ist es z. B. wohl nicht ganz zufällig, dass man im Drüsengewebe jener Form der Zellen so häufig begegnet. Neben dem Umstande, dass durch das Erscheinen einer Zellmembran das System — Zelle — zu einem für sich abgeschlossenen wird, können die festeren histologischen Membranen, daneben aber auch die festeren Scheidewände zwischen den Zellen, auch die andere Bedeutung haben, jene die wir oben beim Besprechen der Pflanzenzellen erwähnten. Wieder kann da der flüssige oder halbflüssige »Zellinhalt«, zusammen mit der durch Tur-

gordruck gespannten Oberflächenmembran (oder Scheidewand), ein mechanisches System, eine »Turgorzelle« vorstellen, und wieder können sich solche Elemente sehr gut als Bausteine verschiedener embryonalen und Dauergewebe geltend machen. — Dies wären also die wichtigsten Aufgaben auch der tierischen Zellen: als chemisches Laboratorium, Nährzentrum, wenn man will, obzwar man jetzt weiss, dass sich die extrazellulären Partien der Gewebe auch direkt ernähren können, und als mechanisches System. Mit etwas anderen Worten macht auf sie schon HEIDENHAIN (1907, S. 64 u. ff.) aufmerksam.

Von den tierischen »Turgorzellen« müssen uns bei einem Vergleiche mit der Pflanze besonders diejenigen einiger Stützgewebe interessieren. Besonders SCHAFFER macht neuerdings in seinen Arbeiten auf verschiedene Formen der sog. »vesikulösen Zellen«, wie er sie nennt, aufmerksam. Es sind das auffallend grosse Elemente, »Zellen« im wahren Sinne des Wortes, die mit ihren festen histologischen Zellmembranen oder den Scheidewänden, welche sie von einander trennen, auffallend an die Elemente pflanzlicher Parenchyme erinnern, und auch ganz dieselbe mechanische Bedeutung haben, wie solche. Es gibt Elemente dieser Art, die innerhalb ihrer Membran, bezw. »Kapsel« viel Zellflüssigkeit und nur einen ganz kleinen verzweigten »Protoplasten« enthalten, und so sehr genau die Form der Pflanzenzellen nachahmen<sup>5)</sup> (Tentakel der Kampanularien, Spirographis usw.), auf der anderen Seite werden jedoch mit jenem Namen auch solche Elemente bezeichnet, deren Ähnlichkeit mit Pflanzenzellen nur sehr annähernd ist. Eine Fetzelle, in der das zur Seite geschobene Protoplasma selbst die »Wand« der Zelle bildet, ist wohl schon etwas ganz anderes.

Um das gesagte nochmals zu wiederholen, kann man jetzt sagen: Alle vegetativen Pflanzenzellen sind mit Zellmembranen versehen und sind entweder als Turgorzellen (vesikulöse Zellen) tätig oder es stellen ihre Membranen

---

<sup>5)</sup> Doch ist hier das Plasma immer zentriert, was bekanntlich in den viel Zellsaft enthaltenden älteren Pflanzenzellen nicht der Fall ist.

selbst druck- bzw. zugfeste Gebilde vor. In tierischen Dauergeweben gibt es nur in einigen Fällen, so meist in der Epidermis und einigen Stützgeweben, Zellen mit deutlichen, das ist mikroskopisch erkennbaren Zellmembranen, bzw. mit festen Scheidewänden, in anderen, wenigstens ebenso zahlreichen Fällen genügen da ganz weiche Zellen, die »Protoplasten«, da ja im Tierkörper die Festigkeit der Gewebe und des ganzen Körpers auch auf ganz andere Weise, durch Skelettgebilde, Bausubstanzen, und durch den Turgor, bzw. Gewebedruck, ganzer von besonderen Membranen (Membranae limitantes) umschlossenen Gewebe und Organe, bzw. Körperteile, erzielt werden kann. Die Zellen der Pflanze sind die chemischen Laboratorien des Ganzen und der Sitz der Lebenserscheinungen. Dagegen ist im Metazoenkörper die Form oder die Gegenwart der Zellen nur für einige Funktionen vom Nutzen, für andere ist sie nebensächlich oder sogar unbequem. Überhaupt können da die Gewebe »zellulär«, »zellhaltig«, aber auch »nicht zellulär« und »zellfrei« sein — nach der Form »zellulär«, »retikulär«, »kompakt« usw. Fast alle Drüsen bestehen z. B. aus Zellen mit Zellmembranen, doch nur einige Muskelgewebe. In Nervengeweben kommen Zellen nur an gewissen Stellen vor, und die nervösen Funktionen müssen da auf sie nicht gebunden sein, und für die Baugewebe ist schliesslich, wenn man von den vesikulösen Zellen und Geweben absieht, ihr Vorhandensein vollkommen nebensächlich. Im Epithel, als dem ursprünglichsten Gewebe, gibt es einmal Zellen, in anderen Fällen ist ein solches Gewebe symplasmatisch, und die Gonade schliesslich ist bei der Entwicklung in zahlreichen Fällen symplasmatisch und bildet erst später Zellen. Zellen, die den Organismus zu regenerieren fähig sind. Auch hier spielen wohl wieder die Zellkerne die wichtigste Rolle.

**Zellmembranen, Kapseln, bzw. Autexoplasmen der Tiere.** Die Membranen der Pflanzenzellen unterscheiden sich vom Zellplasma sehr auffallend, besonders chemisch, da sie Kohlehydraten (Cellulose) enthalten, und von einigen Fällen abgesehen, konnte man nicht beobachten, dass sie durch die Umbildung des Zellplasmas entstehen würden, wenn sie auch sonst immer im Plasma der sich teilenden Zelle ange-

legt werden. Eben deshalb hält man sie für Sekrete. Ganz anders verhalten sich die festeren Schichten, die man an der Oberfläche tierischer Zellen, wirklicher »Zellen« nach der Nomenklatur von KOELLIKER, in zahlreichen Fällen beobachtet, der ganz dünnen »Pelliculen«, der dickeren »Membranen« und der ganz dicken, oft nahe zum Zellkern reichenden Exoplasmen oder »Krusten«.<sup>6)</sup> In allen diesen handelt es sich um Schichten, die in der Regel gegen das innere Protoplasma der Zelle scharf abgegrenzt sind und doch bildet, soviel man heute beurteilen kann, in allen diesen Fällen das Zellplasma selbst die Anlage solcher Schichten.<sup>7)</sup> Es handelt sich da entweder um einfach verdichtetes Protoplasma, oder um Protoplasma, das sich auch chemisch weiter verändert hat, und in dem sich eventuell sogar auch besondere Sekrete, vor allem wieder Proteinsubstanzen, abgelagert haben, die seine Festigkeit erhöhen. Dazu treten noch die Fibrillenbildungen hinzu, die gerade in derartigen Schichten eine sehr grosse Rolle spielen, und auf die unter noch besonders im Zusammenhange eingegangen werden soll. Die Genese und daher auch die Bedeutung solcher Schichten, kann, bei aller Übereinstimmung im Aussehen, sehr verschieden sein. Entweder erstarrt und verändert sich das Protoplasma von der Oberfläche der Zelle angefangen auf jene Weise, und es werden immer breitere Schichten des Zellplasmas verändert, oder es verändert sich das gesammte Plasma einer Zelle auf einmal so, und es entsteht dann unter der Mitwirkung des Zellkernes ein neues, frisches Protoplasma in seiner Umgebung. Jetzt wird das alte, zur seitengeschobene Protoplasma zu einer Zellmembran, diese muss daher mit dem neuen Plasma nicht durch allmähliche Übergänge verbunden sein. Mit HAECKEL und RENAULT kann man das äussere, veränderte, oft homogen aussehende Zellplasma mit dem Namen »Exoplasma« bezeichnen, wobei dem inneren, der Namen »Endoplasma« zukommt. Mit Rücksicht auf die verschiedene Genese kann man dann von einer

<sup>6)</sup> Die Nomenklatur von F. E. SCHULTZE wird da aus Gründen die ich anderswo schon mitgeteilt habe, nicht angewendet.

<sup>7)</sup> Vergl. meine Abhandlung in *Anatom. Hefte* 21, 1903: 39, 1909.

»primären« und »sekundären« Exoplasma (»Protexoplasma« und »Deutexoplasma«) sprechen, je nachdem, ob man eine sekundär entstandene oberflächliche Verdichtungsschicht, oder das gesammte ursprüngliche, jetzt veränderte, Zellplasma vor sich hat. Da es sich da um individuelle Exoplasmen, solche an der Oberfläche einzelner Zellen, handelt, kann man sich auch des Namens »Autexoplasma« bedienen. Die Zellen können also ein primäres, oder ein sekundäres Autexoplasma, und umgekehrt ein sekundäres oder primäres Endoplasma — Protoplasma im engeren Sinne des Wortes — besitzen. Sie sind dann »diplasmatisch«, während die Protoplasten »monoplasmatisch« waren.<sup>8)</sup> Man kann weiter von einer »Endoplasmazelle« und von einer »Gesamtzelle« sprechen und das wieder sind Begriffe, die sich in der Botanik in diesem Sinne nicht anwenden lassen. Man erkennt daraus, dass die tierische Zelle auch dann, wenn sie eine Membran besitzt, nicht immer eine Traubesche Zelle vorstellt. — In den Pflanzenzellen lässt sich mit dem Exoplasma am ehesten die sog. »Hautschicht« des Protoplasten vergleichen, jedenfalls gibt es da eine ähnliche Schicht auch an der Grenze der Zellsaft enthaltenden Vakuolen.

Auch die festesten tierischen Zellmembranen, Krusten, Kapseln usw., solche, die man z. B. in der Epidermis der Wirbeltiere, im Chordagewebe, Knorpel, hie und da im Knochen usw., findet, sind auf die soeben angegebene Weise, das ist durch Protoplasmaumwandlung, zustande gekommen, und die scharfe Grenze dem Endoplasma gegenüber, in der man früher ein Zeichen dafür erblickte, dass es Sekretschichten sind, erklärt sich heute ganz natürlich durch das Wesen ihrer Genese. Solche Schichten sind den pflanzlichen Zellmembranen sehr ähnlich, aber bei aller Ähnlichkeit müsste man sie heute in Betracht dessen, was wir oben über die ersteren sagten, für etwas von ihnen verschiedenes halten. In der Tat haben einzelne Autoren sehr bald darauf hingewiesen, dass man die Membranbildungen der tierischen Zellen mit den eigentlichen Zellmembranen, denen der Pflanz-

<sup>8)</sup> Vergl. meine Abhandlungen im Anat. Anzeiger, Bd. 45 u. 47. 1914. Die phys. Membran des Plasmas kommt dabei nicht in Betracht!

zenzellen, nicht vergleichen kann; vor allem tat dies MAX SCHULTZE in seinem bekannten Artikel über Muskelkörperchen, und das, was man für eine Zelle halten sollte, doch auch später gab es immer noch Autoren, die wenigstens einige solcher Bildungen durch Ausscheidung entstehen liessen. Besonders die Knorpelkapseln der Knorpelzellen hielt man bis in die neueste Zeit hinein für den Pflanzenzellmembranen analoge Gebilde. Den Unterschied zwischen der Pflanze und dem Tier, auf den wir da hinweisen, muss man im Gedächtniss behalten, denn wir kommen auf das Thema später unten nochmals zu sprechen.

**Mittellamellen und die Interzellularen der Pflanze.** In den Geweben der Pflanze liegen in typischen Fällen die Zellen dicht aneinander. Junge, unlängst durch Zellteilung entstandene Zellen sind da bekanntlich überhaupt durch einheitliche Scheidewände von einander abgetrennt und zwischen älteren Zellen bleiben, zwischen den jetzt individualisierten Zellmembranen, dünne Schichten einer wirklich interzellulären bezw. zelltrennenden Substanz. Diese »Mittellamellen« sind bekanntlich nichts anderes, als mittlere, einheitlich gebliebene Partien der ursprünglichen Zellmembransubstanz, und sie unterscheiden sich chemisch von den eigentlichen definitiven Membranen. In ihnen — oder direkt in der Membransubstanz — entstehen, und zwar anfangs dort, wo sich mehrere Zellen mit ihren Kanten berühren, durch Spaltung, Interzellularlücken, die sog. »Interzellularen« der Botaniker. Es sind das also sekundär und relativ spät entstandene Lücken, die sich nicht, so wie wir es an den analogen Lücken der Metazoen beobachten, gleich nach der Zellteilung bilden. Diese Interzellularen verbreitern sich in einzelnen Fällen bedeutend,<sup>9)</sup> und die Lücken zwischen den Zellen können auch so einen grösseren Umfang erreichen, dass sich das Gewebe bei der weiteren Entwicklung zerreisst. Trotzdem trennen die Interzellularlücken in normalen Fällen die Zellen niemals an ihrer ganzen Oberfläche von einander. Immer stützen sie sich da

<sup>9)</sup> Aus ihnen entstehen z. B. die verschiedenen Sekretbehälter, die beim Tier meist eine ganz andere Genese haben.

an einander, bzw. es grenzen da ihre Membranen an die Mittelzelle.

**Plasmodesmen der Pflanzen.** Verbindungen zwischen den Zellen, das ist den ganzen als »Zellen« bekannten Gebilden, gibt es da also nicht, und die sog. »Interzellularverbindungen« der Botaniker, die »Plasmodesmen« (STRASBURGER), verbinden nur das in der Zelle enthaltende Protoplasma, bzw. dessen etwas dichtere Hautschicht, mit dem der benachbarten Zelle. Sie treten bekanntlich in engen Kanälchen durch die Zellmembran hindurch, und sie gelangen so aus dem Bereiche der einen Zelle in den der anderen. Sie sind so fein, dass zu ihrem Nachweis besondere Methoden notwendig sind. Ihre Gegenwart ist für die Beurteilung des Vitalitätsgrades der Zellmembranen von Wichtigkeit. Die feste, nichtprotoplasmatische Membran kann offenbar die Verbindung der einzelnen Protoplasten nicht selbst besorgen, diese wären nach dem Entstehen der Zellmembranen vollkommen von einander abgetrennt, und so bilden sich da die Plasmodesmen, durch welche der Zusammenhang der benachbarten Protoplasmapartien wieder hergestellt wird. STRASBURGER zeigte (1902), dass die Plasmodesmen in ganz jungen Zellmembranen noch fehlen, und er sah sie erst später; offenbar erscheinen sie von dem Momente an, in dem die fester werdende Zellmembran schon ein Hinderniss für den gegenseitigen Verkehr der Protoplasten zu bilden anfängt.<sup>10)</sup> Man behauptet, dass die Plasmodesmen bei den Pflanzen allgemein vorkommen, und dass sie nur bei gewissen Fadenalgen fehlen, wo vielleicht die einzelnen Zellen noch selbstständige Individuen einer Kolonie vorstellen.

**Interzelluläre Scheidewände und die Interzellularlücken der Tiere.** Im Gegensatz zu dem Verhalten der Pflanzen, können die gegenseitigen Beziehungen der Metazoenzellen sehr verschieden sein. In Geweben, die aus nackten »Zellen« bestehen, denen der Mesenchymreihe z. B., in »retikulären Geweben«, hängen die »Zellen«, soweit man da solche nämlich

<sup>10)</sup> Es gibt daneben vielleicht auch primäre Verbindungen dieser Art.

überhaupt, bei dem oft rein symplasmatischen Charakter solcher Gewebe unterscheiden kann, mittelst dünner Zellbrücken oder mittelst breiterer Anastomosen zusammen. In den Geweben des epitheloiden Typus, den eigentlichen »zellulären Geweben«, die sich allein mit Pflanzengeweben (Parenchymen) vergleichen lassen, sind die Zellen entweder durch protoplasmatische Scheidewände, derselben Natur, wie es die tierischen Zellmembranen sind, von einander abgetrennt, oder es sind, und dies ist wohl der häufigste Fall, auch hier Interzellularlücken zwischen den Zellen. Auch kleine, gleich bei der Zellteilung entstehende Gebilde unbekannter Bedeutung, die »Zwischenkörperchen« stellen in einigen Fällen dieser letzteren Reihe die Zellgrenzen zwischen den Zellkörpern vor.<sup>11)</sup> Im Epidermis- und im Chordagewebe, die man als die Typen solcher Gewebe auffassen kann, entstehen z. B. zwischen den einzelnen Zellkernen zugehörigen Protoplasmabezirken nach der Zellteilung zuerst Schichten von »Zwischenkörperchen«, das ist kleiner färbaren Körperchen, nicht unähnlich denen, die sich in Pflanzenzellen an der Zellgrenze bei der Zellteilung bilden (Dermatosomen), dann jedoch sogleich eine Schicht von kleinen Vakuolchen, die in demselben Niveau, wie die oben erwähnten Zwischenkörperchen und zwischen ihnen liegen. Die Vakuolen werden grösser, die Wände zwischen ihnen zerreißen, und schliesslich kommt eine kontinuierliche, das ist durchgängige, »Interzellularlücke« zustande, die, wie man sieht, etwas anderes ist, als eine »Interzellulare« eines Pflanzengewebes. Solche Interzellularlücke kann sich wieder unter verschiedenen Umständen bilden. Entweder entstehen die Vakuolchen an der Zellgrenze in reinem, noch unverändertem Protoplasma, und dann hat man nach dem Entstehen der Interzellularlücke nackte Zellen vor sich; in einem anderen Falle bilden sich die Vakuolchen in einer bereits früher an der Zellgrenze entstandene plasmatischen Verdichtungs-

<sup>11)</sup> Vergl. meine Abhandl. in Anatom. Hefte, 21. 1903, 39. 1909, dann Anatom. Anzeiger 40. 1911. Zu der obigen Schilderung bemerke ich noch, dass ich da in beiden den in Betracht kommenden Fällen die Grundsubstanzbildung, auf die später besonders eingegangen werden soll, beiseite lasse.

schicht, und man erhält dann sogleich Zellen mit Zellmembranen (Exoplasmen). Solche kann man auch im ersteren Falle durch nachträgliches Verdichten des Zellplasmas an den neuen Zelloberflächen erhalten. Dass sich da, so, wie wir es bei Pflanzen in typischen Fällen sehen, zuerst individuelle Zellmembranen und erst dann Interzellularlücken bilden könnten, kann man sich nicht gut vorstellen. — Alle Interzellularlücken des Tierkörpers entstehen jedenfalls nicht auf die eben beschriebene Weise. Die Lücken und Lückensysteme des Tierkörpers haben bekanntlich einen sehr verschiedenen Wert, und viele davon, jene zwischen den Keimblättern, kann man bis auf die primäre Körperhöhle also bis in das früheste Stadium der Keimblätterbildung zurückführen. Mit den Lückensystemen der Pflanze lassen sich solche überhaupt nicht vergleichen.

**Die Cytodesmen der Tiere.** Auch nachdem es in den oben erwähnten Fällen zum Abtrennen der Zellkörper gekommen ist, bleibt ihr Plasma doch im Zusammenhange. Es erhalten sich da dünnere oder dickere, lamellenartige, oder, nach vollkommenem Zerreißen der Lamellen der Vakuolenschichten, faden- bzw. brückenartige Protoplasmastränge zwischen den neben einander liegenden Zellen, die »Cytodesmen«. Hier habe ich die »primären« Cytodesmen, solche die gleich bei der Zellteilung erscheinen, im Sinne, doch es gibt da, da sich die Zellkörper auch nachträglich mit einander verbinden können, auch »sekundäre«, von demselben Aussehen und Eigenschaften. Die feinen Cytodesmen, die in grosser Anzahl von der Oberfläche von »Stachelzellen« austreten, bezeichnet man mit dem Namen »Zellbrücken«, breite, in geringer Anzahl vorhandene, die weiter von einander entfernte sternförmige Zellen unter einander verbinden, kann man als »Cytoanastomosen« bezeichnen, man fasst sie nämlich so auf, als ob es sich da um Anastomosen breiter Zellfortsätze handeln würde.<sup>12)</sup>

Die »Cytodesmen« der Tiere verbinden also ganze

<sup>12)</sup> Näheres über die Klassifikation der »Cytodesmen« vergl. im Anatom. Anzeiger. 40. 1911. S. 497.

Zellen, während die »Plasmodesmen« der Pflanzen bloss zum Verbinden des in der Zelle enthaltenen Protoplasmas dienen, von dessen festerer Hautschicht sie ausgehen. Die Cytodesmen verbinden, wie es übrigens schon angedeutet wurde, die benachbarten Zelloberflächen auch dann mit einander, wenn die Zellen von der verhärteten Substanz einer Pellicula, Membran oder Crusta (Exoplasma) bedeckt sind, dagegen beobachtet man sie de norma nicht in jenen Fällen, in denen sich eine feste Substanz, in der Form einer interzellulären Scheidewand zwischen die Zellen einlagert. Spaltet sich eine solche in zwei den einzelnen Zellen zufallenden Schichten (Zellmembranen), sieht man zwischen diesen wieder die Cytodesmen. Die Verhältnisse können übrigens, wie mich Untersuchungen am Chordagewebe von *Belone acus* neustens (1914) davon belehrt haben, noch komplizierter sein. Es kann sich aus Querverbindungen der brückenartigen Cytodesmen inmitten einer Interzellularlücke eine Art Scheidewand zwischen den benachbarten Zellen bilden; in einem solchen Falle können sich die Cytodesmen doch beim Vorhandensein einer Scheidewand erhalten.

In den Geweben des Pflanzenkörpers sind die Plasmodesmen allgemein verbreitet, dagegen findet man die Cytodesmen nur in einigen Geweben; es gibt eben nicht überall Interzellularlücken im Tierkörper. Auch in solchen Fällen vermisst man sehr oft die Zellverbindungen im Tierkörper, wo sich zwischen den Zellen eine Interzellular- bzw. Grundsubstanz ausgebildet hat. Die Ursachen der Bildung der Plasmodesmen und der Cytodesmen sind, um das Gesagte zu wiederholen, sehr verschieden. Die ersteren entstehen, wie ich schon sagte, in den im Entstehen begriffenen Zellmembranen, sobald deren Substanz fester zu werden beginnt, und ihre Bildung hat mit der der Interzellularlücken gar nichts gemeinschaftlich, dagegen ist die Entstehung der »Cytodesmen« meistens nur eine Folge dessen, dass sich an der Zellgrenze eine Lücke bildet. Wo eine solche nicht zur Entwicklung kommt, hängt das Protoplasma entweder im Symplasma überall zusammen, oder es sind da bloss festere Scheidewände vorhanden, welche, da sie in jedem Falle protoplasmatisch sind, schliesslich doch einen viel intimeren Ver-

kehr der benachbarten Plasmamassen zulassen, als die schönsten Interzellularverbindungen anderer Fälle.<sup>13)</sup>

Nun gibt es auch bei Tieren in einigen Fällen in fertigen Geweben doch Interzellularverbindungen, die man als den »Plasmodesmen« der Pflanzen analog auffassen kann. Es handelt sich um Grundsubstanzgewebe, in denen sich zwischen den Zellen eine weiche oder feste, vom ursprünglichen Plasma schon sehr abweichende und durch Bausekrete verschiedener Art imprägnierte Grundsubstanz befindet. Hier sieht man zwischen den »Grundsubstanzzellen« sehr oft protoplasmatische Verbindungen, die man sehr gut mit den in Zellmembranesubstanz eingeschlossenen Plasmodesmen der Pflanzen vergleichen und schliesslich ebenso benennen kann. Vollkommen gleichwertige Gebilde sind es wohl selten; man muss nämlich auch die Art ihrer Genese erwägen, und da zeigt es sich oft, dass es sich um ehemalige Cytodesmen handelt, die bei der Genese der Grundsubstanz (aus Zellbrückennetzen) in dieselbe eingeschlossen wurden. Mit Rücksicht auf das Weiterwachsen des Gewebes handelt es sich da also wieder nicht um nachträglich entstandene Plasmaverbindungen, sondern um Reste des primären Zusammenhanges der Cytoplasmapartien, die sich nach Zellteilungen innerhalb der Grundsubstanz erhalten haben. Solche Zellverbindungen findet man z. B. dort, wo sich zwischen den »Zellen« eine feste, verkalkte Grundsubstanz befindet, die den Verkehr der einzelnen unveränderten Protoplasmapartien wohl ebenso wenig zulassen würde, wie die Zellulosemembran der Pflanze. Das Knochengewebe stellt das beste Beispiel dieser Art vor, doch man beobachtet solche Verbindungen auch in weicheren Geweben, so vielfach im fibrillären Bindegewebe, in einigen Formen des Knorpels und sogar auch im Gallertgewebe; die Ursachen der Erhaltung der Verbindungen können daher vielleicht verschiedener Natur sein.<sup>14)</sup>

Eine ganz besondere Form der Cytodesmen stellen die »Neurodesmen« vor. Es gibt Verbindungen zwischen wei-

<sup>13)</sup> Vergl. meine Abhandl. in Anatom. Heften. 21. 1903. S. 480.

<sup>14)</sup> Litteratur über die Zellverbindungen verschiedener Art siehe z. B. bei SCHUBERG, 1903, und in meiner Abhandl. vom J. 1898.

ter von einander entfernten Zellen besonderer Art, den Ganglienzellen, wie man derartige z. B. in den nervösen Netzen z. B. der Coelenteraten, also bei relativ primitiven Metazoen (wo man doch primitives Verhalten des Nervensystems vorzusetzen muss), beobachten kann. Sonst sind die Verhältnisse im Nervengewebe meist bedeutend komplizierter und wir kommen auf sie weiter unten beim Besprechen des »extrazellulären Protoplasmas« zu sprechen. — Soviel vorläufig über die »Zellen« und die gegenseitigen Beziehungen derselben.

**Zellfusionen und Syncytien der Pflanzen.** Die Gefässe (Tracheen), zum Teil auch die Milchgefässe der Pflanzen stellen »Zellfusionen« oder Zellverschmelzungen vor, und hier handelt es sich wieder um andere »Elementarbestandteile«, als es die »Zellen« sind. Die Gefässe entstehen, wie TREVIRANUS (1808) zuerst zeigte, wirklich durch das Verschmelzen von reihenweise hinter einander liegenden Zellen und lassen sich also auf Zellen zurückführen. Einmal fertige Gebilde dieser Art, die Gefässe nämlich, enthalten kein Protoplasma, und wenn sie sich beim Weiterwachsen des Gewebes verlängern, kann man dies entweder durch Eigenwachstum ihrer Wände erklären, oder, und die ist die übliche Erklärung, so, dass man annimmt, sie entwickeln und verändern sich auch weiter unter dem Einfluss der benachbarten protoplasmahaltigen Zellen. Von den Milchgefässen entstehen einige auf dieselbe Weise, das ist durch Zellverschmelzungen, andere, jene der Euphorbiaceen, Apocynen, Moraceen und Asclepiadeen werden dagegen sehr früh in der Gestalt grosser »Initial-Zellen« angelegt, welche dann, zugleich mit dem Vermehren ihrer Kerne, in die Länge wachsen und sich schliesslich in enge, röhrenförmige vielkernige Gebilde verwandeln. Das sind also keine Zellfusionen, sondern »Syncytien«. Gebilde, und zwar »Elementarbestandteile« ganz besonderer Art. Wirkliche »Symplasmen«, das ist in Zellen nicht differenzierte plasmatische Gewebe, spielen in den vegetativen Teilen der höheren vielzelligen Pflanzen keine Rolle. Diese Art ist am ehesten die innere Auskleidung des Embryonsackes der Phanerogamen, die jedoch auch als Syncytium angelegt wird und nachträglich in Zellen zerfällt.

Bei niederen Kryptogamen sind solche Zustände, wieder vor allem in den Fortpflanzungsorganen, sehr verbreitet.

**Syncytien und Symplassen der Tiere.** Als »Syncytien« fasse ich, wie ich gerade sagte, besondere, mehr weniger selbstständige Gebilde, »Elementarbestandteile« der Gewebe, solche, die man wegen der grösseren Anzahl der Zellkerne nicht für typische Zellen und wegen der Verteilung der Zellkerne in verschiedenen Partien der Gebilde und der mangelnden Zentrierung des Cytoplasmas auch nicht für vielkernige Zellen, »Riesenzellen«, halten könnte. Es sind das Gebilde, die annähernd einer Mehrzahl von Zellen, entsprechen, die jedoch, wenigstens de norma, nicht durch das Zusammenschmelzen der Zellen zustandekommen; da könnte man eben von Zellfusionen oder von »Plasmodien« sprechen. HANSTEIN (1880) wollte da seinerzeit — in der Botanik — auch den Namen »Symplast«, neben dem Namen »Monoplast«, der für die einfache Zelle, anzuwenden wäre, einführen. Daneben unterscheide ich »Symplassen« und spreche von »symplassmatischen Zuständen« der Gewebe, oder von »symplassmatischen Geweben«, in jenen Fällen, in denen ein zahlreiche Kerne enthaltendes Gewebe nicht in Zellen differenziert ist, oder die Zellkörper überhaupt nicht erkennen lässt, sondern eine einheitliche, kompakte oder gerüstartige Protoplasmanmasse mit eingelagerten Zellkernen vorstellt. Auch die Symplassen entstehen nicht durch Zellverschmelzung, bis auf wenige Ausnahmen, in denen gleich am Anfang ihrer Bildung, so z. B. bei der Chondrogenese,<sup>14a)</sup> Gruppen von Zellen die allererste Anlage eines solchen Gewebes bilden, welches dann weiter schon ohne Zellbildung wächst. Das Wesentliche ist in allen diesen Fällen die vollständige Unterdrückung der Zellbildung, so dass da weder Scheidewände, noch Zwischenkörperchenschichten, oder interzelluläre Vakuolen zwischen den die einzelnen Kerne umgebenden Zellkernen erscheinen, und die Grenzen der eventuellen Protoplasmaterritorien auch anders nicht angedeutet sind. Oft sind übrigens die Zellkerne in den Symplassen unregelmässig verteilt und das Vorhandensein von solchen Territorien

14a) Vergl. meine Abh. v. J. 1903, Anat. Hefte, Bd. 21. S. 289. ff.

ist da dann ganz unwahrscheinlich. Es handelt sich also um Protoplastenwachstum und Kernvermehrung ohne Zellgrenzenbildung in kompakten Geweben dieser Art und ohne Andeutung der Zellkörper in retikulären Geweben dieser Reihe — letztere zeigen, nebenbei gesagt, meistens doch die Form der »Protoplasten« in den Protoplasmaanhäufungen an der Oberfläche der Zellkerne und solche Fälle bilden dann Übergänge zu anderen, später zu besprechenden Zuständen der Gewebe. — In einzelnen Fällen erscheinen in einem solchen Symplasma die Zellgrenzen (Scheidewände z. B.) nachträglich, oder es entstehen da, wie ich davon anderswo sprechen werde, in der Umgebung der Zellkerne ganz neue Zellkörper.

Ich sprach da also von »Syncytien« und von »Symplasmaen«, bzw. von »symplasmatischen Zuständen« der Gewebe.<sup>15)</sup> In der Litteratur findet man für alle diese Fälle gewöhnlich nur einen Namen, den von HAECKEL (1870) stammenden Namen »Syncytium« angewendet und ROHDE (1914, 1915) bedient sich neuestens des Namens »Plasmodium«, in einem ähnlichen Sinne, wie ich des Namens »Symplasma«. Dieser Namen eignet sich da, nach meiner Überzeugung, sehr wenig. Mit ihm hat seinerzeit DE BARY die bekannten durch Zellenverschmelzung entstehenden Entwicklungsstadien der Myxomyceten bezeichnet und der Namen wird auch jetzt in diesem Sinne in der Botanik angewendet. Auch in der Zoologie könnte man mit ihm jene Fälle bezeichnen, in denen es sich um Zellverschmelzungen handelt, doch hier gerade sind solche Fälle erstens äusserst selten, und lassen sich von denen, wo die Zellbildung einfach unterdrückt wird, nicht trennen, und dann sieht ein durch Zellenverschmelzung entstandenes tierisches Gewebe genau so aus, wie ein auf anderen Wege nicht zellulär gewordenes. Ganz richtig bemerkt daher STÖHR (1909), dass man den Namen »Plasmodium« in der zoologischen Histologie lieber meiden sollte. In einem wieder anderen Sinne werden die Namen »Syncytium«, »Plasmodium« und »Symplasma« von BONNET (1903) angewendet und zwar wird da unter dem Namen »Symplasma«

---

<sup>15)</sup> Vergl. *Anatom. Anzeiger*, 39. 1911. S. 230.

ein beim Zugrundegehen acellulär gewordenes Gewebe bezeichnet. Ich selbst bleibe schon bei meiner Nomenklatur.

Für »Syncytien« kann man vor allem die quergestreiften Muskelfasern der Arthropoden und der Wirbeltiere (Kranioten) halten. Das sind eben scharf begrenzte, sogar von einer besonderen Oberflächenschicht, dem »Sarkolem« bedeckte, »Elementarbestandteile« eines bestimmten Gewebes, in dem sie jedenfalls nicht allein vorhanden sind, da sich zwischen ihnen auch Bindegewebe mit Bindegewebszellen befindet. Für vielkernige Zellen kann diese Elemente niemand halten, aber auch die Behauptung, dass sie einer Mehrzahl von Zellen entsprechen, lässt sich nicht ganz wörtlich nehmen; überhaupt sind da manchmal die Beziehungen der Zellkerne zu dem übrigen Plasma, wie wir unten noch hören werden, sehr eigentümlich. Auf der anderen Seite muss man die Schwierigkeiten erwägen, die sich da bei ihrer Auffassung als »Elementarbestandteile« des Tierkörpers ergeben. Wir wissen heute, dass die Myofibrillen der Muskelfasern ohne Unterbrechung in Sehnenfasern übergehen und so haben die Muskelfasern auf dieser Seite eigentlich keine scharfe Grenze (O. SCHULTZE). Weiter sind die Muskelfasern auch von einander nicht genau abgetrennt, sondern sie hängen unter einander mittelst zahlreichen Anastomosen zusammen, und der Muskel besteht dann wieder nicht aus für sich abgeschlossenen Gebilden, sondern er stellt eine Art Symplasma vor (SCHIEFFER-DECKER, 1911). Man könnte jetzt sagen, das es ein symplasmatisches Gewebe ist, das aus »Syncytien«, das wären eben die Muskelfasern, besteht, und es lässt sich da wieder in der Praxis nicht alles so schön definieren, wie in der Theorie. Lässt man die Muskeln beiseite, und berücksichtigt man andere Fälle, überzeugt man sich bald auch davon, dass es nicht leicht ist, auch zwischen dem eine Grenze führen, was man als ein »Syncytium« und dem, was man als eine »Riesenzelle« auffassen sollte. Die Mannigfaltigkeit der Protoplasmagebilde lässt sich schwer durch unsere Begriffe ausdrücken, aber im allgemeinen ist es doch klar, dass die vielkernigen Gebilde einen anderen Namen verdienen, als die vielkernigen acellulären Gewebe.

Auch das aus Muskelfasern bestehende Muskelgewebe

ist also in einem gewissen Sinne »symplasmatisch«, und andere Muskelgewebe, vor allen viele Muskelgewebe der Evertebraten sind noch deutlicher dieser Art. Besonders interessant ist in dieser Beziehung der laterale Rumpfmuskel des Amphioxus,<sup>16)</sup> dessen Myomeren ein vollkommen einheitliches feines Protoplasmagerüst mit eingelagerten Blättern kontraktiver Substanz — sog. »Muskelblättern« vorstellen. Gebilde, die man den Muskelkästchen des Petromyzon oder den Muskelfasern anderer Kranioten vergleichen könnte, gibt es da gar nicht, und nur in der Nähe der Zellkerne gibt es da Anhäufungen von Sarkoplasma, auf die ich wegen ihrer besonderer Bedeutung unten nochmals zu sprechen komme. Noch zahlreicher, als im Muskelgewebe sind die Fälle der symplastischen Gewebe unter den Epithelien.<sup>17)</sup> Auf diese Fälle hat man zuerst hingewiesen, und man zeigte (WHITMANN, 1893), dass dasselbe epitheliale Organ einmal aus Zellen, ein anderesmal aus nicht in Zellen differenziertem Protoplasma bestehen kann, was dafür spricht, dass die Zellen, als solche, bei der Funktion des Organs keine besondere Rolle spielen können, sondern eben nur das Protoplasma. Noch zahlreicher sind die »symplastischen Zustände« im Mesenchymgewebe, doch hier kombinieren sie sich vielfach auch damit, was ich gleich unten unter dem Namen des »extrazellulären Protoplasmas« bezeichnen werde. Auch darauf nimmt ROHDE in seiner zusammenfassenden Darstellung noch nicht Rücksicht, und sonst kann ich mit seiner Behauptung, dass, dass alle Gewebe bei der Histogenese aus vielkernigen Symplasmen (»Plasmodien«, wie er sagt) sich entwickeln, nicht einverstanden sein. Am wenigsten gilt dies vom Epithelgewebe.<sup>18)</sup>

<sup>16)</sup> Vergl. meine Abhandlungen über denselben in der Zeitschr. »Biologické listy«, IV. 1915, V. 1916.

<sup>17)</sup> Vergl. auch hier die Arbeiten ROHDES vom J. 1908, 1914, 1915, wo zahlreiche Literaturangaben enthalten sind.

<sup>18)</sup> Vergl. meine Abhandlg. in Anatom. Hefte, 39. 1909. S. 210. Genau so unzutreffend ist es jedenfalls, wenn SCHAXEL sagt, »die Gewebsbildner in den Organanlagen sind durchwegs wohlindividualisierte Zellen« (1915. S. 248.).

Unter den soeben erwähnten Mesenchymgeweben findet man die schönsten Beispiele der »Symplasmen«<sup>19)</sup> und man kann da, da sie auf der einen Seite in »zellulär« gebaute Partien des Gewebes, auf der anderen in solche, in denen extrazelluläre Netze praevalieren, allmählig übergehen, sehr gut den Wert der Symplasmen beurteilen. In solchem symplasmatischen Gewebe lassen sich vielfach nicht einmal annähernd die Stellen nachweisen, an denen sich die Zellgrenzen befinden würden, wenn es da zur Zelldifferenzierung kommen würde, und bei der Weiterentwicklung eines solchen Gewebes beobachtet man oft sehr deutlich, dass sich das Protoplasma um die »Zellularität« überhaupt nicht kümmert, bezw. die Zellkerne darum, dass sie bestimmte Bezirke des Protoplasmas beherrschen. Eben deshalb kann man da auch mit der »Energidentheorie« von v. SACHS (1887) nichts anfangen. Diese Theorie stellt eben den Ausdruck der Überzeugung, dass jede Partie des Protoplasmas einem bestimmten Zellkern untergeordnet ist, bezw. von einem bestimmten Zellkern beherrscht wird, was für viele Fälle nicht zutreffend ist. Man hat sie zu einer Zeit aufgestellt, als die sich mehrenden Befunde der symplasmatischen und überhaupt nicht zellulären Gewebe ein Hindernis für die Zellentheorie zu bilden angingen, und besonders die an anderer Stelle hier erwähnten sog. Coeloblasten (die Siphoneen) gaben dem Botaniker v. SACHS die Veranlassung zu ihrer Aufstellung. Heute müssen wir zulassen — dies ist wenigstens meine Überzeugung — dass der Zellkern, in tierischen Geweben zusammen mit dem Zentriol, nur verhältnismässig kleine Partien des Protoplasmas beherrscht.

**Das Extrazelluläre Protoplasma bei Pflanzen.** Wie ich bereits anfangs sagte, und wie es übrigens allgemein bekannt ist, ist im Pflanzenreich das Protoplasma innerhalb der Zellmembranen eingeschlossen, und man bezeichnet die betreffenden Protoplasmapartien mit dem Namen »Protoplast«, mit demselben Namen also, den man in der tierischen

<sup>19)</sup> Darauf hat zuerst SEDGWICK, 1892, hingewiesen. Verschiedene Formen des Mesenchyms erwähne ich im Anatom. Anzeiger. 44. 1913. S. 573.

Histologie zum Bezeichnen der nackten Zellen vorgeschlagen hat. Nun spricht man in der Botanik auch vom »extramembranösem Protoplasma« und ich muss auch hier dasselbe wenigstens mit einigen Worten erwähnen, obzwar ein solches, soweit wir heute beurteilen können, nur gerade bei einigen sehr niedrig organisierten pflanzlichen Organismen eine Rolle spielt. Ich würde da für diese Art des Protoplasmas lieber den Namen »extrazelluläres« Protoplasma wählen, den wir auch in der tierischen Histologie, wo eine Zellmembran etwas sehr nebensächliches ist, anwenden können.

Als extramembranöses bzw. extrazelluläres Protoplasma werden in neuerer Zeit besondere protoplasmatische Ausläufer, Protoplasmafädchen, bezeichnet, die man bei Diatomaceen ausserhalb der festen Schale derselben beobachtete, und die wohl die Rolle von Lokomotionsapparaten haben. Weiter haben einige Autoren angenommen, dass sich auch bei Peridineen, also bei Organismen, die man auch in die Gruppe der Protozoen, einreihen kann, an der äusseren Oberfläche der fein skulpturierten Schale, ein »extramembranöses« Protoplasma befindet, und man dachte da an eine Rolle dieses Plasmas bei der Bildung jener Strukturen (SCHÜTT). Extramembranös sind eigentlich auch alle Geisselbildungen, die man bei einzelligen Pflanzen und bei Sporen hier und da beobachtet.<sup>20)</sup> Alle diese Fälle beziehen sich auf niedere Pflanzenformen, die ich sonst im vorliegenden Artikel nicht berücksichtige, nun könnte man meinen, dass das Protoplasma auch bei höheren vielzelligen Pflanzen, in vegetativen Teilen derselben, die Zellmembran verlassen und sich in den Interzellularen — das ist nämlich der einzige Ort, wo es, abgesehen von der äusseren Oberfläche der Pflanze, möglich wäre, an den Lebensprozessen beteiligen könnte. Hierher gehören die Angaben von KNY (1904) über »interzelluläres Protoplasma« in den Kotyledonen gewisser Leguminosen. Er fand da eine Auskleidung der Interzellularen, von der er

---

<sup>20)</sup> Auch verschiedene extrazelluläre Gallertbildungen lassen sich nach meiner Ueberzeugung auf ein extrazelluläres Protoplasma genetisch zurückführen usw. (Nähere Angaben über solche z. B. bei SCHRÖDER 1902 und BIEDERMANN 1913. S. 349.)

dachte, dass sie protoplasmatisch ist, und er stellt sich vor, dass es sich da um Protoplasma handelt, welches durch Vermittelung von plasmodesmenartigen Protoplasmafädchen mit den innerhalb der Zellmembran liegenden Protoplasten der Zellen zusammenhängt und von diesen, da es keine eigenen Zellkerne besitzt, beeinflusst wird. Eine Bestätigung hat diese Angabe, so viel mir bekannt ist, nicht gefunden. Eine Spezialität der Pflanze stellt dagegen das zellkernfreie Protoplasma als Inhalt der Siebgefässe. Das sind wieder Fälle, in denen sich vom Zellplasma streng genommen ebenfalls nicht sprechen lässt, und die man vielleicht am ehesten an dieser Stelle erwähnen kann. Jedenfalls handelt es sich da um Reste des Zellplasmas!

**Das Extrazelluläre Protoplasma der Tiere.** Während also bei den vielzelligen höheren Pflanzen ein extrazelluläres Protoplasma gar keine Rolle spielt, und während man da, als im wahren Sinne »extrazellulär«, nur die meist dünne Kutikularschicht und die oben erwähnten »Mittelamellen« zwischen den Zellmembranen auffassen kann — die Plasmodesmen befinden sich da ausserhalb der Zellen nur gerade in jener kurzen Partie, die im Bereiche einer solchen Mittelamelle liegt — spielt in tierischen Geweben das »extrazelluläre Protoplasma« eine sehr grosse Rolle. Gewisse Partien der Gewebe und sogar ganze Gewebe, befinden sich da deutlich ausserhalb der »Zellen«, der »Syncytien« und der »Symplasmen«, Gewebe, die man umgekehrt auch als »zellfrei« bezeichnen könnte, da man von den, zahlreiche Zellkerne enthaltenden, »Symplasmen«, schliesslich doch annehmen muss, dass in ihnen die Zellen, als aus Cytoplasma, Zentriol und Zellkern bestehende Systeme, mit enthalten sind. Es handelt sich da nicht um die verschiedenen weichen oder festen sekretähnlichen »Bausubstanzen« des Tierkörpers, auf die da ein jeder zuerst denken wird, und die auch immer für extrazellulär gehalten wurden, sondern, wie ich sagte, um reines extrazelluläres Protoplasma, derselben Art, wie dasjenige der Zellen.<sup>20a)</sup> In Anbetracht dieses zellkernfreien und doch lebenden Plasmas, muss jetzt der Gedanke, dass sich der Tierkörper

<sup>20a)</sup> Vergl. meine Abhandl. vom J. 1913.

auf »Territorien« oder »Energiden« zerlegen liesse, einmal für immer aufgegeben wurden. Wieder muss man bei Besprechen dieses Plasmas die histogenetischen Entwicklungsstadien und dann fertige Gewebe auseinanderhalten.

Den einfachsten Fall eines »extrazellulären« Protoplasmas stellt eine einfache Cytodesme vor, deren Plasma sich ausserhalb der Zellkörper, welche von ihr verbunden werden, befindet.<sup>21)</sup> Eine einfache Cytodesme kommt da nicht so in Betracht, aber es gibt in tierischen Geweben — Epithel oder Mesenchym — Fälle, in denen sich auf Grundlage der zuerst kurzen und einfachen Cytodesmen »Zellbrückennetze« bilden, deren Protoplasma sich im Vergleich mit dem »Zellplasma« der einzelnen Zellen schon deutlicher als »extrazelluläres« präsentiert. Solche Zellbrückennetze können sehr umfangreich und auf der anderen Seite sehr dicht sein, so dass man da sogar von einer immer noch rein protoplasmatischen Interzellulärsubstanz sprechen könnte. Sie können auch Faserstrukturen, auf die wir unten besonders zu sprechen kommen, »Tonofibrillen« z. B., bilden. Sie lassen sich, wie ich sagte, wieder nicht in »Territorien« zerteilen; übrigens können in ihnen<sup>22)</sup> die Zellen ziemlich unregelmässig verteilt sein. Ein solches, oft überaus kompliziert gebautes, feines Netz mit Fasergebilden, in dessen Knotenpunkten sich Zellkerne mit kleinen Protoplasmaanhäufungen in ihrer Umgebung, die »Zellen«, befinden, stellt vielfach das sog. Mesenchymgewebe der Wirbeltiere vor, und ich habe für die betreffenden extrazellulären Netze, bezw. Gerüste den speziellen Namen »Mesostroma« vorgeschlagen. Derartige Netze, bezw. Gerüste bilden sich nicht nur zwischen Mesenchymzellen, sondern sie bilden sich schon früher, bevor da noch Mesenchymzellen erscheinen, zwischen den gegeneinander gewendeten inneren Flächen der Keimblätter und den Oberflächen der Organanlagen (SZILI).

Solche Netze, das »primäre Mesostroma«, sind selbstverständlich vom Anfang an zellfrei, da sich die Zellen, wel-

<sup>21)</sup> »Extrazellulär« ist jedenfalls auch die Substanz einer interzellulären Scheidewand, doch diese lasse ich da beiseite.

<sup>22)</sup> Wie man es z. B. im Mesenchym oft sieht.

che sie bilden, im Bereiche der Keimblätter und der Organanlagen befinden, doch sie können sekundär, früher oder später, Zellen durch Einwanderung erhalten. Der Glaskörper, ein Gewebe, das für die frühere Zellulärhistologie vollkommen rätselhaft war, entsteht z. B. auf die soeben erwähnte Weise und stellt lebenslang ein zellfreies Mesostroma mit Fibrillen besonderer Art, den Glaskörperfibrillen vor; ein Teil davon wird zu einer Art zellfreien fibrillären Bindegewebe; ich meine die sog. Zonula Zinnii, die sich aus dem vorderen Rande des ursprünglichen Glaskörpermesostromas bildet. Bei Evertebraten sind derartige Gewebe, unter den Bindegeweben, aber auch als Muskelgewebe, sehr verbreitet.<sup>23)</sup>

In der Litteratur spricht man in allen derartigen Fällen gewöhnlich wieder vom »Syncytium«, mit Rücksicht darauf, dass da, und dies ist wirklich der Fall, die einzelnen Zellkörper durch Vermittelung der Zellbrückenetze unter einander zusammenhängen. Ich selbst habe da früher den Namen »Symplasma« angewendet (1911 b), oder sprach ich da vom »Exoplasma« (so 1907), wobei ich auf die Substanz, in die sich da das Plasma umgewandelt hat, Rücksicht nahm und nicht auf die eigentliche Form derselben und auf die Beziehungen zu den Zellkörpern. Bei ROHDE werden noch neuestens alle derartige Fälle mit dem Namen »Plasmodium« bezeichnet. Ein besonderer Namen ist da, wie ich jetzt vielleicht nicht beweisen muss, am Platze, doch immer muss man sich vergegenwärtigen, dass es zwischen den hier erwähnten Fällen und den wirklich »symplasmatischen«, solchen nämlich, in denen die Zellkörper nicht einmal angedeutet sind, keine Grenze gibt. Es lässt sich nicht einmal annähernd bestimmen, wo das unter dem direkten Einflusse des Zellkernes und des Zentriols stehende Zellplasma aufhört und das extrazelluläre beginnt, doch auch früher konnte, ja niemand angeben, wo sich die Grenze zwischen dem Zellkörper und einem Zellausläufer befindet.

<sup>23)</sup> Vergl. meine Abhandlungen über das Mesostroma und das extrazelluläre Protoplasma überhaupt im Anatom. Anzeiger, Bd. 40. 1911, 44. 1913, 48. 1915. Besonders für die Cestoden sind die acellularen Gewebspartien sehr charakteristisch.

Die Cytodesmen und die Zellbrückennetze hielt man, wie ich da sagte, früher einfach für »Fortsätze« der Zellen und so kann man heute, im Sinne der Lehre vom »extrazellulärem Protoplasma« alle Zellfortsätze, ohne Unterschied, für »extrazellulär« halten. Selbstverständlich gewinnt man dabei nichts, wenn man ganz einfache Zellfortsätze, deren Plasma vielfach sogar noch vom Zentriol der Zelle orientiert ist,<sup>24)</sup> so benennen wollte, doch in anderen Fällen bietet die betreffende Bezeichnung ganz bestimmt gewisse Vorteile. Es gibt Zellfortsätze besonderer Art, die sich im Gewebe sehr selbstständig benehmen, oder die, wenigstens nicht in jeder Hinsicht, von dem Zellkörper — dies ist jetzt die »Zelle« abhängig sind. Dieser Art sind vor allem die Neuriten — gewissermassen auch die Dendriten — der Ganglienzellen, deren Protoplasma man mit vollem Recht für »extrazellulär« halten kann und die man früher auch immer neben den »Ganglienzellen« genannt hat. Die in extremen Fällen sogar einige Meter langen Achsencylinder der Nervenfasern ernähren sich selbstständig, und es ist bekannt, dass sie nach Durchschneiden in ihrer peripheren Partie nicht gleich absterben. Gewiss gibt es da eine, allgemein bekannte, Abhängigkeit vom Zentrum — der Ganglienzelle — doch diese ist in diesem Falle, da es sich um Elemente des Nervensystems handelt, ganz erklärlich. Die Funktion fehlt da nach Durchschneiden des Nerven, und dies kann auf das feine Plasma des Achsencylinders nicht ohne Einfluss bleiben; eben deshalb verhält sich bei Regeneration der zentrale Stumpf eher aktiv, als der periphere.<sup>25)</sup> Bei niederen Metazoen, den Coelenteraten z. B., gibt es nervöse Netze, die aus mittelst cyto-

<sup>24)</sup> Wie man es z. B. an denen der Pigmentzellen direkt beobachten kann.

<sup>25)</sup> Ein zusammenfassendes Referat über die Regenerationserscheinungen an Nervenfasern veröffentlichte neuestens EDINGER in den »Naturwissenschaften« 1915, und er deutet da die Vorgänge bei der Regeneration vom Standpunkte der Zellen- bzw. Neuro-nenlehre. Jedenfalls ist da noch nicht alles klar. — Man kann auch darauf hinweisen, dass nach dem Durchschneiden des motorischen Nerven sogar die zugehörigen Muskelfasern zu atrophieren beginnen, die doch zu der Ganglienzelle noch weniger zugehören und gut ernährt werden.

menähnlichen Fasern untereinander verbundenen Gänglienzellen bestehen. Neuronen, das ist scharf begrenzte, aus Zellkörper und zugehörigen Zellfortsätzen bestehende Gebilde, lassen sich da — und in vielen anderen Fällen — nicht nachweisen, und hier sind die Verbindungen der Ganglienzellen ganz deutlich extrazellulär. Als »extrazellulär« kann man die Nervenfasern auch in anderen Fällen betrachten und schliesslich sind alle die Neuropileme und feine nervöse Geflechte des Nervensystems extrazellulär, auch dann, wenn man da die genetisch zusammengehörende Teile als »Neuronen« unterscheiden kann. Den Bau des Nervensystems kann man somit auch in einem ganz anderen Lichte, als dem der strengen Zellenlehre erblicken. In jedem Falle handelt es sich da um Zustände, die im Pflanzenreich gar kein Analogon haben. — Es gibt schliesslich, wie ich an anderer Stelle<sup>26)</sup> zeigte, auch umfangreiche extrazelluläre Gebilde und Strukturen, die man nicht anders, als wieder mit dem Begriffe des extrazellulären Protoplasmas deuten kann, Gebilde z. B., an deren Bildung sich ganze Gruppen von Zellen beteiligen, und die man in Anbetracht ihrer Genese, komplizierter Struktur, oft auch ihrer Funktion, nicht für passive Zellprodukte halten kann, wie es die bisherige Histologie tat. Die manchmal äusserst feine Strukturen enthaltenden »Otosomen« der Gehörorgane, bezw. statischer Organe, verschiedene Glaskörper und Linsen der Evertebratenaugen, der REISSNERSche Faden der Wirbeltiere usw., sind dieser Art und gewiss gehören auch manche pathologische Gebilde und Gewebe hierher. Es wäre z. B. zu untersuchen, ob nicht manches davon, was man in der Pathologie unter dem Titel »Fibrinbildung« bei der fibrinösen Entzündung zusammenfasst, nicht hierher gehört. Das extrazelluläre Plasma muss nämlich, so wie dasjenige der Zellen, nicht immer dem Typus des reinen Plasmas angehören und man muss da mit allen möglichen chemischen Veränderungen, gleich bei der Genese des Plasmas, rechnen. Auch einige »Sekrete«, das Kolloid der Thyreoiden z. B., gehören vielleicht(?) hierher; es kann sich da auch um Sekretbildung auf einer protoplasmatischen Grundlage handeln.

<sup>26)</sup> Anatom. Anzeiger, 42, 1912. S. 557, 44, 1913. S. 561.

Die Zellbrücken (Cytodesmen), die Zellbrückennetze, die Zellfortsätze und die aus solchen entstehenden und bestehenden Gebilde und Gewebe, können also als »extrazellulär« bezeichnet werden; ihr (reines oder verändertes) Plasma kann, es muss jedoch nicht, vom Zellplasma, das ist dem Protoplasma der Zellkörper, abhängig sein, so, wie sich das die Zellularhistologie immer vorstellt. Der Namen »extrazellulär« bezeichnet also zuerst die Lage des Plasmas, er kann jedoch in zweiter Reihe auch die relative oder vollkommene Selbstständigkeit bei der Entwicklung und während des Lebens bezeichnen.<sup>27)</sup> Auf diese Selbstständigkeit, die manchmal, besonders in den Umwandlungsprodukten des Protoplasmas, sehr auffallend ist, kommen wir unten nochmals und ausführlicher zu sprechen.

Selbstverständlich stammt das »extrazelluläre« Protoplasma immer von dem der Zellen ab, die Zellen sind ja schliesslich das Primäre, doch die Art und Weise, auf die es sich bildet, kann sehr verschieden sein. Ich sagte oben, dass Zellbrücken als Folge von Vakuolenbildung an Zellgrenzen zustandekommen können. Nun können sich da solche Vakuolen auch in mehreren Schichten entwickeln, es können die dünnen Plasmaschichten zwischen ihnen zerreißen und man erhält dann eine zuerst alveoläre, dann spongiöse oder gerüstartige extrazelluläre Masse, eine Art protoplasmatischen Interzellulärschicht zwischen den Zellen, derselben Art, wie sie im ersteren Falle durch sekundäres Verzweigen und Verbinden der Zellbrücken entstehen konnte. Weiter kann ein »extrazelluläres« Protoplasma, wie ich oben bei anderer Gelegenheit angedeutet habe, auch in der Form von zuerst freien Zellfortsätzen entstehen, die erst später mit einander zu Cytodesmen verwachsen, oder sich mit einander verflechten. Dies kann man sowohl im Inneren des Körpers, wie auch an der Oberfläche beobachten. Dann kann sich ein »extrazelluläres« Protoplasma auch durch eine Art Vakuolisierung der Zellkörper selbst bilden, wobei die übrig gebliebe-

<sup>27)</sup> In dieser Beziehung verhält sich das ex. P. sehr verschieden, ganz unabhängig von den Zellkernen ist es wohl nicht. Vergl. Näheres unten: S. 55.

nen kompakten Protoplasmapartien mit Zellkernen die definitiven Zellen des Gewebes vorstellen.<sup>28)</sup> Schliesslich auch so, dass sich inmitten grösserer Zellen, in der Umgebung des Zellkernes Endoplasmazellen bilden, während das übrige, immer noch wenig veränderte Zellplasma vieler solchen Zellen zu einem Ganzen zusammenschmilzt und auf diese Weise mit Rücksicht auf das Endoplasma extrazellulär wird. Diese Prozesse werde ich unten beim Besprechen der Grundsubstanzbildung nochmals erwähnen, in welchem Falle sich jedenfalls das extrazellulär werdende Plasma noch weiter verändert, etwas ähnliches kann man jedoch, wie darauf neuestens hingewiesen wurde, auch in Muskelfasern beobachten (BALDWIN, 1914). Es können da in einigen Fällen, in sarkoplasma-armen Muskeln, in der Umgebung der Zellkerne neue Zellen, Muskelzellen, entstehen, und alles übrige, zusammen mit den Myofibrillen, wird dann »extrazellulär«. Bei der Betrachtung dieser und anderer Fälle, ist es jedenfalls oft in hohem Grade eine Ansichtssache, ob man da den Namen »extrazellulär« anwenden soll oder nicht, und wieder muss man sich vergegenwärtigen, dass die Natur die scharf begrenzten Kategorien unserer Systeme nicht kennt; alles ist da durch Übergänge verbunden und so auch »das Zelluläre« mit dem »Extrazellulären«.

**Fibrillen als Elementarbestandteile des Tierkörpers.** Im Vorangehenden war die Rede von Zellen, Zellfusionen, Syncytien, Symplassen und vom extrazellulären Protoplasma, und es wurde da darauf hingewiesen, dass der Körper der Pflanze aus »Elementarbestandteilen«, vor allem Zellen im wahren Sinne des Wortes, zusammengesetzt ist (die Mittelamellen spielen da doch eine gar zu untergeordnete Rolle) während im Tierkörper neben den als »Elementarbestandteile« zu betrachtenden »Zellen« und »Syncytien« noch weiter nicht zerteilte »Massen« (richtiger würde man sagen: »Massen« Geflechte und »Gerüste«) der symplasmatischen Gewebe und der extrazellulären Teile vorkommen. Der Metazoenkörper ist jedoch noch komplizierter gebaut, und er enthält noch

<sup>28)</sup> Vergl. die Abbildungen von MASTERMANN. Quart. Journ. micr. Sc. 40. 1898, die ich so deute.

Elementarbestandteile anderer Art, als es die bisher erwähnten sind. Ich meine die »Fibrillen« verschiedener Art, die man, soweit sie sich am Aufbau der Gewebe beteiligen, im gewissen Sinne für deren »Elementarbestandteile« (anders: »Strukturen«) halten muss, und die für die Funktion gewisser Gewebe gerade so wichtig sind, wie für jene der anderen die Zellen.

Sowohl in nackten Zellen, wie in den Körpern, den Pellikulen, Membranen, Exoplasmen usw. der fest umgrenzten Zellen, in den Syncytien, Symplasmen und im extrazellulären Protoplasma, gibt es faserartige Strukturen des Protoplasmas, »Fibrillen« verschiedener Art, die man von der Elementarstruktur des Protoplasmas, auf deren Grundlage sie nach HEIDENHAINS und nach meiner Überzeugung entstehen, unterscheiden muss. Es gibt Fibrillen, die bloss auf den Bereich einzelner Zellen beschränkt sind, doch uns handelt es sich hier um solche, die sich am Aufbau ganzer Gewebe beteiligen, und die schliesslich zur Bildung von »fibrillären« Geweben, wie man es auch nennen kann, da hier eben die Fibrillen das Wichtigste sind, Veranlassung geben. In Geweben, die aus Zellen zusammengesetzt sind, verlaufen solche Fibrillen oft ohne jede Rücksicht auf die Anordnung der Zellen, durch deren Körper und durch die Cytodesmen hindurch und lassen sich da auf weite Strecken verfolgen, in symplasmatischen Geweben kümmern sie sich, indem sie da ähnlich verlaufen, nicht um die Anordnung der Zellkerne, und da, wo das Gewebe aus Zellen und aus extrazellulärem Protoplasma zusammengesetzt ist, verlaufen sie oft sowohl durch die Zellen, wie durch das Extrazelluläre (im älteren Mesenchymgewebe z. B.). Solche Fibrillen kommen auch in den weichen oder festen, vom ursprünglichen Protoplasma abweichenden, Bausubstanzen der verschiedensten Art, den Grund- und Kutikularsubstanzen vor. Sie selbst zeigen da oft ein ganz anderes Verhalten gegen die Reagentien, als das ursprüngliche Plasma, doch die Histogenese beweist in einzelnen Fällen, dass es sich wieder nur um Produkte des Protoplasmas handelt. Früher hat man sie in letzteren Fällen für Differenzierungen der Zellsekrete gehalten, doch mit den Anschauungen über die betreffenden Bausubstanzen mussten

auch die Ansichten über die Bindegewebsfibrillen und jene der verschiedenen Kutikulen geändert werden. Gewiss bestehen nicht alle die hier in Betracht kommenden Faserbildungen im fertigen Zustande aus reinem Protoplasma, es handelt sich wieder oft um Skleroproteine, doch es spielen da jedoch Protoplasmaumwandlungen eine grosse Rolle, und es können die Fasern auch mit Bausekreten impraegniert werden. (Wie jetzt auch RANKE, 1914, annimmt.)

Man kann diese Fibrillen mit Recht für »Arbeitselemente« oder für »Arbeitsstrukturen« des reinen und des veränderten Protoplasmas halten, für ein »Ergatom«, um die Sache mit einem von K. C. SCHNEIDER (1908) vorgeschlagenen Namen zu bezeichnen. Ihre Bedeutung ist sonst sehr verschieden; eine andere Bedeutung haben die Myofibrillen, andere die Neurofibrillen, wieder andere die Tonofibrillen (im breiteren Sinne des Wortes), also die sog. Protoplasmafasern, die Neurogliafasern, die Bindegewebsfasern, unter denen man wieder die Mesenchymfasern, die praekollagenen, kollagenen, Reticulum-, elastischen, Dürcksche, Fibrogliafasern usw. unterscheiden kann, und die Kutikularfasern, die wieder nicht alle gleich sind. Man kann sich vorstellen, dass sich das Protoplasma an gewissen Stellen zum Zwecke bestimmter Funktionen bestimmt anordnet, verdichtet und chemisch ändert und so wären die Fibrillen der sichtbare Ausdruck für die Tätigkeit, bezw. für die Spannung des Protoplasmas und seiner Umwandlungsprodukte usw. Sie wären umgekehrt durch die Metastruktur des Protoplasmas, die Anordnung der »Protomeren« (HEIDENHAIN), bedingt. Gewisse Funktionen des Protoplasmas verlangen gerade diese Anordnung und solche Strukturen, während für andere Funktionen wieder die Form der Zelle (bezw. die Gegenwart ihrer beiden Plasmaarten) die Grundbedingung ist. Für die Sekretionstätigkeit ist eine Zelle mit Zellkern, als chemisches Laboratorium, notwendig, auf der anderen Seite ist für eine gewisse Art der Bewegung, und die Kontraktilität, die Differenzierung der Myofibrillen, wenn nicht die Grundbedingung, so doch sehr vom Nutzen. Ich sage Myofibrillen, nicht Muskelfasern, da die Form der Gebilde, in denen die ersteren enthalten sind, ganz nebensächlich ist. Jedenfalls ist die Sa-

che nicht immer so einfach, wie ich es bisher geschildert habe. Die hochdifferenzierten quergestreiften Myofibrillen arbeiten z. B., wie wir heute wissen, nicht allein, sondern im Zusammenwirken mit besonderen Organoiden, den sog. »Sarkosomen« (HOLMGREN).

Ohne Rücksicht auf die oft ganz verschiedene Bedeutung, verschiedenes Aussehen und die grossen Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung, verhalten sich die Fibrillen doch in weiten Grenzen analog, und die frühere Auffassung, welche in ihnen wesentlich verschiedene Produkte des Plasmas und der Sekrete erblickte, lässt sich nicht mehr halten. Die Myofibrillen, die Protoplasmafasern der Epithelgewebe und die Bindegewebsfasern, von denen man früher jede in eine andere Kategorie einreichte, zeigen nicht nur in der Genese, Struktur, Wachstum und Vermehrung (Bildung von Bündeln) weitgehende Analogien, sondern sie können sogar auch in einander allmählig übergehen. Das hat man von den Muskelfasern und Bindegewebsfasern ganz deutlich nachgewiesen (O. SCHULTZE — auch eigene Untersuchungen!) und es ist dies auch für Protoplasmafasern der Epidermis und die Bindegewebsfasern wahrscheinlich (F. KRAUS, 1906). Etwas abseits befinden sich, soviel man wenigstens heute beurteilen kann, die Neurofibrillen. Dies lässt sich vielleicht durch die besondere Rolle dieser Fasern erklären, aber auch hier kann man vielleicht erwarten, dass sich einmal ihr Zusammenhang mit Myofibrillen nachweisen lässt.

Während ich, wie ich im Vorangehenden sagte, die Fibrillen für besondere Strukturen des Protoplasmas halte, leiten sie gerade in den letzten Jahren die meisten Autoren von besonderen Organoiden, den »Plastosomen« ab. Es ist möglich, dass sich diese an der weiteren Ausbildung und vor allem an den chemischen Veränderungen der Fasern beteiligen, den Beweis dagegen, dass sich die Fasern aus ihnen entwickeln, halte ich nicht für erbracht.

**Fibrillen bei Pflanzen.** Während also im Tierkörper, vor allem dem der höheren Metazoen, die Fibrillen eine sehr grosse Rolle spielen, kann man ihnen analoge Gebilde bei Pflanzen nicht finden. Es gibt da z. B. in den Zellmembranen, meist schwer nachweisbare Faserungen, doch diese wer-

den (Vergl. z. B. BIEDERMANN, 1913, S. 333.), nicht durch selbstständige Fibrillenbildungen bedingt, und wenn es sich da doch um solche handeln sollte, wären es doch keine Fasern, die man ununterbrochen von einer Zelle zur anderen, und auf weitere Strecken im Gewebe hin, verfolgen könnte, wie es eben für die tierischen Fibrillen verschiedenster Art charakteristisch ist. Man könnte sie also nicht für Elementarbestandteile der Gewebe halten, so wie es bei jenen möglich ist. Nach der Ansicht von BIEDERMANN handelt es sich da wahrscheinlich nur um den Ausdruck einer metamikroskopischen Struktur der Zellmembran, und es sind die betreffenden Bilder durch Anordnung der für uns unsichtbaren Teile bedingt. Da man die Ursache der Fibrillenbildung mit HEIDENHAIN auch auf dem Gebiete des Metamikroskopischen suchen muss, gäbe es da schliesslich doch eine, wenn auch entfernte, Analogie zwischen den in Betracht kommenden Strukturen — auch dann, wenn man von der Verschiedenheit der pflanzlichen Zellmembran und des tierischen Plasmas absehen würde.

Was das eigentliche, innerhalb der Zellmembran eingeschlossene Cytoplasma der Pflanzenzellen betrifft, so fehlen da wieder kontinuierliche, das ist über den Bereich vieler Zellen sich hinziehende Faserstrukturen. Am ehesten könnte man auf jene Protoplasmafasern hinweisen, welche vor Jahren als »reizleitende Strukturen« (NĚMEC) beschrieben wurden, doch auch von diesen wurde es nicht nachgewiesen, dass sie als kontinuierliche Strukturen von einer Zelle zur anderen übergehen würden. Man muss zulassen, dass das Vorhandensein von derartigen, das ist reizleitenden Strukturen bei der Pflanze möglich wäre, während da die anderen Arten der Fibrillen, die man bei Tieren beobachtet, nicht in Betracht kommen können.

**Bausubstanzen der Tiere.**<sup>28a)</sup> Bisher hatte ich bei meinen Ausführungen vor allem die primitiv protoplasmatischen Teile des Tierkörpers im Sinne. Nur als ich z. B. oben von der

<sup>28a)</sup> Den Terminus »Bausubstanzen« habe ich 1911 vorgeschlagen. Die Stütz-Binde- und Füllgewebe bezeichne ich mit dem Namen »Baugewebe«. (Vergl. Anat. Anzeiger, 38, 1911. S. 506, 39, 1911. S. 235.)

Begrenzung der Zelle sprach, mussten auch die aus verändertem Plasma bestehenden Membranen und Krusten erwähnt werden, und zuletzt beim Besprechen der verschiedenen Fibrillenarten, war die Rede auch von Bindegewebs- und Kulkularfasern, die auch nicht aus reinem, das ist unverändertem Plasma bestehen. Jetzt kommen gerade die nicht primitiv protoplasmatischen Parteien der Gewebe und des Tierkörpers überhaupt an die Reihe, durch die sich der Tierkörper sehr auffallend von dem Körper vielzelliger Pflanzen unterscheidet. Wieder ist da für die Beurteilung derselben die Kenntnis der Genese sehr wichtig, und diese Frage wird von einer Reihe von neueren Autoren — FLEMMING, RETTERER, HANSEN, REINKE, MALL, STUDNIČKA, LAGUESSE, SZILI, v. KORFF, BRUNI, MŁODOWSKA, RANKE, WETEKAMP u. A. — wieder im Sinne der Umwandlungslehre gelöst.

Von den tierischen Pelliculen, Membranen und Krusten sagte ich bereits oben, dass es Exoplasmabildungen des Protoplasmas sind, und dass solche Schichten, soweit man beurteilen kann, niemals durch Zellausscheidung entstehen.

Das Zellprotoplasma wird fester, und es sondert sich da eine oberflächliche festere und dichtere Schicht, das Autexoplasma vom inneren Endoplasma. Die chemische Zusammensetzung der Oberflächenschicht ändert sich, sie wird manchmal sogar durch Zellsekrete besonderer Art imprägniert und fester gemacht. Daneben entstehen da, und zwar entweder noch im ursprünglichen Protoplasma, oder schon im Exoplasma, Faserungen, »Tonofibrillen« oder »Protoplasmafaser«<sup>n</sup>, wie man sie in diesen Fällen nennt, und die betreffende Schicht wird auf diese Weise noch fester. De norma sind solche Exoplasmen eines Epidermisgewebes oder eines Chordagewebes der Wirbeltiere, das sind eben die Typen derselben, durch Cytodesmen unter einander verbunden, durch welche die Protoplasmafaser<sup>n</sup> von einer Zelle zur anderen verlaufen. Verbinden sich nun die auf die angegebene Weise entstandenen Schichten unter einander noch inniger, und fliessen sie schliesslich ganz zusammen, entsteht ein Gewebe, das aus zusammenhängendem Exoplasma (mit Fibrillen) und den Endoplasmazellen zusammengesetzt ist. In zellulären, das ist aus grossen, deutlich begrenzten Zellen zu-

sammengesetzten Geweben des epithelialen Typus, kommt es zu einer solchen Verschmelzung nur ausnahmsweise oder wenigstens sehr selten, häufig dagegen beobachtet man es in netzartig gebauten Geweben verschiedener Art.<sup>28a)</sup> Hier entsteht aus den breiten Anastomosen und aus Teilen der Zellkörper ein zusammenhängendes Exoplasma, mit Fibrillen. In allen Fällen dieser Art kann man von einem »Synexoplasma« sprechen und dieses stellt da oft eine Art »Grundsubstanz« mit Endoplasmazellen als »Grundsubstanzzellen« vor. Die Fibrillen stellen sich uns dann meistens als Bindegewebsfibrillen (verschiedener Art) vor.<sup>29)</sup>

Eine besondere Bedeutung für das Verständniss der Vorgänge bei der Grundsubstanzbildung hat nach meiner Überzeugung der Verhornungsprozess. Es ist das zwar ein Prozess, der sich im Epithelgewebe abspielt, doch man kann bei ihm sehr gut die einzelnen Stadien, von denen ich oben sprach, unterscheiden, und das Resultat, die fertige Hornsubstanz, ist eine ausgesprochene »Bausubstanz«, diesmal eine aus ganzen Zellkörpern entstandene Substanz dieser Art, die sich bekanntlich genau so verhält, wie anderswo z. B. die Kutikularsubstanz; eben deshalb mache ich gleich hier an diesen Prozess aufmerksam. Bei Säugetieren, bei denen der Prozess der Verhornung in zahlreichen Arbeiten beschrieben wurde, ändert sich dabei gleich der ganze Körper der Zelle,<sup>30)</sup>

<sup>28a)</sup> Ueber die verschiedenen Typen der Exoplasmabildung vergl. Anat. Anzeiger, 47, 1914, S. 390 ff.

<sup>29)</sup> Auf diese Art der Grundsubstanzbildung weist neuestens auch RANKE hin. (1914.) Er spricht von einer »morphotischen Differenzierung« des Protoplasmas, da wo ich einfach von »Fibrillenbildung« spreche, er unterscheidet weiter eine »Entoplasma-Ectoplasma-Differenzierung (HANSEN)«, und spricht dann von »chemischen Differenzierungs- bzw. Impraegnationsvorgängen«, wodurch dasjenige verstanden wird, was ich da als chemische Umwandlung des Plasmas und als Ablagerung von Baussekreten bezeichne. Jedenfalls kann man mit ihm auch das Vorhandensein von »Desimpraegnations- oder Resorptionsvorgängen« in den Grundsubstanzen — besonders in pathologischen Fällen, anerkennen. (Ich lasse übrigens zu, dass es auch »Grundsubstanzen« mit unverändertem Protoplasma geben kann.)

<sup>30)</sup> Bei Reptilien verändert sich zuerst die Oberfläche der

und es zeigt sich da in der Umgebung des Zellkernes ein ganz kleiner Endoplasmahof, in dem es sich offenbar um neuentstandenes Protoplasma handelt. Zuerst verdichtet sich das vom Anfang an reichliche Protoplasmafibrillen enthaltende Zellplasma, seine Protoplasmafaserungen, von denen jetzt noch seine Festigkeit abhängt, werden dicker und fester, die chemische Zusammensetzung des Plasmas ändert sich dabei offenbar etwas, und dann erscheinen da im Exoplasma Tropfen von Bausekreten, Keratohyalin.

Es kommt zu weiteren chemischen Veränderungen, und schliesslich wird das gesammte Exoplasma mit Bausekreten imprägniert. Es »verhornt« wie man sagt. Der an eine Grundsubstanzzelle erinnernde Endoplasmahof mit dem Zellkern erhält sich anfangs noch, dann sieht man nur den Zellkern, und schliesslich kann auch dieser in der Überhand nehmenden Hornsubstanz zugrundegehen. Die während aller dieser Veränderungen noch lebende Zelle stirbt in den oberflächlichen Schichten der Hornsubstanz schliesslich ab, und wird eventuell, allein, oder mit ganzen Schichten des »Horngewebes« abgestossen.

Weiche, gallertartige, aber auch fibrilläre, Bausubstanzen entstehen vielfach auf der Grundlage des »extrazellulären« Protoplasmas eines primären oder sekundären Embryonalgewebes, und da handelt es sich wieder um einen anderen Modus der Exoplasma- bzw. Bausubstanzbildung.

Oben, als ich die Zellbrückennetze, bzw. das Mesostroma eines Mesenchymgewebes erwähnte, hatte ich dessen reines, das ist im ursprünglichen Zustande gebliebenes Protoplasma im Sinne, nun kann sich auch dieses Protoplasma weiter verändern. Durch Neubildung von Trabekeln verdichten sich die Netze noch weiter und es kann daraus eine fast kompakte Masse entstehen. Ihr Plasma ändert sich nun chemisch, es »verschleimt«, wie man es mit einem allgemeinen Termin bezeichnen kann, die Fibrillenbildung, die da schon früher im Gange war, kann intensiver werden, und schliesslich können sich dem zur Grundsubstanz werdenden

---

Zelle (neuestens z. B. W. J. SCHMIDT). Es verhornt da zuerst ein relativ dünnes Exoplasma der Zellen.

«Synexoplasma» unter gleichzeitigen Veränderungen an den Zellen, noch Bausekrete besonderer Art zugesellen, welche das Gewebe in einigen Fällen impraegüieren, und, wenn es notwendig ist, fester machen. Die Zellen, zwischen denen alles dies geschieht, erhalten sich da, und sie müssen sich — so nehme ich an — an jenen Prozessen, abgesehen von der zuletzt erwähnten Sekretbildung, nicht beteiligen. Sehr oft sind sie dabei jedenfalls auch beteiligt, und ihre Körper können dabei auch so vollkommen verbraucht werden, dass davon bloss die Zellkerne als »Grundsubstanzkerne« übrig bleiben.<sup>31)</sup> — Wieder muss man sich jetzt vergegenwärtigen, dass sich die Zellbrückennetze nicht nur zwischen den Zellkörpern eines Mesenchymgewebes, sondern auch zwischen den gegeneinander gewendeten inneren Flächen der Keimblätter und zwischen den Organanlagen bilden können. Auch solche ändern sich auf die angedeutete Weise in Grundsubstanzen, diesmal in vom Anfang an zellfreie Grundsubstanzen, um. Solche Zellbrückennetze hat SZILI (1904) beschrieben (SZILISCHE Netze, mein »primäres Mesostroma«) und er hat auch beobachtet, wie sie nachträglich mit Zellen versehen werden.<sup>32)</sup>

Sehr oft sind die Grundsubstanzen verschiedener Art, meist gilt dies von den festeren von ihnen und von den fibrillären, das gemeinschaftliche Produkt des zellulären und des extrazellulären Protoplasmas. So kann z. B. aus dem Zellbrückennetz (sekundäres Mesostroma) eine Grundsubstanz entstehen, deren Menge dann durch das Dazukommen der das Gewebe gleichzeitig fester machenden Autexoplas-

---

<sup>31)</sup> Vergl. Anat. Anzeiger, 40, 1911, S. 47. Eine gewisse Partie des Cytoplasmas mit Zentriol bleibt nach meiner Ueberzeugung doch immer in der Nähe der Zellkerne; auch da, wo es scheint, dass man vor sich nur vollkommen »nackte« Kerne hat. Es wären das also »Zellrudimente«. (Vergl. auch Biol. listy, 3, 1914, S. 148.)

<sup>32)</sup> Vergl. näheres in der Arbeit von SZILI (1908) und in meiner Abhandlung über das extrazelluläre Protoplasma von J. 1913. SZILI hat, nebenbei bemerkt, den Prozess nicht bis zu der eigentlichen Grundsubstanzbildung verfolgt. Seine Abbildungen zeigen nur das Mesostroma, nicht das junge Bindegewebe.

men (Kapselbildung) vermehrt wird (dies z. B. bei einigen Formen der Chondrogenese).

Nicht nur aus den Zellmembranen (sekundären Autexoplasmen), den Zellkörpern (primäres Autexoplasma) und den Zellbrückennetzen bilden sich die Grundsubstanzen. Es kann sich auch das überall zusammenhängende Protoplasma eines kompakten Symplasmas in Exoplasma und Endoplasma differenzieren, wobei das erstere zur Grundsubstanz wird, oder es kann in toto zur Grundsubstanz werden. Schliesslich muss man auch auf die oben schon erwähnten interzellulären Scheidewände hinweisen, die eigentlich wieder aus der festeren Plasmaart, dem Exoplasma, bestehen. Solche können wachsen, breiter werden, und wieder können sich an ihrer Oberfläche Autexoplasmen der Zellen als Verdickungsschichten (»Kapseln«) ablagern.

Das alles geschieht im Inneren des Körpers, bezw. in Bereiche der einzelnen Gewebe. In zahlreichen Fällen entstehen daneben feste oder weiche Bausubstanzen an der äusseren Oberfläche des Körpers, bezw. an der Oberfläche der einzelnen Epithelien. Wieder kann sich da in den primitiveren Fällen das Zellplasma in einer besonderen Zone an der freien Oberfläche der Zellen verdichten, chemisch verändern, bezw. mit Bausekreten imprägnieren, und es können so festere »Deckplatten« der einzelnen Zellen entstehen. Man kann sich jetzt vorstellen, dass ältere Schichten dieser Art mit einander zu einer kontinuierlichen Kutikularschicht verschmelzen, während die Zellen darunter neue Deckplatten bilden.<sup>33)</sup> Auf der anderen Seite kann auch die Kutikularschicht, so wie wir früher bei der Grundsubstanz gesehen haben, aus Zellausläufern, die aus der freien Fläche der Zellen auswachsen, entstehen. Es können sich ganze extrazelluläre Gerüste dieser Art, ähnlich dem inneren Mesostroma bilden, das »Exostroma«, wie man es vielleicht nennen könnte,<sup>34)</sup> und wieder ist da die Möglichkeit zu einer weite-

<sup>33)</sup> Dies ist meine Ansicht von der Kutikula der Wirbeltier-epidermis, deren Genese ich jedenfalls nicht ganz genau verfolgen konnte. (Vergl. meine Abh. v. J. 1909, S. 25, 74.)

<sup>34)</sup> Vergl. meine Abh. 1913, S. 578, 1915, S. 424.

ren Entwicklung, sogar sehr umfangreicher, diesmal vom Anfang an extrazellulären Bausubstanzschichten gegeben.

Im Vorangehenden wären, vielleicht hie und da etwas zu schematisch, die Umstände ausgezählt, unter denen sich feste und weiche Bausubstanzen, also die Grund- und die Kutikularsubstanzen des Tierkörpers, bilden können. Dem entsprechend, aber auch unabhängig davon, kann auch ihr Aussehen sehr verschieden sein. Es gibt kompakte und oft homogen aussehende Grund- und Kutikularsubstanzen auf der einen, und netzartige, bezw. gerüstartige, lamelläre usw. auf der anderen Seite. Solche, in denen die »Massen«, und solche, in denen die »Fibrillen« praevalieren, und dasselbe Gewebe kann unter verschiedenen Formen auftreten. Das fibrilläre Bindegewebe kann z. B. ebensogut kompakt, wie gerüstartig oder lamellär<sup>34a)</sup> gebaut sein, und es kann durch Übergänge mit Gallertgewebe zusammenhängen, in dem wieder die interfibrilläre Substanz überwiegt.

Durch die chemische Veränderung, vor allem die Ablagerung der Bausekrete, die teils von Zellen, teils von der Substanz selbst produziert werden, oder sich aus den Körpersäften direkt hier ablagern — es werden da bekanntlich in einer Anzahl von Fällen auch anorganische Substanzen, Kalksalze, sowohl in Grund- wie in den Kutikularsubstanzen abgelagert — weiter durch die reichliche Fibrillenbildung, bei der die Fibrillen wieder gleich vom Anfang an von besonderen Stoffen imprägniert werden, bezw. solche durch Adsorption festhalten können, erhalten die »Bausubstanzen« in der Regel ein Aussehen, dass sie dem ursprünglichen Protoplasma vollkommen fremd zu sein scheinen. Deshalb, vor allem wegen der chemischen Unterschiede, hielt man sie früher allgemein für Zellsekrete, für »geformte Sekrete«, wie BIEDERMANN (1902) sagt, und nur die nähere Kenntniss ihrer Genese, die wir jedenfalls auch heute noch nicht für alle Fälle besitzen, zeigte uns, dass man ihre Beziehungen zum Protoplasma auch anders auffassen kann, als man es bisher tat. Bei der oben erwähnten Deutung verursachen immer noch die gar nicht seltenen Fälle Schwie-

<sup>34a)</sup> Vergl. LAGUESSE, Arch. anat. mikr. 16, 1914.

rigkeiten, in denen an der Oberfläche der Zellen, oder von Zellschichten bei der Histogenese gleich feste Bausubstanzen erscheinen, so dass dann die Bilder, die man da an Präparaten sieht, den Eindruck machen, als ob solche Substanzen wirklich im fertigen oder halbfertigen Zustande aus dem Protoplasma ausgeschieden wären. Auf solche Fälle wiederufen sich immer die Anhänger der Sekretionstheorie, während die Anhänger der Umwandlungslehre darauf Nachdruck legen, dass man da in erster Reihe jene Fälle berücksichtigen sollte, in denen sich derartige Substanzen stufenweise und allmählig entwickeln. Sie hoffen, dass es mit der Zeit gelingt, für alle Fälle die protoplasmatische Grundlage nachzuweisen, so wie wir heute schon in allen Fällen in der Tat mit einer organischen Grundlage auch in den festesten, scheinbar vollkommen anorganischen Substanzen dieser Reihe [Schmelz der Dentinzähne z. B.<sup>34b)</sup>] rechnen müssen. Auch heute gibt es also noch Objekte, die man in dem angedeuteten Sinne noch nicht vollkommen erklären konnte. Ich verweise da z. B. auf die Kalkablagerungen des Klathroidgewebes der Echinodermen, auf die Hornfasern der Seelachier, die Sponginfasern usw., einerseits also an »anorganoide«, andererseits an organische Substanzen der Bausubstanzreihe.<sup>35)</sup> Auch die Genese der Molluskenschalen ist noch nicht vollkommen klargelegt, doch hier kann man wenigstens schon ahnen, dass es feine protoplasmatische oder aus umgewandeltem Protoplasma bestehenden Gerüste oder Geflechte sind, in denen die Kalksalze in der bekamiten Form zur Ablagerung kommen. Solche hat man in der Tat bei der Regeneration der Molluskenschale an der Manteloberfläche vorerst beobachtet (BIEDERMANN z. B.). Auf eine ähnliche Weise entstehen vielleicht auch die Kalkskelette der Korallen; nicht so, dass sie das Epithel an seiner Oberfläche im fertigen Zustande ausscheiden würde, sondern eher so, dass sich da eine extrazelluläre, wieder aus umgewandeltem Plasma bestehende Substanz bildet, in der sogleich die Kalk-

<sup>34b)</sup> Dieses entsteht nach meinen Untersuchungen nicht aus den Körpern der Ameloblasten, sondern aus extrazellulärem Plasma.

<sup>35)</sup> Vergl. Anat. Anzeiger, 39, 1911. S. 235.

salze abgelagert werden. Die fertige Schicht erinnert jedenfalls an eine anorganische Substanz, doch ist sie wohl wieder zweckmässig angeordnet.

Die Kalksalze, von denen wir da gesprochen haben, beteiligen sich in sehr zahlreichen Fällen am Aufbau der Grundsubstanzen und der Kutikularsubstanzen und zwar kommen sie dabei oft in der Form von »Biokrystallen« oder an solche errinnenden, weniger regelmässigen Gebilde zur Ablagerung. Nun können sich genau solche biokrystallinische kalkige, oder kieselige Substanzen bekanntlich auch in reinem Protoplasma weicher Gewebe, in Zellen, Syncytien oder Symplassen bilden, ohne dass sie sich da in jedem Falle auf dem Aufbau eines besonderen, zusammenhängenden Baugewebes beteiligen müssen. Selbstverständlich folgt die anorganische Substanz hier wie dort vor allem den Gesetzen der leblosen Natur, darauf haben vor allem v. EBNER und neuestens z. B. BIEDERMANN hingewiesen, doch Dasjenige, was ihre zweckmässige Anordnung bestimmt, kann wieder nur die lebende Substanz, reines oder verändertes Plasma, sein. In den Spiculae der Poriferen, welche am besten den Typus solcher Gebilde zeigen, befindet sich z. B. immer ein aus organischer Substanz bestehender feiner Faden, der sich in alle Verzweigungen derselben verfolgen lässt. (Vergl. auch HAECKER, 1908, 1910.)

Die Spiculae und ihnen analoge Gebilde, von denen wir da zuletzt gesprochen haben, kann man wieder für »Elementarbestandteile« des Tierkörpers halten, diesmal sind es also solche die aus anorganischer Bausubstanz bestehen.

Dies wären also die »Bausubstanzen« der Tiere, die entweder in der Form besonderer Elementargebilde in tierischen Geweben auftreten, oder selbst Gewebe bilden, oder in Geweben zwischen, bezw. neben den Zellen vorkommen, oder schliesslich (Horngewebe z. B.) selbst aus veränderten Zellkörpern bestehen. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind sie vom Anfang an extrazellulär, und auch so unterscheidet sich der Tierkörper wieder von der Pflanze, die in fast allen jenen Fällen, wo es sich um die Bildung eines zugefesten oder druckfesten Gewebes handelt, dazu die Zellmembranen, oft solche abgestorbener Zellen, verwendet. Solche

ändern sich chemisch und werden härter und können sogar auch mit anorganischen Substanzen inkrustiert werden, ganz ähnlich, wie man es an den tierischen Bausubstanzen sieht. Es wäre schliesslich auch möglich, dass sich hier aus den Mittellamellen feste oder weiche Bausubstanzen bilden, doch in der Natur spielen die Mittellamellen, abgesehen von einigen Algen (*Laminaria*, *Fucus*), wo eine solche Substanz verschleimt ist, nirgends eine grössere Rolle.

**Die Vitalität, bezw. Autonomie bei der Entwicklung, der Zellmembranen und der Bausubstanzen.** Obzwar diese Abhandlung in erster Reihe der Struktur gewidmet ist, muss in ihr doch eine direkt auf das Leben sich beziehende Frage berührt werden, von deren Lösung die allgemeine Auffassung des Pflanzen- und des Tierkörpers abhängt. Ich meine die Frage nach der Vitalität und dem Grade derselben der Zellmembranen und der Bausubstanzen, Entwickeln sie sich autonom und bilden sie selbst, infolge eigener Fähigkeit, die Strukturen, die man in ihnen sieht, oder ist alles dies vom Zellplasma abhängig? Damit hängt die weitere Frage zusammen, die man jedenfalls weniger leicht beantworten kann: ob solche Strukturen, bezw. deren zweckmässige Anordnung, an die es da vor allem ankommt, direkt vererbt werden, oder ob nur die Eigenschaften der sie produzierenden Zellen vererbt werden.

Beim Besprechen der zellulosehaltigen Zellmembranen der Pflanzen wurde oben gesagt, dass sie von den Botanikern heute allgemein für passive Protoplasmaprodukte, für Abspaltungsprodukte des Plasmas gehalten werden. Jedenfalls lässt man dabei zu, dass sie einmal — im Protoplasma bei der Zellteilung — angelegt auch durch Intussusception, das ist gewissermassen selbstständig, wachsen und selbst Strukturen, sogar an der vom Protoplasten abgewendeten Seite bilden, auch da, wo sie sehr dicke Schichten vorstellen, und wo sich der direkte Zusammenhang mit Protoplasma nicht nachweisen lässt, doch alles dies wird in der Regel durch den Einfluss des Protoplasten erklärt<sup>36)</sup> und es wird darauf hingewiesen, dass die Zellmembran, da, wo von ihr das Zellplasma bei der Plas-

<sup>36)</sup> Nur in einzelnen, besonders schwierigen Fällen wird auch

molyse entfernt wurde, weiter nicht wachsen kann. Eben deshalb werden auch die Gefäße (Tracheen) der Pflanzen, die im fertigen Zustande kein Plasma enthalten für »abgestorben« gehalten.

Das Protoplasma hätte demnach die Fähigkeit einer Wirkung auf die Ferne, es wäre fähig ihm fremde Substanzen, auch dann, wenn sie sich sehr weit von ihm befinden, in jeder Beziehung zu beherrschen, und zu formen. Diese Auffassung der Botaniker ist ganz erklärlich. Sie sehen zwar überall, dass die Zellwand bei Zellteilungen im Protoplasma angelegt wird, doch sie konnten nur in einzelnen Fällen beobachten, dass es bei der Zellmembranbildung zu Protoplasmaumbildung kommt, weiter haben sie keine sichere Beweise dafür, dass das Protoplasma in der wachsenden und sich formenden oder sogar in der fertigen Zellmembran vorhanden wäre. Das war die Ansicht von WIESNER (1892), die sich bei den darauf gerichteten Nachuntersuchungen (von CORRENS z. B.) nicht bewährt hat.<sup>37)</sup> Jedenfalls haben sie bisher darauf nicht Rücksicht genommen, dass es sich da auch um lebende Umwandlungsprodukte des Protoplasmas, welche die Reaktion der Eiweißstoffe nicht deutlich geben, handeln könnte, darauf, dass wir heute noch nicht wissen, in welchen Richtungen sich überhaupt das Protoplasma, ohne seine Vitalität verlieren zu müssen, verändern kann.<sup>38)</sup>

Die Zoologen haben beim Beurteilen der Bausubstanzen gleich anfangs an die Zellmembranen der Pflanzen hinge-

---

<sup>37)</sup> Ich verweise da mit Rücksicht auf diese Fragen auf die Bearbeitung des Themas von BIEDERMANN in WINTERSTEIN's Physiologie, 1913 und auf die neuere Arbeit von KÖNIG-RUMP. Einzelne Autoren, so auch STRASBURGER, lassen doch eine gewisse Autonomie der Zellmembran bei ihrer Entwicklung zu.

<sup>38)</sup> Ich lege da immer an das »Protoplasma« Nachdruck und ich kann mir nicht vorstellen, dass das »Leben« vom Protoplasma auf andere von ihm zwar produzierte, ihm jedoch sonst fremde Substanzen übertragen werden könnte. Das Vorhandensein von »lebenden Sekreten«, von denen BIEDERMANN spricht, kann ich also nicht anerkennen. Es ist das eine Ansicht, zu der ich bei meinen Untersuchungen über Grundsubstanzen gekommen bin, doch ich bleibe auch sonst dabei. Ich lasse zu, dass diese Auffassung angreifbar ist.

wiesen. SCHWANN hielt gewisse von ihnen direkt für unter einander verschmolzene tierische Zellmembranen (andere hielt er jedenfalls für verdichtetes Cytoblastem) und KOELIKER (1857) hat bei der Deutung der Kutikularsubstanzen diese direkt mit den Zellmembranen der Pflanzen verglichen, und er hielt sie für Zellenausscheidungen. Seinem Einfluss und dem von VIRCHOW muss man es vor allem zuschreiben, dass die Sekretionstheorie schliesslich allgemein und mit Rücksicht auf alle tierischen Bausubstanzen angenommen wurde, und dann, bis zum Ende des Jahrhunderts, die offizielle Lehre in der Histologie vorstellte. Mit VIRCHOW (1858) nahm man allgemein an, dass die Bausubstanzen (d. i. die Grund- und die Kutikularsubstanzen) in jeder Hinsicht von den Zellen, die gewisse Teritorien in ihnen, bei der Genese und auch später, beherrschen, abhängig sind. Erst in den letzten zwei Dezennien haben sich die Ansichten über die Bausubstanzen, vor allem über die Grundsubstanzen, geändert. Heute wissen wir nicht nur, dass verschiedenste Substanzen dieser Reihe durch Protoplasmaumwandlung entstehen,<sup>38a)</sup> sondern auch, dass sie auch weiter selbst ihre Strukturen, die Fibrillen — die man wieder für lebend halten muss — bilden und zweckmässig ordnen, dass sie sich selbst weiter chemisch verändern, so dass man in ihnen in vielen Fällen sogar das Vorhandensein eines Stoffwechsels annehmen muss, genau so, wie man aus dem Vorhandensein der Strukturen und ihrer Anordnung auf eine gewisse Reizbarkeit ihrer Bestandteile (HEIDENHAIN, 1907) schliessen kann, die wieder im Dienste der formativen Prozesse steht. Ein grosser Teil der Bausubstanzen stellt lebenslang nur umgewandeltes und mit Bausekreten impraegniertes Protoplasma (Exoplasma) vor, das sogar auch dann nicht für »abgestorben« gehalten werden kann, wenn es anorganische Stoffe enthält. Für alle Fälle hat man das, wie ich oben schon sagte, bisher nicht nachgewiesen, und es gibt da auch gewiss sehr grosse Unterschiede in dem Grad der Vitalität,

---

<sup>38a)</sup> Das hat man jedenfalls bei histogenetischen, nicht bei biochemischen Untersuchungen festgestellt. Der Begriff des Protoplasmas ist doch kein chemischer!

doch schon das, was man heute kennt, erlaubt eine gewisse Generalisierung. Nach meiner Überzeugung kann man heute nicht mehr behaupten, so, wie man es unlängst noch tat, dass feste Substanzen einmal im Protoplasma, ein anderesmal ausserhalb ihm abgelagert werden, und dass die Stelle, wo es zu deren Ablagerung kommt nebensächlich ist, da es eben nur an die betreffende Substanz, das meta- bzw. deutoplasmatische Protoplasmaprodukt, ankommt. Heute können wir mit gewissem Recht voraussetzen, dass es eben das lebende protoplasmatische Substrat dasjenige ist, was die Eigenschaften der Bausubstanz bestimmt, und dass es da eigentlich das Wichtigste ist; sonst hätte man ja nur tote Sekrete vor sich. Teils ändert sich da also, wie ich oben schon sagte, das Plasma selbst, teils bildet es Bausekrete, die in ihm abgelagert werden. Die alte »Sekretionstheorie« wird heute daher durch eine »Umbildungstheorie« ersetzt, die für mich zugleich den Wert einer der Grundlagen einer Theorie der Autonomie der Bausubstanzen bei der Entwicklung, oder auch beim weiteren Leben, hat.

Die Eigenschaften der betreffenden Substanzen, ihr Wachstum, ihre merkwürdigen, äusserst zweckmässigen Strukturen und ihre nachträglichen Veränderungen lassen sich, dies ist meine Überzeugung, auf die hier angedeutete Weise viel besser erklären, als so, wenn man da bloss eine »formative Tätigkeit« [MAX SCHULTZE-BOLL<sup>38b</sup>] des Protoplasmas, das gewisse Sekrete in kompakter und fibrillärer Form zu bilden fähig wäre, und eine geradezu mystische »Fernkraft«, welche die Sekrete auch auf die Ferne zweckmässig ordnen und weiter verändern könnte, annehmen würde. Das Leben ist immer aktiv, bemerkt HEIDENHAIN, der sich um die Definition dieses »formativen« Lebens, wie ich es nennen möchte, verdient gemacht hat, doch das Leben kann sich einerseits, und dies sieht man an reinem Protoplasma, voll entfalten oder es kann durch die Erstarrung, die chemische Umwandlung und durch die Ablagerung der Bausekrete im Protoplasma auch so gehemmt

---

38b) Vergl. BOLL in Arch. f. mikr. Anat. 8, 1872, S. 35.

werden, dass wir dann mit einem partiellen Leben rechnen müssen; dieser Art ist eben das »formative Leben« der Bausubstanzen. Das ursprüngliche können wir jetzt als ein im engeren Sinne des Wortes »aktives« Leben bezeichnen.<sup>39)</sup> — Es ist das ein ganz eigentümliches starres Leben, dass die Bausubstanzen führen, das ihnen jedoch, in Anbetracht ihrer Bestimmung im tierischen Organismus, vollkommen genügt, und das in ihnen, nachdem sie einmal fertig sind, auch ohne Schaden für den Gesamtorganismus, erlöschen kann, wie man es an vielen der Kutikularsubstanzen beobachtet.

Das Rätsel der »Fernwirkung« fällt bei dieser Deutung weg; es ist da zwar auch jetzt nicht alles klar, doch es handelt sich jetzt um dasselbe Problem des Lebens, mit dem man bei der Deutung der Lebenserscheinungen überall in der Natur zu tun hat. Nur muss man das Leben etwas anders definieren, als früher, wo man es bloss an den frei lebenden Protoplasmaklumpchen, den Protozoen, und an den hochaktiven Zellen der Metazoen studierte. In diesen Fällen ist die Reizbarkeit auf alle möglichen Reize und die Beweglichkeit das auffallendste, doch gerade diese Fähigkeiten des Plasmas können unter Umständen wegfallen, ohne dass da der Tod eintreten muss. Auch bei diesem stillen Leben können sich grosse Teile im Tierkörper weiter entwickeln.

Solange man bei ähnlichen Erwägungen nur die zwischen relativ dicht liegenden Zellen sich bildenden Bausubstanzen, oder solche, die an der Oberfläche der Epithelschichten entstehen, im Sinne hatte, konnten schliesslich doch die Ansichten von der »formativen Tätigkeit« und der »Fernwirkung« genügen, heute kann man jedoch einerseits auf hochdifferenzierte, vollkommen zellfreie und doch in grossen Massen innerhalb des Körpers sich entwickelnde Gewebe hinweisen, andererseits kennt man heute das Vorhandensein von indifferenten, wieder in relativ grosser Menge innerhalb des Tierkörpers auftretenden extrazellulären Protoplasmamassen und Netzen, und da ändert sich bedeutend die Sachlage. Besonders die zahlreichen neueren Untersu-

<sup>39)</sup> Vergl. Anat. Anzeiger. 47. 1914. S. 399.

ehungen über die feinere Struktur der Bausubstanzen, in denen man überall ganz zweckmässig angeordnete Fasergebilde vorfand — die Untersuchungen von v. EBNER<sup>39a)</sup> über Chordascheiden sind da als die ersten und besonders zu nennen — mussten zu einem Umschwung der Anschauungen führen, da es in den Fällen der zellfreien Gewebe doch unmöglich war, die Zellen der benachbarten Gewebe für die zweckmässige Anordnung der Strukturen verantwortlich zu machen. Das hat man ja auch sogleich eingesehen, und so entstand da zuerst eine Richtung, welche die Anordnung der Strukturen mechanisch erklären wollte. In einem von den Zellen gelieferten passiven Sekrete sollten die Faserungen, um die es sich handelt, einfach mechanisch, durch die bei der Entwicklung oder später wirkenden Zugwirkungen entstehen, und man hat sich dabei an Faserstrukturen berufen, die wirklich durch Zug oder Druckwirkung in toten kolloiden Substanzen hervorgerufen werden können.<sup>39b)</sup> Auch dieser Versuch den Gedanken von der Passivität der Bausubstanzen zu retten, musste schliesslich scheitern. Niemand bezweifelt, dass bei der ersten Genese (bei der Phylogenese und bei Regulationen) solcher Strukturen im Tierkörper wirklich die mechanischen Momente entscheidend sind, es handelt sich wirklich um »mechanische Strukturen«, doch es ist höchst unwahrscheinlich, ja gänzlich unmöglich, dass solche Strukturen bei der jedesmaligen Ontogenese durch die im Embryonalkörper waltenden mechanischen Momente bedingt werden könnten. Die Natur müsste über kolossale Kräfte verfügen, wenn sie auf die angedeutete Weise z. B. die gesetzmässig angeordneten Fibrillensysteme eines Dentinzahnes bei der Ontogenese bilden sollte, wo sich der Zahn doch bekanntlich in einer ganz weichen Umgebung entwickelt. Es wäre ganz unverständlich, wie auf diese Weise Gebilde und Strukturen entstehen könnten, die, wie ein jeder weiss, zweckmässig für eine viel grössere Beanspruchung berechnet sind, als die normal an sie wirkenden mechanischen Kräfte sind. Die Festig-

---

<sup>39a)</sup> Zeitschr. f. wiss. Zool. 62, 1896.

<sup>39b)</sup> v. EBNER 1896. BÜTSCHLI.

keit des Koriums mit seinen Fibrillen steht z. B. nicht in direktem Verhältnisse zu dem Drucke, bezw. zu dem Zuge, dem es im wachsenden Körper de norma ausgesetzt ist, und auch das fertige Korium ist doch fester als es eigentlich sein muss.<sup>40)</sup> Solche Fälle beweisen ganz deutlich die Unmöglichkeit jener Deutung und so, wie überall anderswo in den Organen des Tierkörpers, müssen wir auch bei der Genese der Bausubstanzen mit der Vererbbarkeit der einmal entstandenen Strukturen und Eigenschaften rechnen. Die mechanischen Momente geben, wie wir bei Regenerationen deutlich sehen, die Veranlassung zur Strukturbildung, sonst reagiert der Organismus jedoch auch da wieder zweckmässig, und überhaupt beobachtet man im Gebiete der Bausubstanzen und ihrer Strukturen genau dieselbe Zweckmässigkeit, der wir überall im Reiche des Organismischen begegnen.<sup>41)</sup>

Vergleicht man, nach allem dem, was ich von den tierischen Bausubstanzen sagte, dieselben nochmals mit den Zellmembranen der Pflanzen, kann man sich des Gedankens nicht erwehren, dass man jetzt auch diesen ein eigenes »formatives Leben«, bezw. eine weit gehende Autonomie bei der Entwicklung zuschreiben sollte.<sup>42)</sup> Es wäre das zwar nur ein

---

<sup>40)</sup> Die Natur verfährt da genau so wie ein Ingenieur, der z. B. eine Brücke zweckmässig für eine grössere Tragfähigkeit berechnet.

<sup>41)</sup> Es gibt da hochinteressante Probleme der Zweckmässigkeit, die sich nur durch die Annahme einer Automatie der Bausubstanzen erklären lassen. Ich verweise da z. B. auf die eigentümlichen hochkomplizierten Gehäuse der Appendicularien (LOHMANN, 1898, 1911). Es sind das Kutikulargebilde, die von gewissen Epithelzellen, den »Oicoblasten« angelegt werden, die sich jedoch sonst selbstständig weiter entwickeln. Die Fernwirkung der Zellen, mit der man da rechnen müsste, würde ans wunderliche grenzen. Man muss doch bedenken, dass solche Gebilde, wenn sie auch heute sehr schnell entstehen, doch das Resultat einer langen phylogenetischen Entwicklung vorstellen, bei der sich ihre Eigenschaften immer auf die Nachkommen vererben mussten, und wieder wäre es sehr unnatürlich, wenn man annehmen wollte, es haben sich da direkt nur die Eigenschaften des Epithels vererbt. Auch von den Bausubstanzen muss man doch annehmen, dass sie auf irgend welche Weise das Keimplasma beeinflussen.

<sup>42)</sup> Jetzt ohne Rücksicht darauf, ob in ihnen Plasma enthalten ist, oder nicht.

Beweis per analogiam, doch es lassen sich da auch weitere Betrachtungen anknüpfen.

Es ist bekannt, dass sich die Zellmembranen der Pflanzen nicht selbstständig entwickeln können, und man schliesst daraus, dass es das Protoplasma ist, welches sie bildet und bei der Entwicklung beherrscht. Nun kann man sich diese unleugbare Abhängigkeit von ihm auch anders erklären, und es wäre möglich, dass es sich da nur um die Ernährung vom Seiten des Protoplasmas handelt und um die Lieferung der Baustoffe, die doch von irgendeiner Seite der wachsenden Membran geliefert werden müssen. Auch die Bausubstanzen der Tiere müssen ja, wenigstens solange sie wachsen, ernährt werden, und auch hier geschieht dies in zahlreichen Fällen durch Vermittelung der Zellen — bzw. des Zellplasmas. So vor allem bei Kutikularsubstanzen, die auch an die pflanzlichen Zellmembranen am meisten erinnern. Sonst ist da jedenfalls auch eine direkte Ernährung durch die Körpersäfte möglich. Ganz selbstständig sind also auch sie nicht; eine Reihe von Stoffen kann für sie wohl nur im Zellplasma vorbereitet werden, und so kann man sich auch eine in einer künstlichen Kultur selbstständig wachsende tierische Kutikular- oder Grundsubstanz nicht vorstellen, da hier eben der Einfluss der Zellen und mit diesem jener der Zellkerne wegfällt. Auch das extrazelluläre Protoplasma der Tiere, ich meine das reine, noch nicht veränderte Plasma dieser Art, würde sich offenbar in einer solchen Kultur nicht länger am Leben erhalten, und es würde sich vor allem nicht weiter entwickeln können, wenn man es von den Zellen getrennt züchten wollte. Die Nährsubstanzen eines künstlichen Bodens können da vor allem die verschiedenen Zellkernstoffe<sup>43)</sup> nicht ersetzen, die für das Leben schliesslich unumgänglich notwendig sind und die auch das extrazelluläre Protoplasma braucht, wenn es sie auch nicht in jeder Partie von einem bestimmten Zellkern beziehen muss, und sie oft sogar nur durch Vermittelung der

---

<sup>43)</sup> Man muss nicht immer nur an ein »Zusammenwirken« des Kern- und des Zellplasmas denken.

Körpersäfte erhält.<sup>44)</sup> Man beobachtet ja schliesslich auch an Zellen selbst, dass sich die keinen Zellkern enthaltenden Teile nicht dauernd am Leben erhalten lassen, und dass sie, wenn sie sich auch länger erhalten, nicht fähig sind, weiter zu wachsen. Ohne dass man bestimmte Einflussphaeren der Zellkerne anzunehmen braucht, muss man daher eine gewisse Abhängigkeit der Plasmaarten von einander doch annehmen und ähnlich auch eine Abhängigkeit der Bausubstanzen von dem Plasma der Zellen. Die Selbstständigkeit, bezw. die Automatie bei der Entwicklung, von der wir oben bei verschiedenen Gelegenheiten sprachen, also jene des extrazellulären Protoplasmas überhaupt und jene der Bausubstanzen speziell, ist, wie man aus dem ersieht, was ich gerade da sagte, nicht absolut; das ist schliesslich ganz selbstverständlich. Ähnlich und in noch grösserer Abhängigkeit vom Zellplasma und von Zellkern (auf den die Botaniker besonders hinweisen) entwickelt sich offenbar, bei sonstiger Autonomie, die Zellmembran der Pflanzen. Auch sie stellt wohl nicht eine dem Plasma vollkommen fremdgewordene Sekretablagerung, es müssen da wenigstens gewisse Produkte der Protoplasmaumwandlung, mit enthalten sein, von denen ihr formatives Leben abhängt.

**Die Rheoplasmen der Tiere.** Neben dem reinen Protoplasma und den weichen und festen Bausubstanzen, von denen wir im Vorangehenden gesprochen haben, gibt es in höheren Organismen noch Flüssigkeiten verschiedener Art, die man beim Aufstellen einer Strukturtheorie schliesslich auch nicht vollkommen beiseite lassen kann. Die Pflanze, welche da wieder die einfacheren Verhältnisse zeigt, enthält Flüssigkeiten in den Zellen, als Zellsaft, und in den Interzellularen, im Tierkörper gibt es Flüssigkeiten in den Zellen — in Vakuolen — und in Interzellularlücken und das ganze Gewebe wird da von einer den Stoffwechsel besorgenden Gewebslymphe durchtränkt. Ausserdem gibt es im Metazoenkörper auf einer nur etwas höheren Stufe der Organisation besondere von festen Wänden umgrenzte Kanäle, in denen sich Flüssigkeiten besonderer Art, Lymphe und Blut bewegen.

<sup>44)</sup> Man könnte so von einer »inneren Sekretion« der Zellkerne sprechen.

Schon das Protoplasma enthält in seinen Lücken überall Flüssigkeit, die sich vom Hyaloplasma,<sup>44a)</sup> dem einem der zwei wichtigen Bestandteile des Protoplasmas (es gibt da ein Morpho- und ein Hyaloplasma) kaum unterscheiden lässt. In den Vakuolen sammelt sich diese wässerige eiweisshaltige Flüssigkeit, neben verschiedenen metaplasmatischen Protoplasmaprodukten und sie sammelt sich auch in den interzellularen Vakuolchen, die den Anfang der Bildung der kontinuierlichen Interzellularlücken vorstellen. Die Interzellularlücken sind wieder von einer eiweisshaltigen Flüssigkeit, hier spricht man schon von einer Gewebslymphe, ausgefüllt, und das Lymph-, bezw. das Gefässsystem ist schliesslich nichts anderes, als ein scharf umgrenztes Lückensystem, in dem sich Flüssigkeiten besonderer Art, die sich von den ersteren wieder nicht trennen lassen, bewegen.

Früher hielt man diese Flüssigkeiten, die — vor allem das Blutplasma — bekanntlich einen sehr komplizierten chemischen Bau aufweisen, die sich unter verschiedenen Umständen verschieden verhalten, und äusserst feine Reaktionen zeigen, und deren Eigenschaften bekanntlich, so, wie diejenigen der Zellen und der Grundsubstanzen vererbt werden, für »flüssige Grundsubstanzen«, und man stellte z. B. das Blut mit seinen Blutkörperchen in eine Reihe mit dem Bindegewebe, oder dem Knorpel. Dies ist heute, in Anbetracht der besseren Kenntnis der Grundsubstanzgenese, bei der gerade das Morphoplasma die Hauptrolle spielt, nicht möglich, doch man kann heute auf das Hyaloplasma hinweisen, auf die flüssige, richtiger dünnflüssige Phase des Protoplasmas, welche offenbar eine analoge Reihe von Veränderungen durchmachen kann, wie das Morphoplasma, und welches statt mit Bausekreten mit den bei innerer Sekretion entstehenden Nährsekreten versehen wird, und wieder kann man dieser Plasmaart, die sich bei der Fibrinbildung sogar wie zweckmässig benimmt, eine Art Leben zuschreiben. Für die alte, vor SCHWANNsche Biologie war das Blutplasma bekanntlich der wichtigste Repraesentant der lebenden Stoffe

---

<sup>44a)</sup> »Euchylema« von BÜTSCHLI, »Hygroplasma«, als Gegensatz zu »Stereoplasma« bei KASSOWITZ (1899, S. 142).

des Organismus und erst die Zellularbiologie hat es zu unterschätzen angefangen. Heute könnte man es vielleicht am passendsten als »Nährplasma« den »Bauplasmen« gegenüberstellen.<sup>45)</sup>

**Der Wert der Elementarbestandteile bei Pflanzen und Tieren.** Sollte man jetzt die bisherigen Ergebnisse unserer Betrachtungen über den Pflanzen- und den Tierkörper kurz zusammenfassen, kann man sagen, dass der Körper der höheren Pflanzen aus Zellen und aus Zellfusionen, diese sind nämlich das Wichtigste, zusammengesetzt ist, während man dagegen vom Metazoenkörper behaupten kann, dass er Zellen verschiedener Art und von verschiedenem Wert nur enthält, und zwar neben den ebenfalls sehr wichtigen Syncytien und den nicht in Elementarbestandteile, bzw. in Territorien zerteilten Partien. Daneben gibt es da auch »Fibrillen« als Elementarbestandteile der Gewebe, und schliesslich die Rheoplasmen der Lymphe und des Blutes, bzw. einer Haemolymphe, die gewissermassen, bei allem Unterschied, den im Pflanzenkörper strömenden Flüssigkeiten doch analog sind. Die Behauptung, nach der der Metazoenkörper aus Zellen »zusammengesetzt« sein sollte, ist daher in jeder Form (für die Mehrzahl der Fälle) unrichtig, und für den Begriff eines tierischen Gewebes sind die Zellen überhaupt nicht ausschlaggebend, wie es die bekannte Definition der »Gewebe« (die man in jedem Lehrbuch findet) behauptete. Es gibt auch zellfreie Gewebe, welche die Botanik überhaupt nicht kennt.<sup>45a)</sup>

Die Zellen, Zellfusionen und Syncytien sind »Elementarbestandteile« des Pflanzenkörpers, Elementarbestandteile

<sup>45)</sup> Auf die Vitalität des Blutplasmas, das man wieder von den anderen Plasmaarten nicht trennen kann, wird neuestens z. B. von RETTERER (1914) hingewiesen. Ich selbst habe schon 1911 in meiner Übersicht der verschiedenen Plasmaarten die »Rheoplasmen« in einem ähnlichen Sinne erwähnt. — Besser würde für sie jedenfalls der leider schon — in der Botanik z. B. — vergebene Namen »Trophoplasmen« passen. Der Terminus »Rheoplasma«, den ich 1911 wählte, ist nämlich nicht für alle Fälle gut zutreffend.

<sup>45a)</sup> Diese kennt dagegen Gewebe, die aus Zellen, deren Protoplasten abgestorben sind, bestehen.

in wahren Sinne des Wortes, da hier das übrige, ich meine die Mittellamellen und die Kutikula, eine ganz untergeordnete Bedeutung hat. Dem gegenüber haben im Körper eines erwachsenen höheren Metazoons diejenigen Teile, die ich da immer noch mit dem alten Namen »Elementarbestandteile« bezeichne, eine viel geringere Bedeutung. Die Massen und die Netze verschiedener Art sind da ebenfalls wichtig und lassen sich nicht unterschätzen. Alle Bestrebungen den Tierkörper ähnlich auf grössere mikroskopische Teile zu zerlegen, wie etwa der Chemiker seine Stoffe auf Molekule und Atome zerlegt, haben sich als verfehlt ergeben.

Man sollte jetzt fragen, ob es da nicht wenigstens kleinere Teilchen im Protoplasma, dem der Zellen, Syncytien, Symplasmen usw., gibt, denen man die Rolle von »Elementarbestandteilen« niederen Grades, als es die Zellen sind (Vergl. SCHAXEL, 1915, S. 290 ff.), zuschreiben könnte. Bestandteile, durch deren Zusammenwirken man vielleicht, im Sinne der sehr beliebten Theorie, das Leben erklären könnte, so wie man es früher durch das Zusammenwirken der Zellen oder der Energiden erklären wollte. Wieder muss man, mit M. HEIDENHAIN, der die »histologischen« Bausteintheorien jeglicher Art für unhaltbar hält, antworten, dass es nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft sichtbare Teile dieser Art nicht gibt. Die Bioblastenlehre ALTMANN'S hat sich bekanntlich nicht bewährt und die Plastosomen, die man manchmal in einem ähnlichen Zusammenhange nennt, haben eine ganz andere Bedeutung. Diese sowohl bei Pflanzen, wie bei Tieren vorkommenden Gebilde, befinden sich nur im indifferenten Protoplasma der Zellen, sie fehlen (in dieser Form wenigstens) dem Zellkern und fehlen dem Exoplasma, hiemit auch den Bausubstanzen, und so kann man sie nur für spezielle, allgemein verbreitete Organoide des weichen ursprünglichen Protoplasmas, nicht dagegen für Elementarbestandteile des Plasmas im weiteren Sinne des Wortes halten. Wenn man da also sichtbare, das ist mikroskopische Elementarteilchen dieser Art nicht nachweisen könne, ist es dagegen möglich, dass das Protoplasma aus unsichtbaren Teilchen, »Protomeren«, wie wir sie z. B. mit M. HEIDENHAIN nennen könnten, »Micellen« nach NÄGELI, zusammengesetzt ist, doch immer muss noch etwas

anderes, ein Dispersionsmittel, dabei sein, was sie zusammenhält, und man kann sich bei der verschiedenen Festigkeit der aus Protoplasma bestehenden Teile nicht vorstellen, dass diese Protomeren überall gleich nahe an einander liegen würden. Das flüssige Hyaloplasma müsste z. B. weiter von einander liegende Teilchen dieser Art enthalten, im gelartigen Morphoplasma würden sie näher an einander liegen und ebenfalls nahe an einander im festen Exoplasma, das hauptsächlich aus Morphoplasma besteht. Besonders dicht an einander würden sie sich schliesslich in den Faserstrukturen verschiedener Art, den Myofibrillen z. B., den Flimmercilien, Tonofibrillen usw. befinden. Besonders die Eigenschaften solcher Faserstrukturen hat man ja immer durch die Annahme solcher Protomeren sehr gut erklärt, und dies ist der eigentliche Stützpunkt der Hypothese, der ich mich schliesslich auch anschliesse. Sie erklärt vorzüglich gewisse festere Formationen des Plasmas, sie erklärt jedoch nicht das Leben. Ich selbst kann mir die »Protomeren« nicht als gleichwertige Teilchen, als lebende »Protoplasmanmoleküle« vorstellen, sondern ich nehme an, dass sie sehr verschiedene Bedeutung haben, und gewiss gibt es auch nicht lebende unter ihnen, so, wie es solche auch unter den mikroskopischen Granulen gibt. Das Leben ist offenbar nicht an eine bestimmte chemische Substanz und nicht an eine bestimmte Form gebunden, sondern es wird durch das Zusammenwirken verschiedener Substanzen und Teilchen des »Protoplasmas« bedingt. In dieser Beziehung haben uns also die Resultate der mikroskopischen Forschung nicht befriedigt.

Ich sprach oben von »Elementarbestandteilen« des Tierkörpers, nun will ich darauf aufmerksam machen, dass sich in der Praxis dasjenige, was ich da mit diesem Namen, von ohnehin problematischem Werte, bezeichnet habe, nicht immer gut definieren, bezw. erkennen lässt. Sogar beim Unterscheiden der Zellen gibt es da Schwierigkeiten und desto grössere beim Definieren der Fibrillen.

Erstens die Zellen: Darüber, dass man die Grenzen nackter Zellen, der Protoplasten, in jenen Fällen, in denen sie Bestandteile netzartiger Gewebe vorstellen, nicht erkennen kann, sprach ich schon früher und ich sagte da auch,

dass sich eine scharfe Grenze zwischen dem, was Zelle und was extrazellulär, was Zelle und was ein Symplasma ist, nicht führen lässt. Hier habe ich diese Schwierigkeiten beim Beurteilen der Zellen nicht im Sinne, sondern jene, die durch die Umwandlung des Plasmas in seine festere, kompaktere Art, das Exoplasma, bedingt werden. In der Regel kann man Zellen, die von Pellikulen, Membranen oder Krusten (Autoxoplasmen verschiedener Art) begrenzt sind, von einander und von ihrer Umgebung sehr gut unterscheiden, doch die zur Zelle zugehörigen Exoplasmaschichten können, wie wir wissen, mit einander oder mit der Umgebung verschmelzen, so dass sich dann nur das Endoplasma, als ein selbstständiger, scharf umgrenzter »Elementarbestandteil«, als eine »Endoplasmazelle«, im Gewebe erhält. Die ursprünglichen Zellgrenzen lassen sich dann nicht mehr erkennen. Solche Fälle sind unter den Grundsubstanzgeweben äusserst zahlreich, und ich machte (wie eigentlich früher schon F. C. HANSEN 1899) vor Jahren (1903) darauf aufmerksam, dass der Wert dessen, was man in der Histologie mit dem Namen »Zelle« bezeichnet, ein sehr verschiedener sein kann. Die Knorpelzelle, zu der sich das mit der Umgebung oft ganz verschmolzene Exoplasma — Knorpelkapsel, nicht gut zurechnen lässt, ist offenbar etwas ganz anderes, als eine Epidermiszelle, deren dickes, aussen scharf umgrenztes Exoplasma, doch ein jeder mit zu der Zelle rechnet (dies um so eher, da es in diesem Falle vom Endoplasma nicht immer scharf abgegrenzt sein muss). Ein sog. »Fibroblast« des embryonalen Bindegewebes, zu dem, als sein, gegen die Umgebung wieder nicht scharf umgrenzter »Produkt«, eine gewisse Partie von Grundsubstanz zugehört (richtiger zugehören kann, da die Beziehungen der Zellen und der Grundsubstanzen sehr verschieden sind), ist etwas ganz anderes, als ein Leukocyt, der nur den Wert einer selbstständig gewordenen Endoplasmazelle hat. Ähnlich stellen auch die Ganglienzellen mit Rücksicht auf die Gliazellen und das ganze Gliagerüst des embryonalen Markes nur Endoplasmazellen vor, die sich in einer ganz anderen Richtung als das übrige Gewebe entwickeln. Eine Muskelzelle des glatten Muskelgewebes ist etwas anderes, als eine daneben liegende kleine Bindegewebszelle usw. — Solche Unter-

schiede und solche Schwierigkeiten beim Definieren der Zellen kennt die Botanik, die mit im grossen und ganzen gleichwertigen Zellen zu tun hat, bekanntlich nicht; nur beim Beurteilen von grössere Anzahl von Zellkernen enthaltenden Elementen, kann man da in Verlegenheit kommen.

Auch sonst sind die tierischen »Zellen« ungleichwertig. Bei der Pflanze stammen selbstverständlich alle Zellen, wörtlich so, wie es in dem bekannten VIRCHOWSchen Spruche »omnis cellula a cellula« heisst, von einander, und schliesslich von der Eizelle, den Zellen einer Knospe usw. Dem gegenüber kann man nicht von einer jeden tierischen Zelle mit Sicherheit behaupten, dass sie als Ganzes, das ist mit ihrem ganzen Zellkörper, in direkter Reihe von den Furchungszellen und schliesslich von der Eizelle (bei dieser Art der Fortpflanzung) abstammen würde. Tierische Zellen können sich »reduzieren« und sie können ihre Körper wieder aus ganz kleinen »Zellrudimenten«, die manchmal den Anschein haben, als ob es sich da um blosse Zellkerne handeln würde, »regenerieren«, sie können somit aus verschiedenen Perioden der Zellbildung stammen.<sup>47)</sup> Es handelt sich da zum Teil um Vorgänge, die schon SCHWANN beobachtete und in seiner bekannten Theorie der Cytogenese verwertete, die man jedoch seit der Zeit vollkommen ignorierte.

Gleich am Anfang, bei der Furchung, können die »Zellen«, als solche, ganz vermisst werden, und zwar geschieht dies bei der sog. »superfizialen Furchung«, wo sich anfangs nur die Zellkerne vermehren, und wo man die Zellen wieder erst dann zu sehen bekommt, nachdem sich die Zellkerne an der Peripherie des Keimes zu ordnen anfangen. Erst jetzt erscheinen da Scheidewände zwischen den die Zellkerne umgebenden Plasmabezirken, und so sind die ersten Zellen des Embryo wirklich »sekundäre Differenzierungsprodukte einer vielkernigen Plasmamasse«, wie neuestens RÖHDE, gerade mit Rücksicht auf diese Fälle, bemerkt. Die Zellkerne stammen selbst-

---

<sup>47)</sup> Vergl. meine Abhandlung über »Zellreduktion und Zellregeneration«. Biologické listy, Jg. III. 1914. Ausführlich berichte ich über dieses Thema in einer grösseren Abhandlung, die sich derzeit im Drucke befindet.

verständlich in direkter Reihe von dem Eikern ab, und sie sind es wohl, die an die Peripherie des Keimes angelangt, die partielle Teilung seiner Substanz verursachen. Dasselbe sieht man oft auch an dem anderen Ende der Entwicklungsreihe, bei der Genese der Geschlechtszellen in der Gonade. Gerade die Gonade, in der man doch einen sehr streng durchgeführten zellulären Bau erwarten sollte, ist nämlich in sehr zahlreichen Fällen bei ihrer Entwicklung symplasmatisch und die Geschlechtszellen bilden sich in ihr durch *Abgrenzung* des Plasmas oder durch Neubildung des Cytoplasmas an der Oberfläche der Zellkerne bzw. der Zellrudimente.

Besonders verbreitet sind solche Fälle in den Geweben der Mesenchymreihe. Das ursprüngliche symplasmatische, oder aus nackten Zellen und einem extrazellulären Protoplasmanetz bestehende Gewebe, bildet zahlreiche Bindegewebsfibrillen und es ändert sich auf die oben schon geschilderte Weise partiell in Grundsubstanz um. An diesen Prozessen beteiligen sich vielfach die Zellkörper und es kann dabei das gesamte Cytoplasma derselben so verbraucht werden, dass am Ende von ihnen nur nackte »Grundsubstanzkerne« übrig bleiben, wenn es da an der Zellkernoberfläche nicht zur Bildung von neuem Protoplasma kommen würde. Oft bilden sich da aus den Zellrudimenten, durch die »cytoplastische Tätigkeit« der Zellkerne und, wie ich annehme, durch die Tätigkeit der in der Nähe der Zellkerne sich erhaltenden Zentriolen, auf einmal vollkommen neue »Grundsubstanzzellen«, von ganz anderer Gestalt, als diejenigen waren, die sich da früher befanden.<sup>48)</sup> Das symplasmatische oder symplasmatisch werdende Gewebe wird auf diese Weise auf einmal wieder »zellhaltig«. In anderen symplasmatischen Geweben kann es nur zur Bildung von Scheidewänden in der zusammenhängenden Plasmamasse kommen, und in diesem Falle bildet dann das alte Plasma die Körper der neuen Zellen. Eine ganz besondere Art der Zellbildung beobachtet man schliesslich manchmal in quergestreiften Muskelfasern, wo schon ältere Autoren in den Sarkoplasmaan-

<sup>48)</sup> Vergl. Anatom. Anzeiger, 39, 1911. S. 231. 40, 1912. S. 57. 45, 1914. S. 433.

häufungen in der Umgebung der Zellkerne »Zellen« erblickten.<sup>49)</sup> In embryonalen und dauernd sarkoplasmareichen Muskelfasern liegen die Zellkerne direkt im Sarkoplasma, welches im Muskel überall zusammenhängt und besondere Sarkoplasmaanhäufungen in der Umgebung der Zellkerne gibt es da entweder nicht, oder es sind da solche wenigstens nicht scharf begrenzt. In sarkoplasmaarmen Muskeln, wo sich zwischen den Myofibrillen bzw. den Muskelsäulchen nur eine Art Muskelgerüst erhält, kann sich das Sarkoplasma in der unmittelbaren Nähe der Zellkerne in der Form der bekannten »Muskelkörperchen« anhäufen, und man kann [BALDWIN, 1914<sup>49a)</sup>], sogar auch eine Art Zellmembran an der Oberfläche dieser Gebilde beobachten. Das würde schon genügen, dass man diese Gebilde mit dem Namen der »Zellen« bezeichnet, aber man findet daneben auch, dass sich diese Gebilde bei den Teilungen der Zellkerne genau so verhalten, wie anderswo wirkliche, d. i. primäre Zellen. Ich selbst beobachtete dies in den lateralen Rumpfmuskeln von *Amphioxus*, die als Ganzes zwar symplasmatisch sind, die jedoch daneben auch gerade solche Muskelkörperchen enthalten.<sup>49b)</sup> Hier teilt sich nach der Teilung des Zellkernes auch das »Muskelkörperchen« und zwar erscheint da zuerst eine enge Lücke, welche die beiden Tochterzellen von einander trennt. Im Herzmuskel beobachtete ganz ähnliche Erscheinungen vor einigen Jahren SCHOCKAERT [1909<sup>49c)</sup>] und so findet die BALDWINsche Lehre auch in diesen Befunden eine wirkliche Stütze. Selbstverständlich ändert dies nichts an unserer ursprünglichen Auffassung der Muskelfasern bzw. der Myomeren (*Amphioxus*); es sind das eben Syncytien oder Symplasmen, deren Zellkerne unter Umständen in ihrer Umgebung Zellkörper bilden können. Nach meiner Überzeugung kann man einen Schlüssel zum Verständnis vieler von diesen Vorgängen, auf die ich nächstens auch an einer anderen Stelle näher eingehen werde, in dem Verhalten der epider-

<sup>49)</sup> Vergl. MAX SCHULTZE, Arch. Anat. u. Phys. 1861.

<sup>49a)</sup> Zeitschr. f. allg. Physiologie 14, 1913.

<sup>49b)</sup> Vergl. Biolog. listy 5, 1916, S. 65.

<sup>49c)</sup> Arch. de biologie 14, 1908.

moiden Chordazellen von *Belone acus* erblicken.<sup>50)</sup> Hier kann man sehr gut verfolgen, wie sich aus kleinen Anfängen inmitten einer Mutterzelle, also in wahren Sinne des Wortes »endogen«, der Körper einer endoplasmatischen Tochterzelle, bildet, und man kann voraussetzen, dass solche Prozesse auch sonst, besonders unter pathologischen Bedingungen, bei der Entzündung z. B., eine grosse Rolle spielen. (Vergl. die Lehre von GRAWITZ und neuestens TRÝB, *Dermat. Woch.* 62, 1916.)

Alles dies beweist also, dass sich mit Rücksicht auf die Metazoen der Grundsatz »omnis cellula a cellula« in der Zoologie nicht ganz wörtlich anwenden lässt, es wäre jedoch auf der anderen Seite etwas übertrieben, wenn man behaupten wollte, dass »alle Gewebszellen histogenetisch aus vielkernigen Plasmodien« hervorgehen.<sup>51)</sup> In vielen, und sogar den meisten Fällen vermehren sich auch die Metazoenzellen ganz regelmässig, von der Eizelle angefangen, bis zu den fertigen Gewebszellen, und es gilt dies vor allem von den Epithelien, welche auch hier das primitivere Verhalten zeigen. Ich selbst habe mich mit diesem Thema bei meinen Untersuchungen über die Epidermis der Wirbeltiere<sup>52)</sup> speziell beschäftigt, und ich fand in diesem Falle überall einen schematischen Zellaufbau, und abgesehen von wenigen Ausnahmen, vom Anfang bis zum Ende, und doch könnte gerade hier ein symplasmatischer Bau des Gewebes den zellulären ganz gut ersetzen. Auch bei der Furchung, der Keimblätterbildung und der Organbildung gehört die ganz regelmässige Vermehrung der Zellen und die Erhaltung des Zellenbaues zur Regel, und so kann man sich, wie ich damals schon sagte, des Gedankens nicht erwehren, dass die Tendenz der Zellenbildung etwas Primäres vorstellt.

Jetzt noch einige Worte über die Fibrillen als Elementarbestandteile der tierischen Gewebe. Hier sind die Schwierigkeiten, mit denen man beim Anerkennen derselben als »Elementarbestandteile« kämpfen muss, bedeutend grösser, und eben deshalb konnte man sich früher zu einer solchen

<sup>50)</sup> *Anatom. Anzeiger*, 45. 1914.

<sup>51)</sup> ROHDE, 1915. S. 150.

<sup>52)</sup> *Anatom. Hefte*, 39, 1909. S. 210.

Anerkennung ihres Wertes kaum entschliessen. Es gibt Fibrillenbildungen, die sich nur auf den Bereich einer einzelnen Zelle, oder nur auf einen Teil einer solchen beschränken, so z. B. die Wimperwurzeln der Flimmerzellen, daneben wieder solche, die durch grosse Partien eines Gewebes, und sogar, wie man es von denen des embryonalen Mesostromas und Mesenchyms behaupten kann, durch den ganzen Körper hindurch verlaufen und so ein embryonales Skelett (»Tonoskelet«) des ganzen Metazoenkörpers bilden.<sup>53)</sup> Nur solche Gewebs- oder »Baufibrillen«, die an Praeparaten oft auffallender sind, als die Zellen, interessieren uns natürlich an dieser Stelle. Abgesehen davon, lässt es sich sehr schwer bestimmen, wo man die eigentlichen Anfänge der Fibrillenbildung suchen sollte. Ich selbst nehme mit HEIDENHAIN an, dass sie sich aus Morphoplasmastrukturen entwickeln, doch gerade da kann man anfangs nicht erkennen, wo man noch mit einer Plasmastruktur, bzw. (im Mesostroma) mit einer Protoplasmatrabekele, und wo man schon mit einer selbstständigen Fibrille zu tun hat.<sup>53b)</sup>

Weiter kann man, wie wieder HEIDENHAIN ganz richtig bemerkt, nicht bestimmen, was eigentlich eine elementare Fibrille, eine elementare Myofibrille, oder Bindegewebsfibrille ist. Dasjenige, was wir für Fibrillen halten, sind, wie er bemerkt, vielfach nur feine Bündel von überaus feinen Fibrillen, solchen, die wir noch mit der Hilfe des Mikroskopes unterscheiden können, und es spricht alles dafür, dass es da noch feinere gibt, solche, die wir schon nicht mehr sehen können. Das Verhalten der Flimmerzilien bei ihren Bewegungen beweist z. B. ganz bestimmt, dass es keine elementare Gebilde sein können, und doch lässt sich in ihnen bei ihrer Dünne mit unseren optischen Hilfsmitteln keine weitere Zusammensetzung entdecken. Die letzten Bestandteile der Fibrillen sind nach HEIDENHAIN metamikroskopisch,

---

<sup>53)</sup> Vergl. meine Abh. in *Biolog. listy* III. 1914, S. 257. Hier beschreibe ich solche Fibrillengerüste aus der Schwanzflosse und dem Subcutangewebe der Anurenlarven.

<sup>53b)</sup> Die Plastosomenlehre von MEVES u. A., welche die Fibrillenbildung anders erklärt, und der ich mich nicht anschliessen kann, erwähnte ich bereits oben. (S. 59.)

und die Fibrillenbildung ist nur der Ausdruck für eine besondere Anordnung des unveränderten, oder, dies meistens, des veränderten Protoplasmas.

Will man die Fibrillen für Elementarbestandteile der Gewebe halten, und diesen Wert haben sie ganz deutlich in den »fibrillären« Geweben, muss man sich alle diese Umstände vergegenwärtigen. Es handelt sich da wirklich um keine scharf umgrenzte Gebilde, und ebenso gut kann man da die Fibrillenbündel, bezw. (im Muskel) »Säulchen«, für Elementarbestandteile der Gewebe halten. Dass auch die Fibrillen leben und sich vermehren, wird heute, wie ich anderswo schon sagte, allgemein anerkannt. Auch die Fibrillen können später, bei den Veränderungen der Gewebe zugrundegehen, bezw. im Protoplasma aufgelöst werden, und es bilden sich dann unter Umständen solche wieder von neuem, eventuell in einer anderen Anordnung. Auch die Fibrillen, die man im Gewebe sieht, können daher verschiedenen Perioden der Fibrillenbildung angehören.

Aus dem, was ich im Vorgehenden sagte, geht soviel hervor, dass die Verhältnisse im Metazoenkörper, dem eines höheren Metazoon nämlich, ich habe da speziell den Wirbeltierkörper im Sinne, unvergleichbar komplizierter sind, als jene im Pflanzenkörper. Das Protoplasma verlässt da sehr leicht die ursprüngliche Form der Zelle, es hängt überall zusammen, es bildet verschiedene Gebilde, Massen und Strukturen, und beinahe wäre man in Anbetracht der Veränderungen, zu denen es da bei der Entwicklung des Körpers und der Gewebe kommt, geneigt, nur die Zellkerne, die man da immer sieht, für »das Beharrende im Wandel der Erscheinungen« zu halten. Dieser Gedanke hat nach meiner Überzeugung wirklich etwas an sich. Nur die Zellkerne bleiben nämlich bei der Entwicklung von Zellen über Symplasmen zu neuen Zellen, und bei anderen Prozessen, als solche an ihrer Stelle; immer sind sie da — im sog. »ruhenden Zustande« — scharf umgrenzt, und erhalten sich als solche auch dann, nachdem sich in ihrer Umgebung alles ändert. Jedenfalls ist auch diese Beständigkeit der Zellkerne sehr bedingt. Es kommt in ihnen fortwährend zu chemischen Veränderungen und ausserdem darf man die weitgehenden

Veränderungen nicht vergessen, die die Zellkerne jedesmal bei den Karyokinesen durchzumachen haben. Es bleibt dann wirklich nur das »Protoplasma« übrig, als eine Substanz, die sich fortwährend erneuert und auf die mannigfaltigste Weise, so wie es die Funktion verlangt, vom Karyoplasma bis zum Exoplasma, bzw. Bauplasma, ändern kann.<sup>54)</sup> Am Körper der höheren Metazoen können wir demonstrieren, wie grosser Veränderungen das Protoplasma überhaupt fähig ist, an dem der höheren Pflanzen, wie es sich in ein bestimmtes Schema fügen lässt, das von ihm dann kaum verlassen wird.

**Tier und Pflanze als Ganzes.** Es ist jetzt klar, dass sich mit Rücksicht auf den Metazoenkörper die bisherige, bis auf SCHWANN zurückgehende Auffassung, nach der »der gesamte Lebensprozess eines zusammengesetzten Organismus nur das höchst verwickelte Resultat der einzelnen Lebensprozesse seiner zahlreichen, verschieden funktionierenden Zellen« sein sollte, nicht mehr halten lässt, oder man darf wenigstens dasjenige, was im vorangehenden, O. HERTWIGS Biologie (1912) entnommenen Satze, gesagt wird, mit Rücksicht auf den fertigen Körper vieler Metazoen nicht ganz wörtlich nehmen. Ebenfalls kann künftig niemand behaupten, dass die Zelle »dasjenige Element« wäre, »welches aller lebendigen Substanz zugrundeliegt,« wie man noch unlängst sagte (VERWORN). Die physiologischen Konsequenzen der Zellulartheorie, auf die man seit jeher den grössten Nachdruck legte, sind mit Rücksicht auf den Metazoenkörper unrichtig. Das Plasma lässt sich nicht in, den Zellkernen entsprechende Territorien zerteilen, es kümmert sich nicht besonders um die Zellkerne, wenn es sich auch, wie ich unlängst sagte, ohne dieselben nicht am Leben erhalten kann. Es gibt da grosse zellkernfreie lebende Bezirke, und so erweist sich auch die Energidenlehre von SACHS als unhaltbar. Gerade die Physiologen haben sich seinerzeit gegen die Einführung des Gedankens der Bausteinthorie auf das Gebiet ihrer Wissenschaft verwahrt, indem sie sagten, dass

---

<sup>54)</sup> Einen Versuch einer Theorie dieser »Plasmogenese« veröffentlichte ich später an anderer Stelle.

man mit dem Begriffe der Zelle beim Erklären der Organfunktionen nicht viel anfangen kann (SCHENK 1899 gegen VERWORN), und jetzt kommen auch die Morphologen (HEIDENHAIN 1907, ROHDE 1908, 1914, 1915, SCHLATER 1911, GURWITSCH 1913, ERNST 1915 u. A.) an die Reihe, nachdem sich gerade aus ihrer Reihe schon vor vielen Jahren einzelne (RAUBER 1883, SEDGWICK 1888, 1892, WHITMANN 1893, DELAGE 1896) dagegen ausgesprochen haben, dass die Zelle bei der Genese und den Funktionen des Metazoenkörpers ausschlaggebend sein könnte — jedenfalls dachte man damals an die Symplassen, während wir heute viel passender an das extrazelluläre Protoplasma hinweisen können. Auch die Entwicklungsmechaniker weisen schon seit längerer Zeit darauf hin, dass ihre Versuche besonders deutlich dafür sprechen, dass die Teile dem Ganzen untergeordnet sind (DRIESCH u. A.), und auch sie können somit nicht in der Zelle das Formbestimmende zu erblicken. Eine auf die allgemeinen Gesetze der Formbildung und bei der Funktion Nachdruck legende »Einheitslehre«, wie man es vielleicht nennen könnte, verdrängt also an der ganzen Linie die alte »Plastiden-« und »Bausteinlehre« VIRCHOWS und HAECKELS. — Es ist klar, dass man im Tierkörper eigentlich beides, das Ganze und die Teile berücksichtigen muss<sup>55</sup>), beide sind gegenseitig von einander abhängig, doch unter den Teilen des fertigen Körpers darf man einerseits die Zellen nicht allein verstehen, andererseits enthält eine solche Lehre schon die Anerkennung der »übergeordneten Kräfte«. Man muss sich unter den »Teilen« in letzter Reihe sogar die Protomeren des Protoplasmas vorstellen, und so wird die alte Plastidenlehre auch auf diese Weise durch eine ganz andere ersetzt.

Wieder muss man jetzt fragen, ob das, was wir da vom Metazoenkörper sagten, auch für den Körper einer vielzelligen Pflanze Giltigkeit hat, oder ob man wenigstens diese, da ihr Körper wirklich aus Zellen zusammengesetzt ist, für eine »Zellenrepublik« — um da einen sehr beliebten Termin der Zellularbiologie zu benützen — halten könnte. Was dies

<sup>55</sup>) Vergl. O. HERTWIG, 1916. S. 157.

betrifft, so wissen wir bereits, dass alle Protoplasten der Pflanzen unter einander mittelst der Plasmodiesmen zusammenhängen, so dass die Pflanze auch dann, wenn man von den höchstens bei ihrer Entwicklung und nur »formativ« lebenden Zellmembranen absieht, ein zusammenhängendes Ganzes vorstellt. Auf diesen Umstand und auf die Einigkeit des Pflanzenkörpers überhaupt, hat z. B. A. MEYER (1896) hingewiesen, und man kann schon mit Rücksicht auf diese Kontinuität des Plasmas die Zellen für dem Ganzen unterordnete Teile halten und mit DE BARY (1879) sagen, dass »die Pflanze die Zellen bildet und nicht die Zelle die Pflanzen« — auch SACHS (1882) und RUSSOW müssen da genannt werden. In der Tat ist es sehr wenig wahrscheinlich, dass es da zwischen der Pflanze und dem Metazoon einen prinzipiellen Unterschied geben könnte, in dem Sinne, dass die erstere einen Plastidenstaat, das andere dagegen ein von »Dominanten«<sup>56)</sup> beherrschtes Ganzes vorstellen würde; das Verhalten beider bei der Genese, der Entwicklung, dem weiteren Leben und bei der Regeneration ist doch dasselbe. Jedenfalls kann man auch da behaupten, dass das Leben des Ganzen zugleich ein Resultat des Lebens der Teile, hier sind es wirklich die Zellen, vorstellt, doch es ist überhaupt schwer sich ein Ganzes vorzustellen, ohne dabei auch an die Teile zu denken. — Schon SCHLEIDEN (1838) sagt ja: »Jede Zelle führt ein zweifaches Leben, ein selbständiges, nur ihrer eigenen Entwicklung angehöriges und ein anderes, mittelbares, insofern sie integrierender Teil einer Pflanze geworden.«

Beim Beurteilen der Rolle der pflanzlichen Zellen kann man auch jetzt, so wie es Viele schon früher<sup>56b)</sup> — zuletzt z. B. LIDFORSS (1915), taten, auf die »acellulären« Pflanzen, die sog. »Coeloblasten« hinweisen, die man früher oft umgekehrt für hochdifferenzierte Zellen hielt, und an denen man demonstrieren wollte, wie kompliziert gebaut eine einzelne selbstständig lebende Zelle sein kann (HENNEGUY, 1896, z. B.). Es handelt sich um die vielgenannten Si-

<sup>56)</sup> Ich benütze da einen Terminus von J. REINKE.

<sup>56b)</sup> Zuerst v. SACHS, 1878, 1882.

phoneen, Caulerpa, Codium, Udotea, Vaucheria usw., Algen mit zum Teil relativ sehr hoch differenziertem Körper, die mit anderen zellulär differenzierten Algen<sup>o</sup> verwandt sind. Sie enthalten keine Zellen, sondern ihr Körper — ich habe da die Caulerpa im Sinne — stellt einen aus Zellmembransubstanz bestehenden Sack vor, der auf der einen Seite rhi-zoidartige Auswüchse, auf der anderen blattartige Teile bildet. Im Inneren des Sackes befindet sich das nicht weiter differenzierte Protoplasma mit zahlreichen kleinen Zellkernen. Als Erinnerung an den ehemaligen Zellbau des Ganzen, so kann man es vielleicht auffassen, gibt es da besondere Trabekeln aus Zellmembransubstanz, die von der inneren Oberfläche der äusseren Wand des Sackes ausgehen und zur Festigung des Ganzen beitragen. Der Fall der Caulerpa beweist, dass sich auch relativ hoch differenzierte Pflanzen ohne Mithilfe von Zellen und ohne Zellendifferenzierung entwickeln und am Leben erhalten können, und es gibt Umstände, welche dafür sprechen, dass man ihr Leben auch nicht im Sinne der gerade hier zuerst angewendeten »Energidentheorie« (v. SACHS) deuten kann. Die bei Strömungen des Plasmas ihren Platz ändernden, sich gruppierenden, und keine bestimmtere Beziehungen zur Anordnung des Plasmas zeigenden Kerne (BERTHOLD — nach KOELLIKER, 1897, zitiert), haben da wohl kein Bestreben bestimmte Bezirke des Protoplasmas zu beherrschen, wie man anfangs dachte. Ganz bestimmt lebt der Körper einer Siphonee als Ganzes, und wenn man ihn kennt, kann man sich sogar auch eine höhere Pflanze mit einem ähnlichen Bau vorstellen, bezw. sich vorzustellen, dass eine Caulerpa unter Umständen eine noch höhere Differenzierung erlangen könnte. Eigentümlich ist es jedenfalls, dass sich sonst, bei typischen vielzelligen Pflanzen, das Protoplasma so regelmässig bei der Entwicklung an die Zellulosekammerchen verteilt und dass man da die für Metazoen so charakteristischen zusammenhängenden Protoplasamassen fast vermisst. Es ist das in erster Reihe wohl die Monotonie der Funktionen, welche es zulässt, dass sich bei der Pflanze wirklich fast alles in der Zelle abspielen kann, dann der oben schon erwähnte Umstand, dass die Form der Zellen mit Rücksicht auf das Chemische der

Lebensprozesse und auf das Mechanische, so vorteilhaft ist. Auch die Resultate der Regenerationsversuche beweisen im Pflanzenreich wieder, dass man da mit das Ganze beherrschenden »Kräften« zu tun hat, und auch auf diesen Umstand hat man vielfach schon in einem ähnlichen Zusammenhang hingewiesen. Anerkennt man, wie ich es zu tun geneigt bin, auch die Vitalität der Zellmembranen bei ihrer Genese, ist jedenfalls die Analogie des Pflanzen- und des Tierkörpers noch vollständiger, vollkommen ist sie natürlich niemals.

Durch die soeben besprochene Einschränkung der Geltung der Zellulartheorie, hat diese gewiss viel von ihrem Wert eingebüsst, doch, nach meiner Überzeugung nicht so viel, dass man sie jetzt als eine biologische Lehre überhaupt fallen lassen und durch eine Protoplasma- oder Symplasmalehre ersetzen sollte. Darauf will ich im Nachfolgenden hinweisen, und ich versuche da zu zeigen, dass man die »Zelle« nicht nur für die einfachste Form, in der die lebende Substanz auf unserer Erde erscheint, halten muss, was schliesslich heute niemand bestreiten kann, wie auch für das Primäre bei der Genese des vielzelligen Organismus und dessen Gewebe, was bekanntlich für den Metazoenkörper mehrmals, und gerade jetzt wieder von ROHDE (1915) bestritten wurde.

**Protophyta — Metaphyta, Protozoa — Metazoa.** Die Annahme, dass die Zelle das Primäre bei der Entwicklung des Organismus und seiner Gewebe vorstellt, bildete seit jeher die zweite Komponente der Zellentheorie, neben der oben besprochenen, heute in ihrer ursprünglichen Form nicht mehr haltbaren Lehre von den Zellen als den Elementarorganismen d. i. Plastiden, Bausteinen. Schon SCHWANN legte darauf Nachdruck, und nach der Überwindung seiner Cytoblastemlehre gewann die Sache eine noch grössere Bedeutung, besonders dann, nachdem man angefangen hatte (HAECKEL, 1866) die Zelle auch im Sinne der Deszendenztheorie für das Primäre zu halten.

Die Natur bedient sich, wie zahllose Fälle zeigen, mit besonderer Vorliebe der Form der Zelle, auch da, wo es, nach unserer Einsicht gut möglich wäre ohne sie auszu-

kommen, und in beiden Naturreichen finden wir den Unterschied der »Einzelligkeit« und der »Vielzelligkeit«. Eine der wichtigsten Fragen, die sich jetzt einstellen, ist diejenige, wie verhalten sich die Zellen der vielzelligen Organismen zu jenen Zellen, die als einzellige Organismen in der Natur vorkommen. Wenn wir dieselbe Frage im Sinne der Deszendenztheorie formulieren: wie hat sich der vielzellige Organismus aus dem einzelligen entwickelt. Sind die Zellen der »Vielzelligen« sekundäre Differenzierungen, oder verdanken sie ihre Entstehung der direkten Vervielfältigung der ursprünglichen Form der Zelle. Dieses Thema wurde schon vielfach besprochen, und nur deshalb, da darauf neuestens wieder hingewiesen wurde (ROHDE), muss ich es auch hier berühren.

Was das Pflanzenreich betrifft, so verursacht hier die Beantwortung der Frage, bekanntlich keine grosse Schwierigkeiten. Die einfachsten Lebensformen sind da ganz deutlich Protoplastmklümpchen mit mehr oder weniger deutlichem Zellkern (oder wenigstens Kernsubstanzen) und mit einer Zellmembran, also »Zellen«. Es gibt verschiedene Formen solcher einzelnlebenden Zellen, der einzelligen pflanzlichen Organismen, aber es gibt auch ganze Kolonien von Einzelorganismen, die sich aus guten Gründen beisammen halten und oft gemeinsame Hüllen oder Stiele bilden. Von diesen Kolonien gibt es nun Übergänge verschiedenster Art zu solchen Formen, die man wegen der Differenzierung der Zellen schon für vielzellige halten muss. Anfangs liegen die Individuen in einer Kolonie bloss nebeneinander, doch sie verbinden sich bald mit einander und man kann, wie der bekannte Fall von Volvox beweist, schon ein Zusammenwirken der »Teile« (bei der Bewegung z. B.) beobachten, und schon jetzt kann man da von bildlich von »übergeordneten Kräften«, die das Ganze beherrschen, sprechen. Es sind das selbstverständlich genau dieselben »Kräfte«, die vor dem Eintreten des Kolonialverbandes die einzelnen Individuen, Zellen, beherrschten und sie der Umwelt gegenüber einheitlich machen. Auf noch höherer Stufe der Organisation, wo sich die unter einander zusammenhängenden Zellen in verschiedenen Richtungen differenzieren und auf einander noch

mehr angewiesen sind, erlangen solche »Kräfte« eine noch viel grössere Bedeutung, und die Zellen sind da wirklich nur die Teile des Ganzen, doch behalten auch jetzt, wenigstens einzelne von ihnen, die Fähigkeit das Ganze zu regenerieren.<sup>57)</sup> Wie untergeordnet jetzt die Bedeutung der Zellen ist, beweist am besten der oben erwähnte Fall der Siphoneen. Das sind eben, nach der jetzigen Auffassung, Organismen, die ihren zellulären Bau sekundär verloren haben. Es gibt im Pflanzenreich übrigens auch andere Fälle, wo die zelluläre Differenzierung unterdrückt werden, oder nachträglich schwinden kann. Man erwähnt in dieser Beziehung die Hyphen einiger Pilze und man könnte schliesslich auch die Plasmodien der Myxomyceten erwähnen — die jedenfalls wieder durch sekundäre Verschmelzung von Zellen zustande kommen.

Ganz anders verhalten sich die tierischen Organismen, jene, welche wir in der heutigen Natur beobachten. Auch hier fängt die »Reihe der Organismen« mit Formen an, die den Wert einer Zelle, Protoplast oder wirkliche Zelle, was da schliesslich nebensächlich ist, haben. Während im Pflanzenreich in allen jenen Fällen, in denen es zu einer höheren Organisation kommen soll, sogleich die Form der einzelnen Zelle verlassen wird, und die Organisation auf dem Wege der Vielzelligkeit erlangt wird, gibt es im Tierreich Einzellige, die in diesem Zustande zahlreiche Organula bilden, und deren einzelliger Körper sich so differenziert, dass er in manchen Hinsicht nicht viel hinter dem vieler kleinerer Vielzelligen stehen bleibt. Das bekannte Beispiel dieser Art sind viele Infusorien. Daneben kann man heute auch an andere Einzellige, sogar solche mit viel einfacherem Körperbau hinweisen, die zahlreiche, und wie man darauf jetzt Nachdruck legt, in verschiedener Richtung differenzierte oder sehr grosse Zellkerne enthalten. Es kann da mit Rücksicht auf die letzteren die Frage entstehen, ob es wirklich einzellige Tiere sind, oder schon solche, deren Körper wenigstens theoretisch einer Mehrzahl von Zel-

---

<sup>57)</sup> In dieser Hinsicht sind wohl die Versuche von V. JANDA (1911) sehr wichtig, nach denen man schliessen kann, dass sich auch bei relativ hochstehenden Metazoen aus somatischen Zellen Eizellen, das ist Fortpflanzungszellen, regenerieren.

len entspricht. Ich habe da die Fälle der »polyenergid« Protozoen im Sinne, auf die neuestens HARTMANN (1911) hinweist, und auf die sich in unserer Frage wirklich auch ROHDE beruft. Man könnte sich jetzt ganz gut grosse Infusorien mit zahlreichen Zellkernen vorstellen und annehmen, dass von solchen der Weg zu den Metazoen führt.

Dieses Thema hat die Zoologen besonders in den neunziger Jahren sehr interessiert, und es entstand damals eine lebhaftete Discussion über den Wert der Vielzelligkeit. DELAGE (1896) und LABBÉ (1897) haben damals auf die hochorganisierten Körper der Infusorien hingewiesen, und haben die oben schon kurz erwähnte Theorie aufgestellt, nach der aus solchen Körpern beim Vorhandensein zahlreicher Zellkerne durch einfaches Zerteilen des Protoplasmas ein Metazoon entstehen sollte und erblicken so in den Metazoenzellen eine sekundäre Erscheinung. Diesen damals schon abgelehnten Gedanken wiederholt jetzt ROHDE (1915 b), und zwar wie wir schon sagten, unter Hinweis auf den verschiedenen Wert der Protozoenkerne. Er vergleicht sehr genau die Strukturen des Protozoenkörpers mit den Strukturen des, seiner Ansicht nach primär symplasmatischen Metazoenkörpers. Besonders auf die Analogie der fibrillären Strukturen und einzelner speciellen Organe wird dabei von ihm hingewiesen. Diese Analogien sind gewiss sehr auffallend, doch es sind das eben nur Analogien, nach denen man auf die Homologien nicht schliessen kann und sie beweisen auch bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft in unserer Frage nicht das, was man durch sie beweisen will. Es ist klar, dass das Protoplasma, welches sowohl die Grundlage des Protozoenkörpers, wie diejenige des fertigen Metazoenkörpers bildet und das, wie wir heute wissen, an die Form der Zelle nicht angewiesen ist, an jenen Stellen, wo es dieselben Aufgaben zu besorgen ist, genau dieselben Strukturen, z. B. Fibrillen, bilden muss. Auch bei der Bildung der Organe sieht man bekanntlich, dass unter denselben Umständen bei den Vertretern sehr verschiedener Tiergruppen, jedesmal ganz selbstständig, dieselben Organe entstehen können. Ein hochorganisierter Infusor stellt doch der ihn umgebenden Natur gegenüber genau so ein Ganzes, wie z. B. der in »Zellen« zerteilte (daneben aber auch extrazellulä-

res Plasma enthaltender) Körper einer Planarie, und dieselben Organe, die im ersteren Falle im Plasma einer Zelle entstehen, können in dem anderen Falle von Zellen oder auch im Symplasma gebildet werden. Dass sich aus hochorganisierten Protozoen einfach organisierte Metazoen entwickeln konnten, bezw. das die ersteren den letzteren besonders nahe stehen würden, wobei ihre Zellen den Wert sekundärer Differenzierungen hätten, könnte man nur dann für wahrscheinlich halten, wenn man in der heutigen Natur wirkliche Übergangsformen zwischen beiden finden würde. Das ist nicht der Fall, und auch heute müssen wir darauf ROHDE gegenüber Nachdruck legen. Gerade sehr primitive Metazoen, solche, die man z. B. sehr gern in der Gruppe der sog. Mesozoen vereinigt, besitzen einen ausgesprochen zellulären Bau und auf der anderen Seite begegnet man bei den Protozoen überall dieselbe Kolonienbildung, wie im Pflanzenreich. Neben den hochorganisierten Infusorien findet man da nämlich auch Formen, viele Sporozoen z. B., bei denen sich zwei oder mehrere verschiedener gestaltete Zellen zu einem Ganzen verbinden, so dass man sogar schon da den Anfang der Vielzelligkeit erblicken könnte, wenn es sich wenigstens um frei lebende und nicht um parasitische Organismen handeln würde. Im Pflanzenreich sehen wir also deutlich, dass da der Weg von der Einzelligkeit zu der Vielzelligkeit über die Kolonien führt, während hier die Coeloblasten abseits von der »Reihe« bleiben. Für das Tierreich ist dasselbe wenigstens höchst wahrscheinlich, und hier befinden sich wieder die hochorganisierten und die polyenergiden Protozoen abseits von der Reihe, soweit man von einer solchen sprechen kann.<sup>58)</sup> Erklärt man die Sache so, und dies tat man ja schon vor zwanzig Jahren, bei der damaligen Diskussion, kann man sich vorstellen, dass die einfachsten Metazoen Kolonien mit in verschiedenen Richtungen differenzierten Individuenzellen, die unter einander entweder durch Vermittelung von Cytodesmen oder von lebenden Scheidewänden zusammenhängen, vorstellen. Solche

<sup>58)</sup> Ich spreche hier und anderswo nur der Kürze wegen von einer »Reihe«. Bekanntlich sind die gegenseitigen Beziehungen der Formen viel komplizierter, und lassen sich nicht durch eine »Reihe« derselben ausdrücken.

Kolonien stellen wieder ein Ganzes vor und wieder werden hier die Teile, die Zellen, von übergeordneten Faktoren beherrscht, wie es eigentlich nicht anders sein kann. Da hier jetzt die Teile, das ist die Zellen, dem Ganzen gegenüber in Hintergrund treten, ist es ganz erklärlich, dass sie sich, wo es an ihrer Erhaltung nicht besonders gelegen ist, in einzelnen Geweben genau so zu Symplasmen vereinigen können, wie man es in dem ganzen Körper der Siphoneen beobachtet. Schliesslich kann die Zellbildung sogar vom Anfang an unterbleiben. Es gibt da also symplasmatische Gewebe, und nichts ist natürlicher, als dass sich solche nicht zellulär differenzierten Partien genau so verhalten, wie das vom Anfang an einheitliche Protoplasma einer Stylonychia oder eines anderen hochorganisierten Infusors. Nicht nur dass da vielfach die Zellenbildung unterbleibt, es entsteht da in den Lücken zwischen den Zellen und aussen von ihnen extrazelluläres Protoplasma, das wieder bei den Protozoen und zwar in den Zellfortsätzen verschiedener Formen,<sup>58a)</sup> ein Analogon hat. Aus diesem und aus dem Zellplasma entwickeln sich da, wo es der Vorteil des Ganzen verlangt, die verschiedenen Bausubstanzen und Baugewebe, die man wieder, wenn auch nicht immer ganz genau mit den Skelettgebilden der Protozoen vergleichen kann.<sup>58b)</sup> Sehr gut kann man da schliesslich mit O. HERTWIG (1916) an die Siphonophoren hinweisen, bei denen sich vielzellige Individuen genau so zu einem Ganzen vereinigen, wie im Metazoenkörper die Zellen. Wieder kann man da von den Individuen übergeordneten »Kräften« in einer solchen Kolonie sprechen, und man kann sich gut einen Fall vorstellen, in dem einzelne Individuen der Siphonophorenkolonie noch inniger mit einander verschmelzen, als es de norma der Fall ist.

Dies wären also einige — nicht ganz neue — Gedanken über den Wert bzw. das Wesen der Vielzelligkeit, die ich da durch den Hinweis auf den neueren Standpunkt der zoologischen Histologie ergänzt habe.

<sup>58a)</sup> Z. B. in den Filopodiennetzen der Rhizopoden.

<sup>58b)</sup> Es lassen sich z. B. die Skelette der Radiolarien sehr gut mit denen der Hexactinelliden vergleichen. (Vergl. A. SCHWAN, 1913.)

**Die Aufgabe der Zellen bei der Ontogenese der Metazoen.** Neben der Reihe der heute lebenden Organismen, hat für die Beurteilung der vielzelligen Pflanzen und Tiere auch die Kenntniss der bei der Ontogenese jedesmal zum Vorschein kommenden Reihe von Formen eine gewisse Wichtigkeit, und wieder hat man das, was man hier beobachtet, besonders auf dem Gebiete der Zoologie, verschieden gedeutet. Auch hier ist es schwer, zu dem, was über das Thema schon von Anderen gesagt wurde, etwas Neues beizufügen. Wieder weist das Pflanzenreich, wo man immer — von wenigen Ausnahmen abgesehen — regelmässig auf einander folgende Zellteilungen beobachtet, und wo jede Zelle von einer anderen abstammt, die einfacheren Verhältnisse auf, und ganz deutlich kann man sich da davon überzeugen, dass sich auch dasjenige, was nicht Zelle ist, auf Zellen zurückführen lässt. Bei der Ontogenese der Metazoen kann das Verhalten der Anlage gleich anfangs ein sehr verschiedenes sein, und noch neuestens wird da das Problem verschieden aufgefasst. Ich habe da vor allem die Arbeiten von ROHDE (1914, 1915) und von SCHAXEL (1915) im Sinne. SCHAXEL beschäftigt sich in seiner Arbeit mit den »Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen«, und er lässt jene Fälle, in denen Zellen, bei der Ontogenese keine Rolle spielen, abseits, ROHDE hebt dagegen gerade solche Fälle hervor und die Bedeutung der Zellen wird von ihm sehr unterschätzt. Wie in anderen Fällen, kann auch hier die Wahrheit in der Mitte liegen und darauf soll im Folgenden hingewiesen werden.

Niemand wird bestreiten, dass bei der Ontogenese Fälle, in denen sich die Eizelle in eine immer grössere Anzahl von scharf gegen einander abgegrenzten Tochterzellen, Blastomeren, zerteilt, und bei denen sich die Zellen durch die Keimblätter hindurch bis in die Organanlagen hinein in ununterbrochener Reihenfolge verfolgen lassen, überall verbreitet sind. Man beobachtet die Zellen gleich anfangs bei allen Gruppen der Metazoen, und überall da, wo die grössere Menge des Dotters die Entwicklung nicht auf die bekannte Weise hemmt, und so kann man mit vollem Recht annehmen, dass sie das Typische vorstellen. Es ist leicht verständlich, dass da in jedem Entwicklungsstadium immer schou-

die Strukturen des Nachfolgenden vorbereitet sind, wie es SCHAXEL an zahlreichen Beispielen sehr instruktiv beweist. Die Zelle ist eben, wie ich oben schon sagte, ein vorzügliches Bauelement und es sind wohl auch andere Vorteile damit verbunden, wenn sich das Plasma gleich vom Anfang an in scharf begrenzte Bezirke in der Umgebung einzelner Zellkerne verteilt. Um eine vollkommene Zerteilung des Materials handelt es sich da, in Anbetracht der Cytodesmen oder der ebenfalls protoplasmatischen interzellulären Scheidewände ohnehin nicht, und die Fälle mit interzellulären Scheidewänden, in denen die Anlage so wie so kompakt bleibt, beweisen, dass es sich da kaum um eine Vergrösserung der Oberflächen handeln kann, die schliesslich bei den kleinen Dimensionen der Anlage nur eine geringe Bedeutung haben könnte.

Auf der anderen Seite beweisen Fälle, in denen sich die Entwicklung eines Metazoons ohne Zellendifferenzierung vollzieht, dass es sich bei der Zellbildung um kein Gesetz, sondern nur um eine Regel handelt und die Bedeutung der Erscheinung kann daher doch nicht als so gross aufgefasst werden, wie man meistens annimmt. Scharf gegen einander abgegrenzte und für sich abgeschlossene Zellen sind da also nicht absolut notwendig, und Fälle, in denen sich die Zellkerne zuerst inmitten der Anlage vermehren und da sogar zuerst eine Gruppe bilden, um erst dann im Plasma regelmässig verteilt zu werden,<sup>59)</sup> beweisen sogar, dass man da auch nicht mit für uns unsichtbaren Zellen,<sup>60)</sup> den »Energiden« von v. SACHS rechnen kann, auf die man in anderen Fällen schliesslich immer hinweisen könnte. Selbstverständlich wird man sich heute bei den Erwägungen über die Bedeutung der Furchung nicht auf das »biogenetische Grundgesetz« wiederrufen und man wird in der Furchung nicht eine einfache Rekapitulation eines ehemaligen Kolonialstadiums erblicken, wie man es früher tat, doch es muss da trotzdem etwas sein, was das Cytoplasma dazu drängt, sich wieder und wieder in »Zel-

<sup>59)</sup> So bei der Furchung von *Geophilus* z. B.; vergl. die Abbildungen bei ROHDE, 1914, S. 127, Fig. 38 — nach SOGRAFF.

<sup>60)</sup> Das ist Komplexen von Kern und Cytoplasma.

len« analog den Teilungen der Zellkerne, zu zerteilen. Man könnte sagen, dass es sich da um eine primäre »Tendenz« der zu einem Zellkerne gehörigen Plasmapartien, sich gegen die benachbarten abzugrenzen handelt, die man schliesslich auch bei der Histogenese oft beobachtet, wenn uns da mit dem Wort »Tendenz« etwas geholfen wäre. Jedenfalls ist diese Tendenz nicht so stark und kann keine so grosse Bedeutung haben, denn das Plasma verlässt hier, wie dort sehr leicht die Form der Zellen, ohne das dadurch der geringste Nachteil für das Ganze, die Embryonalanlage oder für das Gewebe, entsteht.

Nach dem Beispiele von HAECKEL (1866) erblickt auch heute SCHAXEL (1915) in Zellen die »Plastiden«, das ist »Bildnerinnen« des Ganzen, und er stellt sich vor, dass die Zellen es sind, die das Ganze ganz mechanisch nach einem vererbten Plane bauen. Die Fälle, in denen die Entwicklung ohne Zelldifferenzierung vor sich geht, hält er vielleicht für Ausnahmen oder er nimmt von ihnen an, dass sie noch nicht in jeder Hinsicht genügend durchforscht sind.<sup>61)</sup> Nach meiner Ansicht genügt der früher schon mehrmals wiederholte Hinweis darauf, dass es Ausnahmen sind, nicht zur Rettung der Plastidenlehre. Sind die Zellen die Bildnerinnen des Ganzen, müssen sie gewiss immer da sein oder es muss da wenigstens so eine Verteilung der Zellkerne im Plasma vorhanden sein, dass man sich da mit der Energidenlehre, als einer Hilfstheorie der Zellenlehre aushelfen kann. Ist, wie ich oben sagte, auch dies nicht der Fall, dann muss man von der Plastidenlehre absehen. Man kann dann entweder an die Zellkerne und die Zentriolen — vielleicht auch auf die Plastosomen — als die Organisatoren des embryonalen Protoplasmas hinweisen, oder schliesslich auf das Protoplasma überhaupt.

Die Fälle, in denen sich der Metazoenkörper ohne Zelldifferenzierung entwickelt, sind ausführlich bei ROHDE (1915) angeführt, und wenn man auch zulässt, dass in den Details hie und da nicht alles bekannt ist, so kann man

---

<sup>61)</sup> Er deutet auch an, dass die Zellgrenzen manchmal auch nur unsichtbar sein oder bei der Fixierung zerstört werden können.

sie doch nicht ganz ignorieren. Schon SEDGWICK, DELAGE und LABBÉ haben auf solche Fälle in den neunziger Jahren und früher hingewiesen, und erblickten in ihnen eine Bestätigung ihrer oben schon erwähnten Thesen. Es handelt sich da vor allem um die superficiale Furchung vieler Arthropodeneier, bei der die grosse Menge des in den zentrolecithalen Eiern vorhandenen Dotters nicht zulässt, dass sich das ganze Ei furcht. Bei den nach einander folgenden Teilungen des Zellkernes, bleiben daher dessen Teile, wie ich oben sagte, manchmal sogar länger beisammen liegen, ehe sie in die für sie bestimmte Bezirke von Cytoplasma hineingelangen, und ehe sie an der Peripherie der Embryonalanlage zu Zentren neuer Zellen werden. Auch der bei dieser Gelegenheit bereits von SEDGWICK (1888, 1892) angeführte Fall von *Peripatus* kann da nochmals erwähnt werden. Hier entwickeln sich sogar die Keimblätter ohne Zellendifferenzierung, zu der es da erst in den Geweben und eigentlich auch nur in einigen von ihnen, kommt.

Neben solchen Beispielen kann man da auf die bekannten neueren Versuche hinweisen, bei denen es z. B. durch chemische Eingriffe gelungen ist die Zellbildung in Furchungsstadien und später bis zum Larvalstadium (LILLIE, 1902) zu verhindern. Auch dies beweist wieder die grosse Labilität der Zellgrenzen, die einmal bei etwas grösserer Dottermenge, ein anderesmal bei Einwirkung eines chemischen Agens schwinden. Jedenfalls bleibt da auch dann das Protoplasma mit den Zentriolen und den Zellkernen, und man kann, wenn man will, in diesen letzteren die eigentlichen »Plastiden« erblicken. Sie sind es vielleicht, die zusammen mit den ihnen zugeheilten Zentriolen die Bildung der tierischen Zellen veranlassen, und diese dann zusammen mit den Zentriolen als die eigentlichen »Energiden« beherrschen. Jedenfalls ist eine derartige Auffassung der »Plastiden« von jener HAECKELS und SCHAXELS wesentlich verschieden, doch ich selbst habe, wie ich an anderer Stelle zeigen will, alle Veranlassung in den Zellkernen die eigentlichen Lebenszentra, von denen auch die Protoplasmaabildung ausgeht, zu erblicken. Darauf, dass sich das Protoplasma auch sonst unabhängig von den Zellkernen entwickeln kann, und ihnen nicht überall unter-

worfen ist, habe ich oben schon und auch früher bei verschiedenen Gelegenheiten hingewiesen.

Man kann das über die Bedeutung der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen gesagte jetzt kurz zusammenfassen. Als Norm muss man da die Zelle auffassen und die gewisse Hartnäckigkeit, mit der sich die Zellen, wo es eben keine Hindernisse gibt, überall bei der Entwicklung erhalten und durch Teilung fortpflanzen, weist auf das Primäre ihrer Erscheinung hin. Bei den geringsten Hindernissen verlässt das Plasma die Form der Zellen und die Entwicklung geht, so wie wir es früher bei der Histogenese gesehen haben, auch ohne sie vor sich.

**Die Zelltheorie.** Daraus, was ich im Vorangehenden sagte, kann man sich schon ein Bild davon machen, was eigentlich heutigen Tages noch von der Zellenlehre übrig bleibt. Es ist das immer noch die Lehre von der »Zelle« als der einfachsten Form, in der sich eine Protoplasmapartie selbstständig, als Protoorganismus, oder als Fortpflanzungselement (Geschlechtszelle) in der Natur, und als Gewebszelle in einer künstlichen Kultur erhalten und fortpflanzen kann. Bei der Entwicklung und in den fertigen Geweben sieht man vielfach, im ersteren Falle sogar beinahe immer, die Zellen, doch sind sie da dem Ganzen untergeordnet. Trotzdem behält jede Zelle in einem ursprünglichen, theoretisch gedachten, vielzelligen Körper die Fähigkeit das Ganze aus sich zu regenerieren, jene Fähigkeit, welche in der Praxis auch wirklich, wenigstens an den Fortpflanzungszellen, zur Entfaltung kommt. Sie enthält eben die beiden primitivsten Protoplasmaarten. Was speziell die höheren Metazoen betrifft, so haben hier die den Zellen direkt nicht untergeordneten »Produkte der Zellen« mit Rücksicht auf das Leben der Organe und des Ganzen eine in mancher Hinsicht nicht geringere Bedeutung, als die Zellen selbst. Nur in dem ersteren Sinne stellt daher die Zelle einen »Elementarorganismus« vor, sonst könnte man sie mit SCHENK (1899) höchstens für einen »Elementarorganisator«, halten, doch auch dies wäre nicht für alle Fälle zutreffend. Die Bedeutung der Zelle liegt auf dem Gleichgewichtszustande zwischen den bekannten zwei Plasmaarten, der vielleicht das Wesen der Zelle bildet, und die Frage, wie es zu dieser Diffe-

renzierung des Kern- und des Zellplasmas kommt, stellt ein weiteres Problem der Zellenlehre vor. — Man kann die Organismen in eine Reihe ordnen, die mit Einzelligen beginnend, über Kolonien zu Metaorganismen führt. Von Typus der Einzelligen weichen viele Formen der hochorganisierten Infusorien und Foraminiferen ab, vom Typus der Vielzelligen die sekundär acellulär gewordenen Siphoneen. Ausserdem kann bei der Gewebsbildung der Metazoen die Zellbildung in zahlreichen Fällen ganz unterdrückt werden und das zusammenhängende Protoplasma verhält sich dann wieder so, wie das der Protisten. Dabei muss es nicht bleiben, und es können in einzelnen Geweben durch die Tätigkeit der Zellkerne wieder neue, diesmal sekundäre, oder sogar tertiäre Zellen entstehen; nicht jede einzelne »Zelle« ist also »primär«. Der Wert einer »Plastide« oder »Bildnerin« des Ganzen hat die Zelle nur mit Rücksicht auf ihren Zellkern event. andere Organoide, die in ihr enthalten sind, daneben ist jedenfalls die Zelle auch in einem anderen, weiteren Sinne eine »Bildnerin«, da schliesslich doch alles, »was nicht Zelle ist«, von den Zellen abstammen muss.

**Die Protoplasmatheorie.** Selbstverständlich ist die heutige Zelltheorie zugleich auch eine Protoplasmatheorie, denn es handelt sich in ihr um die Lehre von einer des selbstständigen Lebens fähigen Protoplasmaeinheit. Sonst beweist das Verhalten der Metazoengewebe am deutlichsten, dass der Begriff des Protoplasmas ein viel breiterer ist, als der einer Zelle. Darauf hat ja schon HEIDENHAIN (1907) hingewiesen, wenn er auch grosse Teile des Extrazellulären mit dem Namen »Metoplasma« bezeichnet. Heute kann man, nach meiner Überzeugung ganz gut eine »Protoplasmatheorie« neben der »Zelltheorie« aufstellen, indem man unter dem ersteren Namen nur die Lehre von dem Substrat der Lebenserscheinungen, der Substanz, für welche ich in jedem Falle das »Protoplasma« (»Bioplasma«) halte, und von dessen mannigfaltigen Veränderungen, und unter dem Namen der Zelltheorie bloss die Lehre von der Form und von dem als Zelle benannten Biosystem versteht. Die Protoplasmatheorie würde also von der zusammenhängenden Reihe der Veränderungen handeln, die vom Karyoplasma über das »eigentliche

Protoplasma« (Endoplasma, Cytoplasma, aber auch reines extrazelluläres Protoplasma) zum Exoplasma, Bauplasma, dem Plasma der Fibrillen, Rheoplasma usw. führt,<sup>62)</sup> weiter handelt sie von der Bildung der Bau- und Nährsekrete, von denen die ersteren das Exoplasma, die anderen das Rheoplasma weiter verändern. Es handelt sich da also um dasselbe, was man sonst grösstenteils unter dem Namen »Umwandlungstheorie« versteht. Nach meiner Überzeugung muss die moderne Protoplasmatheorie eine »Umwandlungstheorie« sein.

**Die Strukturtheorie.** Während die Zelltheorie früher im gewissen Sinne auch die Bedeutung einer Strukturtheorie der vielzelligen Körper hatte, kann man sie heute, wo auf dem Gebiete der Zoologie die »Zelle« nicht mehr den Wert eines »Bausteines« hat, nicht für eine solche halten. Die zoologische Histologie lässt sich heute schon nicht als eine »spezielle Cytologie« bearbeiten, wie es noch unlängst in einigen Lehrbüchern geschah, sondern es muss da eine besondere »Strukturlehre« vorgehen, die gleichmässig sowohl die Zellen und die »Zellprodukte«, die verschiedenen Gebilde und Massen des Tierkörpers, von denen wir in der vorliegenden Abhandlung gesprochen haben bis zu den kleinsten Teilchen herunter, berücksichtigt. Das Thema der Struktur lässt sich übrigens von verschiedenen Standpunkten aus bearbeiten, und es lassen sich da auch viel allgemeinere Gesetze der Strukturbildung feststellen, wie darauf z. B. HEIDENHAIN in seiner »Teilkörpertheorie« hinweist.

Die Protoplasmatheorie handelt also von dem eigentlichen Substrat der Lebenserscheinungen, von der Substanz, an die das Leben gebunden ist, von ihren Verwandlungen und Veränderungen, die Zelltheorie von der einfachsten und wichtigsten heute bekannten Form, an die das selbständige Leben gebunden ist, und die Strukturtheorie schliesslich davon, wie sich die Zellen und andere Gebilde, Strukturen und Massen am Aufbau des fertigen

---

<sup>62)</sup> Man könnte diese Plasmaarten (Arten des »Bioplasma«) auch anders benennen und dem »Protoplasma« (= Endoplasma der hier benützten Nomenklatur) das »Exoplasma« usw. entgegenstellen. Ich komme darauf an anderer Stelle (Zeitschr. wiss. Zool, 117) zu sprechen.

»vielzelligen« Körpers beteiligen, und wie sie sich da zu einander verhalten. Alle diese Lehren gehören in das Gebiet der »Plasmalogie«.

Brünn, Ende November 1916.

### Literaturverzeich nis.\*)

- ALTMANN, 1894, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig.
- BEALE, 1862, Die Struktur der einfachen Gewebe des tierischen Körpers. (Übersetzt von CARUS.) Leipzig.
- 1872, Bioplasm. An introduction to the study of physiology and medicine. London.
- BIEDERMANN, 1903, Geformte Sekrete. Zeitschr. f. allg. Physiol. 2.
- 1913, Physiologie der Stützsubstanzen und Skelettsubstanzen. Handb. d. vergl. Physiol. (WINTERSTEIN.) Bd. III. Hft. 1.
- BOTAZZI, 1908, Osmotischer Druck und elektrische Leitfähigkeit der Flüssigkeiten der einzelligen, pflanzlichen und tierischen Organismen. Ergebnisse d. Physiologie, 7.
- 1911, Das Cytoplasma und die Körpersäfte, Handb. d. vergl. Physiol. (WINTERSTEIN.) Bd. I.
- BOURNE, 1896, A criticism of the cell theory. Quart. Journ. micr. Sc. 38.
- BRÜCKE, 1861, Die Elementarorganismen. Sitzungsab. d. Akad. d. Wiss., Wien. 44.
- BRÜEL, 1915, Zelle und Zellteilung. Zoologisch. Handwörterbuch d. Naturw. Jena, 10.
- DELAGE, 1896, La conception polyzoïque des êtres. Revue scientif. S. 4. T. 5.
- 1896, b) La question du polyzoïsme et la définition de l'individu. Dasselbst.
- 1895, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité. Paris.
- DRIESCH, 1909, Philosophie des Organischen. Leipzig.
- V. EBNER, 1897, Das Strukturproblem der lebenden Substanz. Inaugurationsrede, Wien.
- ENRIQUES, 1912, La teoria cellulare. Bologna.
- ERNST, 1915, Die Pathologie der Zelle. Handb. d. allg. Pathol. von Krehl-Marchand. Bd. III. Abt. 1. Leipzig.

\*) Es sind da nur die Titel derjenigen Abhandlungen und Bücher angeführt, in denen das Problem der Struktur und mit diesem zusammenhängende weitere Fragen, vom allgemeineren Standpunkte aus besprochen werden. In erster Reihe zoologische Arbeiten dieser Richtung.

- FÜRBRINGER, 1909, GEGENBAUERS Lehrb. d. Anatomie. I. Leipzig.
- GAUCHER, 1904, Étude générale de la membrane cellulaire chez les végétaux. Paris.
- GURWITSCH, 1913, Vorlesungen über allgemeine Histologie. Jena.
- HABERLANDT, 1896, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.
- HAECKEL, 1866, Generelle Morphologie der Organismen. Berlin.
- 1884, Ursprung und Entwicklung tierischer Gewebe. Jena. (Jena. Zeitschr. 18.)
- HAECKER, 1908, Ueber die lebende Substanz. Jahrbft. d. Ver. f. vaterl. Naturk. Württenbg.
- 1911 Allgen eine Vererbungslehre. Braunschweig.
- HANSEN, A, 1897, Zur Geschichte und Kritik des Zellenbegriffes in der Botanik. Giessen.
- , 1898, Die Energidenlehre von SACHS. Biolog. Zentralblatt. 18.
- HANSEN F. C., 1899, Ueber die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anzeiger. 16.
- HANSTEIN, 1880, Einige Züge aus der Biologie des Protoplasma. Botan. Abh. IV.
- 1887, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg.
- HARTMANN, 1911, Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellentheorie. Jena.
- 1915, Mikrobiologie. Allgemeine Biologie der Protisten. Die Kultur d. Gegenwart. Teil III. Abt. IV. Bd. 1.
- HASE, 1913, Stützsubstanzen, Handwörterb. d. Naturwiss. Jena. Bd. IX.
- HEIDENHAIN, 1900, Ueber die Zentralkapseln und Chromosomen in den Samenzellen von Proteus. Nebst einem Anhang: Orientierungstabelle über die wabigen, fädigen und membranösen Differenzierungen des Zellkörpers. Anat. Anzeiger, 18.
- 1907, 1911, Plasma und Zelle. Eine allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. Lief. 1. und 2. Jena.
- HEITZMANN, 1883, Mikroskopische Morphologie des Tierkörpers, Wien.
- HENNEGUY, 1896, Leçons sur la cellule. Paris.
- HERTWIG O., 1912, Allgemeine Biologie, 4. Aufl. Jena.
- — 1916, Das Werden der Organismen. Jena.
- HERTWIG R., 1902, Die Protozoen und die Zellentheorie. Arch. f. Protistenkunde 1.
- — 1907, Neuere Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. 1.
- HIS. 1898, Ueber Zellen- und Syncytienbildung. Abh. Kgl. sächs. Ges. d. Wiss.
- HOEBER, 1914, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig.
- FOUMGREN. 1902, Einige Worte über das Trophospongium versch. Zellarten. Anatom. Anzeiger, 20.
- KASSOWITZ 1899, Allgemeine Biologie. Bd. I. Wien.

- KOELLIKER, 1845, Lehre von der tierischen Zelle, Zeitschr. f. wiss. Botanik. I.
- 1856, Ueber die sekundären Zellmembranen, Cuticularbildungen usw. Verhandl. d. phys. med. Ges. Würzburg. 8.
- 1889, Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl. Bd. II. I. Leipzig.
- 1897, Die Energiden von v. SACHS im Lichte der Gewebelehre der Tiere. Verhandl. d. phys. med. Ges. Würzburg. 31.
- KOENIG—RUMP, 1914, Chemie und Struktur der Pflanzen-Zellmembran. Berlin.
- KOERNICKE, 1903, 4, Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. bot. Gesellsch.
- KOLTZOFF, 1906, Studien über die Gestalt der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. 67.
- KORSCHULT-HEIDER, 1902, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Lief. 1. Jena.
- KÜSTER, 1915, Zelle und Zellteilung, Botanisch. Handwörterbuch d. Naturw. Bd. X.
- FUPFFER, 1896, Die Energiden und paraplastische Bildungen. Rektoratsrede. München.
- LABBÉ, 1897, La différenciation des organismes. Revue scientif.
- LANG, 1913, Handbuch der vergleich. Morphologie wirbelloser Tiere. Bd. I. Jena.
- LEONTOWITSCH, 1913, Das Synzellium als dominierende celluläre Struktur usw. Biol. Zentralbl. 33.
- LIDFORSS, 1915, Das Protoplasma. — Zellulärer Bau, Elementarstruktur, Mikroorganismen, Urzeugung. Die Kultur der Gegenwart, Teil. III. Abt. 4. Bd. I.
- MAURER, 1915, Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. Leipzig.
- MEVES, 1914, Was sind die Plastosomen? Arch. f. mikr. Anat. 85.
- MEYER A., 1896, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von *Volvox globator*, *aureus* und *tertius* mit Rücksicht auf die tierischen Zellen. Botan. Zeitg.
- MINOT S., 1913, Moderne Probleme der Biologie, Jena.
- MOLISCH, 1913, Mikrochemie der Pflanze. Jena.
- NATHUSIUS v. KÖNIGSBORN, 1877, Untersuchungen über nichtzelluläre Organismen. Berlin.
- NĚMEC, 1907/8, Anatomie a fysiologie rostlin, Praha.
- PIROTTA, 1899, Energide e cellule. Rivista sc. biologiche. 1.
- PRENANT, BOUIN, MAILLARD, 1914, Traité d'histologie, I. Cytologie. Paris.
- PURKINJE, 1839, Ueber die Analogieen in den Strukturelementen des pflanzlichen und tierischen Organismus. Übers. üb. d. Arbt. d. Schles. Ges. f. vaterländ. Kultur.
- 1840, (Rezension über Schwann.) Jahrbücher für wissensch. Kritik.

- RABL, 1889, Ueber die Prinzipien der Histologie, Verhandl. anat. Gesellsch.
- RANKE, 1914, Zur Theorie mesenchymaler Differenzierungs- und Impregnationsvorgänge. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. d. Wiss. Mat. natw. kl., Biol.
- RAUBER, 1882, Thier und Pflanze. Akademisches Programm. Leipzig. (War mir nicht zugänglich.)
- 1883, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphol. Jahrb. 8.
- 1884, Ueber die Entwicklung der Gewebe des tierischen Körpers und die histologischen Systeme. Sitzb. d. naturf. Ges. zu Leipzig.
- REINKE F., 1901, Grundzüge der allgemeinen Anatomie. Wiesbaden.
- REINKE J., 1899, Über Caulerpa. Ein Beitrag zur Biologie der Meeresorganismen. Kiel.
- 1901, Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin.
- REITTERER, 1906, Cellule. Dictionnaire de physiol. (Ribot.) T. 2.
- 1914, Vitalité des éléments figurés et amorphes de la lymphe et du sang. Journ. de l'anat. 49.
- RHUMBLER, 1914, Das Protoplasma als physikalisches System. Wiesbaden.
- ROBIN, 1873, Anatomie et physiologie cellulaires, Paris.
- ROHDE, 1904, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Zum histologischen Wert der Zelle. Zeitschr. f. wiss. Zool. 78.
- 1908, Histologische Untersuchungen. I. Syncytien, Plasmodien, Zellbildung und histologische Differenzierung. Breslau.
- 1914, Zelle und Gewebe in neuem Licht. [Vorträge usw. herausgeg. v. Roux, No. 20.] Leipzig.
- 1915, Histogenese, Furchung und multiple Teilung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 115.
- 1915, b. Histologische Differenzierung, Zellbildung und Entwicklung usw. Dasselbst.
- RŮŽIČKA, 1906, Der morphologische Metabolismus des lebenden Protoplasmas. Arch. f. Entwicklungsmechanik. 21.
- SACHS, 1878, Ueber einzellige Pflanzen. Sitzb. phys. med. Ges. in Würzburg.
- 1887, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig.
- 1892, Beiträge zur Zellentheorie, A. Energiden und Zellen. Flora.
- 1895, Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen. Flora 1895. Ergänzungsbd.
- SCHAFFER, 1913, Antrittsvorlesung. Wiener klin. Wochenschrift. 26.
- SCHAPER, 1906, Über die Zelle. Nachgelassene Schrift. Leipzig.
- SCHAXEL, 1915, Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena.
- SCHENK, 1899, Physiologische Charakteristik der Zelle. Würzburg.
- SCHLATER, 1899, Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre, Biol. Zentralb. 19.

- 1911, Die Zellulärpathologie und der gegenwärtige Stand der Histologie. Sammlung v. Vorträgen usw. Jena.
- 1903, Zelle, Bioblast und lebende Substanz. St. Petersburg.
- SCHLEIDEN, 1838, Beiträge zur Phytogenesis. Arch. f. Anat. u. Physiol.
- SCHNEIDER K. C., 1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie. Jena.
- — 1908, Histologisches Praktikum der Tiere. Jena.
- SCHRÖDER, 1902, Untersuchungen über Gallertbildungen bei Algen. Verhandl. d. naturh. med. Ver. Heidelberg.
- SCHUBERG, 1903, Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. 74.
- SCHULTZE M., 1861, Ueber Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe. Arch. f. Anat. u. Physiol.
- SCHUMACHER, v., 1914, Die Individualität der Zelle. Sammlung v. Vorträgen usw. Jena.
- SCHWANN, 1839, Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und der Entwicklung der Pflanzen und Tiere. Berlin.
- SEDGWICK, 1888, Monograph on the Development of the Cape species of Peripatus. Quart. Journ. micr. Science.
- 1892, On the inadequacy of the cellular theory of development and the early development of nerves. Quart. Journ. micr. Science 37.
- 1896, Further remarks on the cell-theory, with a reply to Mr. Bourne. Dasselbst 38.
- SPENCER, 1898, Principles of Biology. Revised Edition. London.
- STRASBURGER, 1898, Die pflanzlichen Zellhäute, Jahrb. f. wiss. Botanik. 31.
- 1901, Die Protoplasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Dasselbst 36.
- 1913, Pflanzliche Zellen- und Gewebelehre. Die Kultur d. Gegenwart. Teil III. Abt. 4, Bd. 1.
- STRICKER, 1883, Vorlesungen über allgemeine und exper. Pathologie, Wien.
- STUDNÍČKA, 1898, Die interzellulären Verbindungen usw. Sitzb. d. Kgl. Ges. Wiss. Prag.
- 1902, Die Analogien der Protoplasmafaserungen usw. Dasselbst.
- 1903, Schematische Darstellungen zur Entwicklungsgeschichte einiger Gewebe. Anatom. Anzeiger, 22.
- 1903, b. Histologische und histogenetische Untersuchungen usw. Anatom. Hefte, 21.
- 1907, Exoplasma oder Metoplasma? Sitzungsber. d. Kgl. Ges. d. Wiss. Prag.
- 1909, Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis. Anatom. Hefte. 39. (S. 210, ff.)

- 1911, Ueber Bausubstanzen und die Bestandteile des Tierkörpers überhaupt. *Anatom. Anzeiger*, 39.
  - 1912, Die Plasmodemesmen und die Cytodesmen. *Dasselbst*, 40.
  - 1913, Das extrazelluläre Protoplasma, *Dasselbst*, 44.
  - 1914, Die Entstehung des Exoplasmas und des Endoplasmas in einigen Zellen. *Dasselbst*, 45.
  - 1914, b. Das Autexoplasma und das Synexoplasma. *Dasselbst*, 47.
  - 1914, c. Redukce a regenerace buněk. *Biologické listy*, 3. (Erscheint in extenso in *Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, Bd. 117.)
  - 1915, Ein weiterer Beitrag zur Kenntniss der Zellverbindungen und der netzartigen Grundsubstanzen. *Anat. Anzeiger*, 48.
  - SZILI, 1908, Ueber die Entstehung eines fibrillären Stützgewebes usw. *Anatom. Hefte*, 35.
  - TYSON, 1878, *The cell doctrine*. 2. Edit. Philadelphia.
  - VERWORN, 1915, *Allgemeine Physiologie*, 6. Aufl. Jena.
  - VIRCHOW, 1858, *Die Cellularpathologie*, Berlin.
  - WALDEYER, 1891, Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. *Deutsche mediz. Wochenschrift* 17.
  - 1895, Die neueren Anschauungen über den Bau und das Wesen der Zelle, *Deutsche mediz. Wochenschrift*.
  - WEIGERT, 1896, *Neue Fragestellungen der pathologischen Anatomie*. *Deutsche mediz. Wochenschrift*.
  - WHITMANN, 1893, The inadequacy of the cell theory of development. *Journal of morphology*, 6.
  - WIESNER, 1886, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. *Sitzb. d. Akad. d. Wiss. Wien*, 93.
  - 1891, *Elementarstruktur und Wachstum der lebenden Substanz*. Wien.
-

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	1
Zellen der Pflanzen . . . . .	6
Zellmembranen der Pflanzen . . . . .	7
Zellen der Tiere . . . . .	7
Zellmembranen, Kapseln, bezw. Autexoplasmen der Tiere . . . . .	13
Mittellamellen und die Interzellularen der Pflanzen . . . . .	16
Plasmodesmen der Pflanzen . . . . .	17
Interzelluläre Scheidewände und Interzellularlücken der Tiere . . . . .	17
Cytodesmen der Tiere . . . . .	19
Zellfusionen und Syncytien der Pflanzen . . . . .	22
Syncytien und Symplasmen der Tiere . . . . .	23
Das extrazelluläre Protoplasma bei den Pflanzen . . . . .	27
Das extrazelluläre Protoplasma der Tiere . . . . .	29
Fibrillen als Elementarbestandteile des Tierkörpers . . . . .	35
Fibrillen bei Pflanzen . . . . .	38
Bausubstanzen der Tiere . . . . .	39
Die Vitalität, bezw. die Autonomie bei der Entwicklung der Zellmembranen und der Bausubstanzen . . . . .	48
Rheoplasmen der Tiere . . . . .	56
Der Wert der Elementarbestandteile bei Pflanzen und Tieren . . . . .	58
Tier und Pflanze als Ganzes . . . . .	68
Protophyta — Metaphyta, Protozoa — Metazoa . . . . .	72
Die Aufgabe der Zellen bei der Entwicklung der vielzelligen Pflanzen und der Metazoen . . . . .	78
Die Zelltheorie . . . . .	82
Die Protoplasmatheorie . . . . .	83
Die Strukturtheorie . . . . .	84
Litteraturverzeichnis . . . . .	85



## II.

# Eruptivgesteine und Kontakterscheinungen im Zechovicer Kalksteine in Südböhmen.

Von Doc. Dr. **Josef Woldřich** in Prag.

Vorgelegt am 9. Feber 1917.

Südwestlich von Wollin bei Zechovic ist dem Paragneisse ein mächtiges Kalksteinlager eingelagert, in dem zahlreiche Steinbrüche aufgeschlossen sind. Der Kalkstein wird insbesondere als Baumaterial und Düngemittel verwendet. Er wird von mehreren Eruptivgesteinsgängen durchbrochen, welche ich als Minette, Syenitporphyr, Pegmatit und Aplit bestimmte. Seiner Zeit hatte Herr J. V. ŽELÍZKO in Wien die Freundlichkeit, mich auf den Minettegang aufmerksam zu machen und mir einige Probestücke zuzusenden. Auch besuchten wir gemeinsam die Steinbrüche. In letzter Zeit veröffentlichte J. V. ŽELÍZKO<sup>1)</sup> einige Notizen über den Kalkstein und seine Eruptivgesteine, sowie mehrere schematische Profile. Ich selbst hatte über dieses Vorkommen in kurzer Weise in einem während der Versammlung böhmischer Naturforscher und Ärzte in Prag abgehaltenen Vortrage<sup>2)</sup> berichtet.

<sup>1)</sup> Diluviální fauna od Volyně v již. Čechách. Rozpr. Č. Akad. 1909. Einige Bemerkungen zu dem neuesten Funde diluv. Tierreste bei Zechovic. Verhandl. d. geol. Reichsanst. 1916. Nro. 2. — Geolog.-mineralog. Notizen aus Südböhmen. Ibidem. 1916. Nro. 12.

<sup>2)</sup> JOS. WOLDŘICH. Vyvřeliny ve vápencovém lomu Zechovickém. Věstník sjezdu česk. přírodop. a lékařů v Praze 1914. S. 327.

## I. Olivinreiche Pyroxenminette.

Ein Minettegang von dunkelgrauer bis schwarzer Farbe durchbricht den Kalkstein und weist stellenweise eine kugelförmige Absonderung auf. Unter dem Mikroskope im Dünnschliffe besteht die Grundmasse aus Orthoklas, Biotit und diopsidartigem Pyroxen. Als porphyrische Einsprenglinge treten Biotit, diopsidartiger Pyroxen, Olivin und spärlicher Orthoklas auf. Akzessorisch erscheinen Titanit, Quarz und Mikroperthit. Nebengemengteile sind Apatit und Pyrit. Die Struktur der Minette ist holokristallin-porphyrisch. Von Feldspäten ist bei weitem überwiegend Orthoklas vertreten, dem wohl stellenweise ein Na-Feldspat beige mengt zu sein scheint, wie ich aus den ungleichmässigen Interferenzfarben zwischen gekreuzten Nicols und der ungleichen Auslöschung urteilen möchte. Die Feldspäte der Grundmasse sind fast isometrisch und erreichen einen Durchmesser von ca 0.08—0.2 mm; sie weisen oft eine undulöse Auslöschung auf. Mikroperthit ist spurenweise vertreten. Plagioklase fand ich sonst nicht vor.

Der Biotit ist häufig idiomorph entwickelt und stellenweise in Chlorit umgewandelt. Unter seinen Einschlüssen ist besonders reichlich Apatit zu beobachten.

Diopsidartiger Pyroxen tritt entweder in säulenförmigen, noch ziemlich frisch erhaltenen Individuen auf, oder er bildet körnige Aggregate; auch pflegen grössere Individuen von einem körnigen Aggregatrande umgeben zu sein. Öfters ist auch der Pyroxen in grünen Amphibol umgewandelt. Als Einschlüsse fand ich Biotit und Apatit. Die Pyroxenindividuen der Grundmasse erreichen eine Länge von etwa 0.3 mm, die Einsprenglinge bis 2.8 mm.

Der Olivin ist entweder von frischem Aussehen oder teilweise oder völlig umgewandelt. Frisch erhalten pflegt der Olivin hauptsächlich nur in den kugelförmigen, harten Absonderungen des Minetteganges zu sein. Auch die übrigen Gemengteile (insbesondere der Pyroxen) sind daselbst bei weitem weniger umgewandelt als in der übrigen Masse des Ganges. Der frische Olivin weist infolge von magmatischer

Korrosion lappenförmige Umrise auf; er ist von zahlreichen Sprüngen durchsetzt, von welchen aus die Umwandlung in Serpentin vor sich geht. Doch beginnt dieselbe in manchen Individuen auch im Kerne, während der Rand aus dicht gedrängten Amphibolnadeln besteht. Vielfach ist der Olivin auch fast gänzlich oder am Rande in ein Aggregat von feinen, nadelförmigen, monoklinen und tremolitartigen Amphibolen umgewandelt. In der Mitte des Individuums pflegen auch öfters Körner von Olivin oder von dessen serpentinischem Umwandlungsprodukt erhalten zu sein. Diese Metamorphose gleicht völlig der von BECKE<sup>3)</sup> als »Pilit« bezeichneten Umwandlung der Olivine aus den Kersantiten des niederösterreichischen Waldviertels. Die Umwandlung wird auch bei uns von reichlicher Magnetitausscheidung begleitet. Die zonenweise Anordnung des Magnetits lässt auf eine ursprünglich zonare Struktur des Olivins schliessen, dessen Randpartien wohl reicher an Fe gewesen sind. Am häufigsten fand ich folgende pilitische Metamorphose. Auf eine äussere Zone nadelförmiger Amphibole folgt gegen innen ein Biotitkranz, hierauf die filzige Pilitmasse. Oder besteht das umgewandelte Individuum aus einer äusseren Zone von Amphibolnadeln, einer Biotitzone, einer inneren Zone von filzigen Amphibolaggregaten und einem Olivinkerne, welcher oft in Serpentin umgewandelt ist. Der Magnetit pflegt zwischen der Pilitzone und dem Olivinkerne angereichert zu sein. Bei völliger Umwandlung der Olivine entstanden gewöhnlich auch Talk und Karbonate.

Während Feldspat, Biotit und Pyroxen in zwei Generationen auftreten, ist der Olivin nur in der älteren Generation vertreten. Apatit tritt in Form von häufig zerbrochenen Säulchen auf; stellenweise trifft man Titanit und spärlichen Quarz an. Letzterer ist insbesondere als »Fremdling« vertreten und pflegt dann von einem Kranze schmal säulenförmiger Pyroxene umgeben zu sein, deren Enden in den Quarz hineinragen. Ähnliche von einem

<sup>3)</sup> F. BECKE. Eruptivgesteine aus der Gneissformation des niederöstr. Waldviertels. Tschermak's. Min. u. petr. Mitteil. Bd. V. 1883. p. 163.

Amphibolkranze umgebene Quarzfremdlinge fand ich auch in der Minette von Zuzlawitz.<sup>4)</sup>

Herr Prof. dr. FR. KŘEHLÍK führte freundlichst eine sorgfältige Analyse der Minette aus; die Probestücke wurden einer kompakten Minettekugel entnommen.

	I.	II.	III.	IV.	V.
SiO <sub>2</sub>	55.10	55.55	92.12	93.65	59.43
TiO <sub>2</sub>	0.42	0.42	0.52		
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	1.42	1.43	1.01		
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	7.18	7.24	7.08	7.08	4.49
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	13.97	14.08	8.82	0.50	0.32
FeO	1.20	1.21	1.68	18.32	11.62
CaO	6.15	6.20	11.06	11.06	7.02
MgO	7.76	7.82	19.40	19.40	12.31
K <sub>2</sub> O	3.92	3.95	4.19	4.19	2.66
Na <sub>2</sub> O	2.08	2.10	3.39	3.39	2.15
H <sub>2</sub> O	1.54				
CO <sub>2</sub>	0.25				
Summe	100.99	100.00	149.27	157.59	100.00

I. Ursprüngliche Analyse.

II. Dieselbe unter Vernachlässigung von H<sub>2</sub>O und CO<sub>2</sub> auf 100 umgerechnet.

III. Hundertfache Molekularproportionen.

IV. Dieselben; SiO<sub>2</sub>, TiO<sub>2</sub> und P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> wurden zusammen gerechnet, 8.32 Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub> wurde auf FeO überführt.

V. Molekularprozente.

Hieraus ergeben sich folgende Werte OSANN'S:

$$s = 59.43$$

$$A = 4.81$$

$$C = 0$$

$$F = 30.95$$

$$a = 2.7$$

$$c = 0$$

$$f = 17.3$$

$$n = 4.5$$

Die Gesteinsformel im Sinne OSANN'S ist also:

$$s \ 59.4, \ a \ 2.7, \ c \ 0, \ f \ 17.3, \ n \ 4.5.$$

<sup>4)</sup> JOS. WOLDŘICH. Über Ganggesteine und den Zuzlawitzer Kalk etc. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanst. 1901, Bd. 51, H. 2.

Die Gesteinsanalyse erscheint an  $\text{Al}_2\text{O}_3$  nicht gesättigt, sodass eine dem Überschusse an Alkalien entsprechende Menge  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  auf die Atomgruppe  $\text{Na}_2\text{Fe}_2\text{O}_4$  umgerechnet werden musste; letztere wurde der Gruppe *A* zugezählt. Der geringe Überschuss an Alkalien mag im Glimmer oder in dem an  $\text{Al}_2\text{O}_3$  sicherlich überaus armen Pyroxene enthalten sein.

Die bedeutende Menge des im Gesteine auftretenden Glimmers, Pyroxens und teilweise auch des Magnetits kann den hohen Prozentsatz von  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  erklären. Das Fehlen der Atomgruppe  $C = \text{CaAl}_2\text{O}_4$  weist darauf hin, dass Ca-Feldspäte ganz in den Hintergrund treten oder vielmehr überhaupt nicht vorhanden sind, womit auch die mikroskopische Untersuchung übereinstimmt. Die bedeutende Höhe des Wertes *F* liess sich bereits auf Grund der mikroskopischen Untersuchung infolge der Abwesenheit basischer Plagioklase und des Übergewichtes an dunklen Gemengteilen erwarten; sie wird durch den Reichtum an Orthosilikaten (Olivin, Glimmer) und Metasilikaten (Pyroxen), sowie an Eisenerzen, bedingt. Auch bezeugt das Verhältniss *a* : *f* das Überwiegen der dunklen Gemengteile, den melanokraten Charakter des Gesteines.

Aus dem Werte *n* ersieht man, dass im Gesteine die *K*-Feldspäte über die *Na*-Feldspäte überwiegen. Doch weist der verhältnissmässig hohe Gehalt an  $\text{Na}_2\text{O}$  darauf hin, dass *Na*-reiche Feldspäte vertreten sind. Unsere Minette lässt sich schwer unter die OSANN'schen Minettetypen<sup>5)</sup> einreihen, hauptsächlich infolge des Wertes *c* = 0.

Herr J. V. ŽELÍZKO veröffentliche eben seine »Geologisch-mineralogische Notizen aus Südböhmen« (Verhandl. d. k. k. geol. Reichsanst. 1916 Nro. 12). Ich finde in diesen Notizen mehrere Gesteinsbestimmungen aus einem Gebiete, mit dessen Petrographie und Geologie ich mich seiner Zeit eingehend befasst habe.<sup>6)</sup> Die eine der von H. J. V. ŽELÍZKO hier angeführten Diagnosen der Zechovicer Minette wurde von mir festgestellt und kurz in der Versammlung böhm. Natur-

<sup>5)</sup> A. OSANN. Versuch einer chem. Classification der Eruptivgesteine. Tschermak's. Min. u. petrogr. Mitteil. Bd. 21. 1902. S. 365.

<sup>6)</sup> J. N. u. Jos. WOLDŘICH. Geolog. Studien aus Südböhmen. Des Wolynkatal im Böhmerwalde. Archiv d. naturwiss. Landesdrehf. Böhm. Bd. XII. Nro. 4.

forscher und Ärzte in Prag<sup>7)</sup> vorgetragen. Sie wurde im vorhergehenden näher begründet. Da sie mit einer anderen in den genannten »Notizen aus Südböhmen« angeführten Diagnose nicht ganz übereinstimmt, möchte ich hier nur feststellen; dass ich an der von mir (l. c. 6.) ausgesprochenen Bestimmung des Ganggesteines als olivinreiche Pyroxenminette (Pilitminette) festhalte.

## II. Syenitporphyr.

Derselbe tritt ebenfalls in Gangform auf und pflegt geschiefert zu sein. Er erinnert völlig an manche von mir beschriebenen Syenitporphyre (l. c. 4.) aus dem Wolynkatala.

Die feinkörnige Grundmasse ist von grauer Farbe und besteht hauptsächlich aus Orthoklas und Biotit. Als Einsprenglinge treten Feldspäte, Biotit und Amphibol auf. Akzessorisch erscheinen Apatit, Titanit, Rutil, Zirkon und Quarz.

Die Feldspateinsprenglinge gehören dem Orthoklas und der Oligoklas-Albitreihe an. Sie sind grossen Teils in Kaolin und Muskovit umgewandelt und weisen vielfach eine zonare Struktur auf. Öfters ist ein fast völlig umgewandelter Kern von einer frischen, offenbar neu gebildeten Feldspatzone umgeben. Die Biotiteinsprenglinge sind oft idiomorph begrenzt und am Rande in Chlorit umgewandelt. Als Einschlüsse fand ich Apatit, Titanit und Rutil. Die Amphibole sind nur teilweise vielleicht primär, hauptsächlich sind sie jedoch aus Pyroxen entstanden. Hierauf weisen noch die öfters vorgefundenen achtseitigen Durchschnitte der Amphibole hin, welche aus einem Aggregate von halmförmigen Individuen bestehen. Bei der Umwandlung wurde reichlicher Titanit ausgeschieden. Kataklastische Phänomene sind im Gesteine an den verzerrten Biotiten und zerbrochenen Apatitsäulchen wahrzunehmen.

<sup>7)</sup> JOS. WOLDŘICH. Vyvřeliny ve váp. lomu Zechovickém. Věstník sjezdu česk. přírodozp. a lékařův v Praze 1914. S. 327.

### III. Aplite und Pegmatite.

Dieselben treten als leukokrate Ganggesteine im Zechovicer Kalksteine auf. Ofters ist die Mitte des Ganges pegmatitisch, die Randzone aplitisch entwickelt.

*Aplite.* Ich konnte auf Grund der mikroskopischen Untersuchung pyroxenführenden Biotit-, Biotit- und Granataplit unterscheiden.

Der pyroxenführende Biotitaplit weist eine panidiomorph-körnige Struktur auf. Von Feldspäten sind Orthoklas, Albit, Oligoklas und auch noch basischere Glieder vertreten; spärlich treten Mikroklin und Mikroperthit auf. Der öfters unter Ausscheidung von Titanit in Chlorit umgewandelte Biotit bewirkt durch seine Anordnung das gebänderte Aussehen des Gesteines. Er ist oft verdrückt und in die Länge gezerzt. Quarz ist in zahlreichen Körnern vorhanden. Interessant ist das Vorkommen eines schwach grünlichen Pyroxens im Gesteine, der nur selten eine teilweise idiomorphe Umgrenzung aufweist. Seine Auslöschungsschiefe beträgt im Dünnschliffe etwa  $45^\circ$ . Er schliesst reichlich Titanit ein und pflegt von diesem auch begleitet zu werden. Pyroxenaplite in Kalksteinen aus dem Kontaktbereiche des mittelböhmisches Granits beschrieb auch F. SLAVÍK.<sup>8)</sup> Ich halte den Pyroxen für ein Produkt der endogenen Kontaktmetamorphose. Der Kalkstein gewinnt am Kontakte ein dichtes bis feinkörniges, marmorartiges Aussehen. Interessant ist es, dass ich in den zahlreichen, im Wolynkatale beobachteten Apliten, selbst in dem den Kalkstein von Zuzlawitz durchsetzenden Aplite nirgends Pyroxen vorfand. Akzessorisch treten Apatit, Titanit, Magnetit und Pyrit auf. Kataklastasphänomene erscheinen als Verzerrung des Biotits, undulöse Auslöschung der Feldspäte und Zersplitterung ihrer Randzonen. Der beschriebene Aplit ist also ein pyroxenführender Biotitaplit.

Ein anderer Aplitgang ist ein Biotitaplit etwas gröberes Kornes als der vorher beschriebene. Der Biotit

<sup>8)</sup> F. SLAVÍK. Dva kontakty středoečeské žuly s vápencem. Rozpravy Č. Akad. 1904.

ist auch hier vielfach unter Ausscheidung von Titanit in Chlorit umgewandelt. Mikroperthit ist reichlich vertreten, Pyroxen fehlt.

Im Steinbruche, in welchem auch die kugelförmige Absonderung der beschriebenen Minette zu beobachten ist, war ein Granataplitgang aufgeschlossen. Dieser Aplit ist arm an Biotit, der gleichfalls in Chlorit umgewandelt zu sein pflegt. Er ist ziemlich grobkörnig und man kann bereits makroskopisch Granat wahrnehmen. Der Granat ist im Dünnschliffe rosafarbig, von zahlreichen Sprüngen durchsetzt und stellenweise wohl kataklastisch zerklüftet.

*Pegmatite.* Dieselben durchbrechen an einigen Stellen den Kalkstein. Öfters sind Übergänge zwischen Pegmatit und Aplit vorhanden, insbesondere pflegt die Mitte eines Ganges pegmatitisch, seine Ränder aplitisch entwickelt zu sein. Von Feldspäten sind hauptsächlich Orthoklas, Mikroklin, Mikroperthit und Oligoklas vertreten. Oft sind die Feldspäte mit Quarz granophyrisch verwachsen; auch pegmatitische Verwachsung kommt vor. Manchmal sind die Feldspäte durch Eisenhydroxyd braun oder durch Eisenoxyd rot gefärbt. Ausserdem kommt im Pegmatite spärlich im Dünnschliffe farbloser, monokliner Pyroxen vor, welcher dem Pyroxen des Aplites ähnlich ist. Er ist vielfach umgewandelt und einzelne, im Kerne frisch erhaltene Körner verraten durch ihre gleichzeitige Auslöschung, dass sie demselben Individuum angehören. Auch dieser Pyroxen ist wohl als ein Produkt endogener Kontaktmetamorphose durch Aufnahme von Kalk entstanden. Apatit ist im Gesteine reichlich vertreten.

Wir finden im Zechovicer Kalksteine unregelmässig begrenzte Pegmatitstücke. Wenn wir ihre Lagerungsweise näher verfolgen, ergeben sie sich als Reste einer durch Druck zerquetschten und zerstückelten Pegmatitader. Die Bruchstücke pflegen ringsum vom Kalksteine eingeschlossen und an ihren Rändern von einer grünen Rinde umgeben zu sein. Letztere besteht aus Serpentin oder Chloritsubstanz und reichlichem Titanit. Da ich in den Pegmatiten öfters Pyroxene auffand, welche einer

ähnlichen Umwandlung unterlegen sind, sowie aus den an einer Stelle beobachteten kristallographischen Umrissen dieser Umwandlungsprodukte schliesse ich, dass die Rinde ursprünglich aus Pyroxen bestand. Unterhalb der Rinde pflegen Plagioklasse angereichert zu sein. Beide sind eine Folge der Kontaktmetamorphose. Ähnliche Verhältnisse beschreibt KRETSCHMER<sup>9)</sup> am Pegmatit bei Friedeberg in Schlesien.

F. E. SUSS<sup>10)</sup> hat eine Reihe trefflicher Beispiele plastischer und kristalloblastischer Gesteinsumformung beschrieben. Wir finden auch in unserem Falle, wo Bruchstücke von Pegmatit ringsum vom Kalkstein eingeschlossen sind und gleichsam in diesem schwimmen, einen interessanten Beleg dafür, wie verschieden die Plastizität verschiedenartiger, dem Drucke ausgesetzter Gesteine ist. Sie äusserte sich insbesondere dort, wo die verhältnismässig spröden, silikatreichen Pegmatite an die plastischeren Kalksteine grenzen. Während Pegmatitadern zerquetscht und in Stücke zerlegt, Aplitadern sogar — wie ich an einer Stelle beobachtete — gefaltet wurden, kann man am Kalksteine kaum Spuren einer Kataklase beobachten; derselbe passte sich sogar den Bruchstücken der zerquetschten Pegmatitadern an, um die Lücken zwischen diesen auszuheilen; er unterlag also einer bruchlosen Umformung. In den Pegmatitbruchstücken sind dagegen insbesondere in der Randzone kataklastische Erscheinungen, wie z. B. die Zertrümmerung der Quarze, sehr häufig. Die Existenz einer bruchlosen Umformung der Kalksteine wurde bereits experimentell durch ADAMS und NICOLSON<sup>11)</sup> bewiesen. Auch WEINSCHENK<sup>12)</sup> akzentiert den hohen

<sup>9)</sup> F. KRETSCHMER. Des Mineralvorkommen bei Friedeberg (Schlesien). Tschermak's Miner. u. petrograph. Mitteil. Bd. 15, 1896. S. 4.

<sup>10)</sup> F. E. SUSS. Beispiele plastischer und kristalloblast. Gesteinsumformung. Mitt. d. geol. Gesellsch. Wien. II. Bd. 1909. H. 3.

<sup>11)</sup> F. D. ADAMS a J. TH. NICOLSON. An experimental investigation into the flow of marble. Philosoph. transact. royal society. London. 1901.

<sup>12)</sup> E. WEINSCHENK. Über die Plastizität der Gesteine. Zentralbl. f. Min. Geol. u. Palaeont. 1902. S. 161.

Grad der Plastizität bei Kalksteinen, welche auf einer leichten Verschiebbarkeit der Moleküle beruht, gegenüber den spröden Amphiboliten von Wunsiedel im Fichtelgebirge.

Von Interesse scheint es mir in unserem Falle zu sein, dass einerseits eine Pegmatitader in Stücke zerquetscht erscheint, während bei einer Aplitader Faltung beobachtet wurde. Trotz der in ganzen ähnlichen mineralogischen Zusammensetzung beider Adern verursachte vielleicht das gröbere Korn des Pegmatites, dass dieser sich gegenüber dem Drucke anders verhielt als der mehr feinkörnige Aplit.

#### IV. Kristalliner Kalkstein.

Der kristalline Kalkstein von Zechovic bildet ein konkordantes Lager im Paragneisse. In seiner Ausbildungsform besteht er aus lappenförmigen Calcitkörnern; Zwillingsverwachsung nach (0112) ist häufig. Die Zwillingslamellen sind in spärlichen Fällen etwas verbogen. Stellenweise scheinen im Kalksteine auch Dolomitkörner aufzutreten. Vielfach pflegt der Kalkstein eine graue Farbe anzunehmen, welche von fein verteiltem Graphit herrührt. Der graue Kalkstein bildet entweder Streifen oder unregelmässige und verschiedenartig verzweigte Partien. Anderorts findet man wechsellagernd Schichten vom reinem Kalkstein und Schichten reinen Graphits. Auch entstehen durch Anreicherung von Graphit im Kalksteine Kalkgraphitschiefer. Der Graphit bedingt vielfach eine gewisse Schichtung des Kalksteines. In einem Dünnschliffe, in welchem der Graphit in parallelen Streifen eingesprengt erscheint, ist eine kleine Querkluft von sekundär gebildetem Calcit ausgefüllt, welcher keinen Graphit aufweist. Graphitschuppen im Zechovicer Kalkstein erwähnt bereits KATZER.<sup>13)</sup> Der Graphit hat wohl seinen Ursprung in den bituminösen Stoffen, welche dem Kalksteine vor seiner Umkristallisierung ursprünglich beigemischt waren. In unmittelbarer Nähe des Kontaktes mit den eruptiven Ganggesteinen pflegt der Graphit nicht angereichert zu sein oder zu fehlen.

<sup>13)</sup> F. KATZER. Geologie von Böhmen. Prag, 1902, S. 181.

Ausser den genannten Gemengteilen fand ich im Zechovicer Kalksteine Phlogopit, Pleonast, Olivin, Granat, Chondrodit, Epidot, Klinzoisit, Zoisit, Tremolit, grünen Amphibol, Rutil, Sphalerit, Quarz, Magnetit, Pyrit und Chrysotil. Bei Überhandnehmen des Phlogopits entsteht ein kalkglimmerschieferartiges Gestein. Fast schwarze bis dunkelgrüne Streifen, welche insbesondere in der Nähe des Kontaktes des Kalksteines mit den Eruptivgesteinen auftreten, bestehen aus den eben angeführten, zahlreichen Bestandteilen, unter welchen insbesondere Olivin, Spinell und Magnetit reichlich vertreten sind.

Der Phlogopit ist in den Kalkglimmerschiefereinlagerungen recht häufig; er tritt in schwach pleochroitischen Blättern von lichtbrauner Farbe auf. Pleonast ist hauptsächlich in den dunklen Streifen in der Nähe der Eruptivgesteine reichlich vertreten. Er bildet grüne Körner. Bekanntlich ist er überhaupt häufig am Kontakte dolomitischer Kalksteine mit Eruptivgesteinen.

Der Olivin ist oft ziemlich frisch erhalten und pflegt von einem Magnetitrahmen umgeben zu sein. Bei beginnender Umwandlung findet man im Olivinkerne zahlreichen Magnetit und Hämatit. An anderen Stellen ist der Olivin fast völlig in schwach pleochroitischen Serpentin oder in chloritische Substanz umgewandelt. Nach der zahlreichen Ausscheidung von Magnetit zu schliessen, ist der Olivin reich an *Fe*.

Granat ist insbesondere in den phlogopitreichen Partien recht häufig; er tritt in fast durchsichtigen bis graublau durchscheinenden Körnern auf. An einer Stelle fand ich als Einschluss Rutil. Doch tritt dieser auch selbständig auf.

Der Chondrodit ist von gelblichbrauner Farbe und von zahlreichen Spaltungsrissen nach (001) durchsetzt. Er ist starkt pleochroitisch: ||a gelblichbraun, ||b und c fast gleich gefärbt und zwar lichtgelb mit grünlichem Ton.

Der pistazitartige Epidot ist gelbgrün-durchsichtig, und wird unregelmässig vom eisenarmen, gelblichen Klinzoisit durchwachsen. Auch Zoisit ist vertreten.

Tremolit tritt in faserigen bis halmförmigen Partien auf und scheint ein Produkt der Olivinumwandlung zu sein.

Der grüne Amphibol ist stark pleochroitisch und zwar in Längsschnitten blaugrün-grünlichbraun bis braun.

Sphalerit bildet vereinzelte oder gruppenweise auftretende Körner von lichtgelber Farbe mit zahlreichen Spaltenrissen. Ich fand ihn auch im kristallinen Kalksteine von Zuzlawitz im Wolynkatale (l. c. 4, S. 216 u. 218). Quarzkörner sind spärlich vertreten. Reichlich tritt hingegen Magnetit auf, der insbesondere auch bei der Umwandlung des Olivins entsteht. Auch Pyrit ist vertreten. Chrysotil bildet die Ausfüllungsmasse schmaler Spalten im Kalksteine.

Am Kontakte unserer Minette mit dem Kalksteine tritt ein schmales Band eines dichten Kontaktgesteines auf, welches jedoch ziemlich stark verwittert ist. Im Dünnschliffe fand ich, dass es hauptsächlich aus allotriomorphen oder teilweise idiomorphen Feldspäten, welche reichliche Zwillingslamellierung aufweisen oder auch derselben entbehren, besteht. Die Feldspäte pflegen bereits stark umgewandelt zu sein und gehören nach ihrer Lichtbrechung und den übrigen optischen Eigenschaften basischen Gliedern der Labradoritreihe an. Ausser den Feldspäten enthält das Kontaktgestein etwas Quarz und diopsidartigen Pyroxen. Es erinnert vielfach an manche von SLAVÍK (l. c. 9) aus dem Kontaktbereiche von Granit und Kalkstein beschriebenen Erlane.

Die kristalline Beschaffenheit und Umkristallisierung des Kalksteines von Zechovic, sowie die in ihm angereicherten zahlreichen Übergemengteile sind eine Folge der exogenen Kontaktmetamorphose, welche von dem nahen Granitmagma und seinem Gangfolge ausging. Das Auftreten der silikat- und aluminatreichen Partien in Linsen oder Lagen, das spärliche Auftreten von Quarz, sowie die im ganzen gleichmässige körnige Beschaffenheit derselben scheint mir dafür zu sprechen, dass es sich hier um keine wesentliche Zufuhr von  $\text{SiO}_2$  und  $\text{Al}_2\text{O}_3$  aus dem Granitmagma handelte, sondern dass

vielmehr die Konzentration der im ursprünglichen kalkigen, stellenweise vielleicht kalkig-mergeligen Sedimente bereits vorhandenen Kieselsäure, Tonerde, Magnesia und des Fe die Hauptrolle bei der Entstehung der im kristallinen Kalksteine stellenweise angehäuften, oben genannten Partien spielten. Eisenhaltiger Dolomit und Tonerde ergeben Pleonast und Calcit, eisenhaltiger Dolomit und Kieselsäure den Olivin und Calcit; Dolomit, Tonerde und Kieselsäure geben unter Vernachlässigung der Alkalien und des  $H_2O$  Phlogopit und Calcit. Bei allen diesen Umwandlungen wurde  $CO_2$  frei.

Das Vorkommen von Spalerit und der Fluorgehalt des Chondrodits weisen wohl darauf hin, dass hier auch pneumatolytische Vorgänge stattfanden.

Bei der Entstehung des erlanartigen Gesteines am Kontakte der Minette und des Kalksteines, möchte ich mit Hinsicht auf die zahlreichen Feldspäte, den Quarz und den Pyroxen auch auf einen Stoffaustausch bzw. eine Stoffzufuhr aus dem Eruptivgesteine schliessen.

Als Produkt einer endogenen Kontaktmetamorphose fasse ich das Auftreten von Pyroxen und Granat in den Apliten, von Pyroxen im Pegmatite auf.

*Aus den geologischen Instituten  
der beiden böhm. Hochschulen in Prag.*



III.

O umělém vypěstění pohlavních tvarů v rodě  
*Microstomum* O. Schm.

Sděluje Dr. **Emil Sekera**, c. k. prof. reálky a docent  
na vys. škole technické.

S 1 tabulkou.

Předloženo dne 9. února 1917.

Vztahy nepohlavního a pohlavního rozmnožování v rodě *Microstomum* O. Schm. jsou již dlouho předmětem jednotlivých pozorování různých autorů, nicméně nebylo dosaženo jistoty v některých otázkách, jak doznává F. VON WAGNER (19.) ve své úvaze, připojené k monografii turbellarií v BRONNOVĚ sbírce »Klassen und Ordnungen des Thierreichs« z péra L. VON GRAFFA (na str. 2453 a násl.). Hlavní příčina nedostatku dotýčené přesnosti od autorů požadované záleží v neúplnosti metody pozorovací, ježto nebylo souvislé řady v pozorováních autorů, nýbrž jen zachycena ojedinelá data a z nich vyvozovány závěry mnohdy protichůdné. Zejména zprávy o pohlavních ústrojích zmíněného rodu možno označiti jako náhodné, ježto se vyskytují ústroje ony jen v určité době. Spokojí-li se sběratel s jedinci, jež právě nasbíral, pak ovšem neobdrží celkového obrazu, ježto týž vyžaduje celé řady pozorování po sobě sledujících. Proto jest třeba přinesené jedince izolovati a přihlížeti k pozvolnému rozvoji jak dělení, tak i ústrojů pohlavních, jsou-li již založeny, až do skončení jich úkonů rozmnožovacích, na př. položením vajíček. Tato okolnost předpokládá opět různá opatření, aby v nádobkách, kde jedince pohlavní hodláme pěstíti, byl dostatek potravy, rmutu ústrojného i rostlin, v nichž hlavně

drobní koryši nalézají hojného úkrytu. Ponecháme-li vše náhodě, dočkáme se mnohdy výsledku nepříznivého — totiž že nám jedinci, již jsou známi svojí hltavostí a všežravostí, hladem pohynou. Při celkem odměřené době životní, kdy se ústroje pohlavní vyskytují, není divu, že jen někteří pozorovatelé je viděli a popsali, ačkoliv způsob rozmnožování nepohlavního jest znám již od dob O. F. MÜLLEROVÝCH (r. 1774). Známa jsou rovněž jména autorů, již jednotlivé ústroje jaksi náhodně zjistili a popsali, OERSTEDEM (13.) počínaje (r. 1844). Že však již CORDŮV (2.) druh *Stylacium isabellinum* z tůní vltavských u Libně pocházející již v r. 1838 byl vyobrazen s vaječným v zadní části těla, bylo přehlédnuto, ač tím právě naznačen důvod, proč uvedený druh musí býti sto-tožněn s *Microstomum lineare* (jak HALLEZ již činí), a nikoliv se *Stenostomum leucops* neb jinými druhy. Teprve MAX SCHULTZE (17.) podal podrobnější výklad i vyobrazení ústrojů pohlavních v poměru rozmnožování dělením a tato pokládají se od mnohých autorů za směrodatná, ačkoliv mají skrovné zvětšení. Poněkud větší obrazce má již HALLEZ (10.), ale řadu ještě neúplnou.

Ani přednímu monografistovi L. v. GRAFFOVI (5., 6.) nepodařilo se rozřešiti dotýčenou otázku pohlavních ústrojů v rodě *Microstomum*, tak že teprve žák BRAUNŮV v Jurjevě, D. RYWOSCH (14.), některé podrobnosti sdělil, ač bez obrazců. Současně zabýval jsem se sám pozorováním tvarů pohlavních, jež jsem v hojnosti nalézal od r. 1885 v tůních povltavských na různých místech v době podzimní a počal sledovati jich rozvoj. V práci své (15.) podal jsem také přesnější rozbor jich i vyobrazení vystihující jednotlivé otázky, jež ve zmíněné monografii byly na přetřes uvedeny. Údaje moje zůstaly dodnes platnými, ježto podrobnější zprávy, zvláště po stránce pletivné, ani pozdější práce ZABUSOVA (20.) nevykazují. Není divu také, že GRAFF sám musil obrazce moje reprodukovati v souborném díle BRONNOVÉ: Klassen u. Ordnungen etc. (7. tab. XXIX. obr. 11—13.) BÖHMIG (1.) sice u příležitosti zjištěných ústrojů pohlavních u *Microstomum papillosum* načrtl několik otázek, jež se mu zdály nerozřešenými i po mém popisu — zvláště kdy jednalo se mně v práci výše citované jen o vylíčení anatomické stavby a nikoliv o rozvoj jich až

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 3

na konec. Doznávám sám, že tenkrát ušel mně z neúplně provedené metody závěrek, tak že jsem tehdáž ještě položené vajíčko neviděl, ježto mně většinou isolování jedinci, jak jsem již naznačil, hladem zašli. Nicméně spor o jedince různopohlavné aneb obojetné nezdál se býti ani po mých, ani ZABUSOVÝCH pozorováních přesně vyřízen, tak že WAGNER odhodlává se k výroku (19. str. 2454): »Auch die aus neuerer Zeit vorliegenden Angaben gestatten noch keine einigermaßen befriedigende Zusammenfassung, stehen vielmehr einander zum Teil sogar diametrad gegenüber . . .« Měl jsem ovšem příležitost, zvláště pokud jsem meškal na venkově, každoročně po uveřejnění svých výsledků v uvedené dissertaci, nový materiál si opatřiti, ale shledal jsem se vždy s týmiž výsledky, jak jsem je dříve popsal, že objevovali se nejprvé jedinci samčí, později samičí, ano i dočkal jsem se položení vajíček, jež jsem dále pěstil. Zhotovil jsem také řadu preparátů řezových, tak že mám všechny podrobnosti připraveny pro chystanou monografii českých turbellarií.

Než přece se mi zdálo, že řady mých pozorování vykazují sem tam nějaké mezery, zvláště pokud se týče podrobného udání časového, kdy rozvoj začíná, končí a jaké jsou poměry po ukončení období pohlavního i v přírodě. Neboť mnohé kusy pohlavní, přenešené do teploty pokojové, přestaly vytvářovati další ústroje v tom smyslu, že varlatové váčky se poznenáhlu rozpadaly a stravovaly, neměly-li ještě vytvořené sběrné chámové s pyjí. Rozdělivše se pak rychle, vypoily z řetězce samčí zooid a rozmnožovaly se dále nepohlavně. Tak se i stalo, byl-li v zadním jedinci založen vaječník, že poznenáhlu byl rychlým růstem předcházejících zooidů isolován a teprve pak vajíčko dozrávalo — nezašel-li ovšem dříve hladem aneb nestal-li se kořistí jiných. Ba v jednom případě došlo i k vytvoření dvojčatného tvaru, jak jsem o něm již referoval (16.), jakožto nejpádnějšímu dokladu, že jedinci, opatření pohlavními ústroji, jsou s to i dále se dělití — zkušenost to moje víceletá — za okolností příznivých, jako jest zvýšení teploty, změna pobytu atd.

Ve volné přírodě objevují se pohlavní tvary již v době největšího množství potravy, jež záleží nejen z drobných koryšů, jako čočkovec, perlooček, skořepatek, ale i z larev

hmyzových i jiných zbytků živočišných a rostlinných, udržuje se tak v náleveh a akváriích jen pokud stačí tato zásoba.

První záznamy moje o pohlavních tvarech v krajinách hornatějších, na př. v tůních a rybnících na českomoravské vysočině aneb v brdském revíru, vztahují se k měsíci srpnu, v okolí pražském až v září, říjnu a listopadu. Daly se pak sledovati až do prvního zamrznutí našich tůní ku konci listopadu neb na začátku prosince.

Občasné zvýšení teploty v některých týdnech podzimních znamená bylo i obnoveným rozmnožováním nepohlavním jedinců na určitých nalezištích, tak že v objevování pohlavních kusů mohlo nastoupiti několik období. Pozorování tato, byť byla prováděna na pravidelně přinášeném čerstvém materiálu, nemohla ukázati přece plynulý jich postup rozvoje, jak by se mohlo předpokládati v případech, kde by kusy pohlavní mohly býti uměle pěstěny, jak se mně podařilo u celé řady jiných druhů našich sladkovodních rhabdo-coelid. Různé pokusy moje ztroskotaly mnohdy, kdy se mně zdálo, že zastihnu úplně celý postup a to vymizením jedinců z hladu.

Teprve v měsíci září r. 1915 šťastnou náhodou nalezl jsem způsob, jak by bylo možno vypěstiti pohlavní tvary.

V nádobce, kde byly chovány a krmeny rozřezanými žížalicemi některé druhy planarií (zvl. *Pl. vitta* a *albissima*), zůstalo též několik jedinců druhu *Microstomum lineare*, již se hojně pomnožili dělením. Všimnul jsem si pak, že někteří z nich byli celí červení, jakoby se byli nassáli krve ze žížalice a přihlížel jsem častěji k nim při krmení planarií. A vskutku shledal jsem, že k předloženým novým kouskům slézali se poznenáhla všichni jedinci *Microstomat* v nádobce, jakoby je někdo svolával, a největší z nich snažili se polknouti téměř celé kusy žížalice, oblézající je směrem do předu, když byli jeden konec kusu šťastně do otvoru ústního vpravili. Byl to pro mne již známý zjev, neboť tak si počínali i nemertini sladkovodní, jak jsem to vylíčil ve své zprávě\*) a zhruba připomínal i výjevy při polykání hadů, zvláště hroznější.

\*) E. SEKERA: Beiträge zur Biologie der Süßwassernemertinen. (Věstník kr. spol. nauk 1912.)

Mnohdy s sebou kousek žížalice pozřené ještě zmítal a zdál se působiti vnitřní obtíže, ale i malý jedinec nevypustil více své kořisti, dokud všechnu krev nevyssál, načež zbytek pokožky byl poznenáhu ústním otvorem vyvržen.

Po několika dnech, když *Microstomata* takto snadno byla nakrmena, shledal jsem ku konci září, že na jednotlivých kusech objevují se bělavé skvrny uprostřed těla a při podrobnějším rozboru shledal jsem, že jsou to základy vaječnicků. Pochopil jsem hned, že jsem na stopě pravé methodě, jak budu moci sám vyvolati i pěstiti pohlavní jedince — totiž pravidelným příkrmováním krví žížalice, což se mně již u jiných druhů dlouho dařilo (*Bothrioplana*, *Prorhynchidi* a j. v.).

#### A. Přehled pokusů a vlastních pozorování.

Jakmile jsem zpozoroval, že poznenáhu u všech jedinců druhu *Microstomum lineare* objevují se založené vaječnický, vybral jsem je ze společnosti planarií a oddělil do zvláštní nádobky, kde v hojném rmutu ústrojném jsem je počal pravidelně příkrmovati, kdykoliv jsem zjistil, že jsou vyhladověni, což se opakovalo v době tří dnů až celého týdnu. Mohl jsem pak bez ohledu na poměry teplotní neb v ústředí, kde se zdržují, věnovati pozornost rozvoji ústrojů rozmnožovacích až do položení vajíčka a získati odpověď na předložené otázky zmíněných již pozorovatelů. Bylo-li třeba, pěstil jsem pak ojedinelé kusy ve zvláštních nádobkách, abych seznal zejména rozdíly časové při rozvojném postupu.

Všechna pozorování konána byla na živých jedincích, jak pochopitelně, neboť celková průhlednost jich dovoluje velmi dobře pozorovati vnitřní ústroje a pohlavní zvláště.

Není třeba užívati řezové metody ke kontrole, máme-li druhy obojetné neb různopohlavní před sebou, jak Rywosch kdysi navrhoval — neboť nepatrné ústrojí mnohdy se ani dobře nezachová, nemáme-li řezy správně vedeny. Je to viděti též z obrazců ZABUSOVŮVÝCH (20. obr. 1.), že nám neposkytují celkový názor, jako když je odkreslíme za živa. Ovšem pro podrobnosti pletivné až cytologické je potřebí zhotoviti též řezové preparáty z různých poloh, aby vysvitla hlavně povaha jádra a jeho změny před oplozením neb po něm.

Isolační moje pokusy počaly hned na začátku měsíce října, kdy v mých nádobkách bylo zastoupeno až 50 jedinců, kteří neustali se dělit, tak že dotýčný počet byl dlouho zachovávan a vyžadoval stálého přikrmování, jež bylo buď každodenně prováděno, pokud jsem měl zásoby žízalic, aneb později i po několika dnech v měsících zimních. Prostor, na kterém žily pěstěné kusy, byl celkem skrovný, neboť tyto zalezly po nakrmení v kousky rmutu ústrojného ze zbytků rostlinných aneb mezi lístečky úlomku rašelinníkového, jež jsem do nádobky vložil. Zřídka bylo přidáno několik kapek čerstvé vody, tak že se poměry zevní nijak neměnily. I tu jsem měl příležitost pozorovati, jak se jedinci *Microstomat* chovali *stereotropicky* choulíce se ve skupinách mezi lístky rašelinné neb do rmutu, takže týž byl celý prolezlý, bylo-li jich pohromadě větší množství. V tomto stavu trvali během dne i v noci a jen ráno bylo pozorovati živější pohyby a přelézání sem tam, jakoby byli světlem probuzeni, aby po chvíli opět zalezli a se ukryli. Docela jinak se však zachovali, jakmile do nádobky byly vloženy rozřezané kousky žízalice neustále se smršťujících neb se kroutících. Rozvluhnutí tím v nádobce způsobené bylo ihned pocitováno a *Microstomata* ze všech stran vystrkovala hlavičky, jako by *reotropicky* zachycovala dojmý, načež vylézající jedinci i ze vzdálenosti několika centimetrů odhadli směr, odkud vlnění se rozšířilo a tamtéž spěchali. Za několik okamžiků byla kořist nalezena a první kus, jakmile se přiblížil na několik millimetrů k ní, po chvíli se zarazil, jakoby očichával; rychlým pohybem na to octnul se u naříznuté části, z níž mnohdy ještě kapky krve odpadávaly, načež rychle sem tam se kroutil a hleděl zachytiti roztaženým otvorem ústním jeden konec pohyblivého kousku žízalice. Když se to podařilo, tu vylíčeným již způsobem snažilo se *Microstomum*, lezoucí ve směru podélném do střední své části, vsoukati dotýčný kousek, byť sebou zmítal jakkoliv. U větších úřezků žízalice dokonce dva exempláry z obou konců se zachytily a nepustily se více, dokud úplně kus se neroztrhl a v těle neuvízl.

Byla-li jedincům předložena rozřezaná beruška neb larva hmyzí, tu velký počet kusů se shromáždil u ronící se krve aneb rozrušených ústrojů a hleděly dostati dovnitř svého těla

části tykadel, nohy celé, plátky, pohlavní žlázy a pod., takže vlastní tvar se mnohdy změnil až v neobvyklou nestvůru, dokud dotyčné části nebyly opět vyvrženy. Bylo opravdu velmi zajímavo pozorovati toto úsilí o kořist a různé jich individuální snahy co nejvíce získati.

Poznenáhlu u všech pěstěných jedinců objevující se žlázy pohlavní byly jen vaječníky a po celou dobu další nebylo shledáno samčích ústrojí, což by musilo jistě nastati, kdyby mělo platiti Rywoschovo pravidlo, že u *Microstomum* převládá proto g y n i e. Již ve své první práci (15.) ohražoval jsem se proti dotyčnému názoru a uvedu ještě další doklady. Dle svých zkušeností z dřívějších let předpokládal jsem správně, že doba vytvořování samčích ústrojí byla již odbyta a také jsem neměl příležitosti po další první pozorovací období (v r. 1915) zjistiti snad i jedince obojetné, jakéž jsem sám již nakreslil (15. tab. I. obr. 3. 4.) a později několikrát zjistil.

Bylo to pak 29. září 1915, kdy byly spatřeny prvé základy vaječnicků u jedinců dvou- i čtyřzoooidových obyčejně již nestejně velikých, tak že vaječníky v zooidech starších, t. j. v zadnějších byly větší než v předních, z čehož vidno, že se postupně zakládaly, jak jsem již udal v prvé práci své (15. obr. 1.). Průměry kulovitých základů byly různé; nejmenší činily 30—70  $\mu$ , kde ještě střední buňka nebyla odlišena; byla-li již a vytvořovala-li zrněčka žlutková, tak že představovala celý follikul buněčný (15. obr. 8. na tab. I.), měřila již 0.11  $mm$ . Neměl jsem totiž dříve příležitost měřiti dotyčné ústrojí v jeho vývinu a protož přidávám nyní poměrné rozměry vaječnicku, jak jsem je postupně zjišťoval.

Musím však hned zpředu upozorniti, že převládala u jedinců v nádobce pěstěných veliká rozmanitost v dočasném rozvoji vaječnicků, neboť u většiny dobře živených kusů i při tomto vytvořování samičích žláz stále se zakládaly nové zooidy, takže mnohé řetězce ukazovaly velmi různá vývojová stadia vaječnicků. Zejména okreslený případ obr. 1. (15.), kde zooidy I. a II. stupně měly již žlutavíci vajíčka a hotový již vejcovod, zooidy III. stupně pak jen základy vaječnicků bez vejcovodu — zjištěn byl po celou řadu let na různých nalezištích velmi často, tak že může býti pokládán za normální

zjev. Jak jsem již při tom tehdaž podotýkal, že podobně vytvořený řetězec nemá dlouhého trvání, an se snadno rozpadá na jednotlivé zooidy, jež pak samostatně žijí a že ústrojí v nich dozrávají na vajíčka, shledal jsem rovněž každým rokem. To platilo hlavně u kusů z čerstvých nálevů přinešených, když jsem je počal pěstiti a zůstalo v platnosti i u jedinců právě živých. Než i tu shledal jsem některé nápadné odchylky, z nichž sem tam jsem zachytil případy vykreslené v obr. 1. tab. I. ze 6. října 1915. Prvý představuje jedince 4 mm dlouhého (v šířce 0.33 mm), složeného původně ze 3 zooidů, kde prvý a poslední má již též naznačenou příčku bez založených ústrojů. Poměr délek zooidů byl 1.5, 0.9 a 1.7, přičemž u příčky hlavní mezi I. a II. zooidem měřil základ vaječnicku 0.11 mm; v zooidu druhém ve výši 0.2 od příčky zadní byly již dvojí nestejně veliké základy ještě bez založeného vejcovodu (po délce 0.3 mm), v třetím ve vzdálenosti 0.44 od špičky tělní byl již dozrávající vaječník žlutavý s menším základem na hoření, vejcovodem pak na spodní straně, tak že délka celého ústrojí v souvislosti páčila 0.55 mm a hned se výše nad ním vytvořovala nová příčka. Část, označovaná RYWOSCHEM a mnou jako vejcovod poznenáhla se vytvářející v podobě zahnuté a k povrchu směřující chodbičky kolem dokola ovroubené zvláštními vakovitými buňkami, odpovídá úplně pozdějšímu úkonu, ježto tudy prochází vajíčko hotové a roztažení sprostředkují tyto obalující svaly, jichž povahu správně označil RYWOSCH jako »Schlauchmuskeln« dle dřívějšího GRAFFOVA pojmenování. Pokud jsem neviděl v letech dřívějších pochod kladení vajíček, pokládal jsem ústrojí ono spíše za pochvu pohlavní žlázami prostoupenou, ale seznal jsem později pravou činnost jeho, ač je možno, že i chitinová pyje může sem proniknouti a buňky chárnové propustiti k buňce vaječné, jak se o tom později ještě podrobněji zmíním.

Z případu popsaného vysvítá, že schopnost dělivá neustává ani když jsou již ústroje pohlavní založeny a vede opět k celkovému oddělení zooidů, když dosáhly určité délky bez ohledu na rozvoj dotyčných ústrojů plodných, jež dozrávají pak samostatně.

Ještě větší časové rozdíly vyskytly se v dalším případě

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 9

obr. 2., kde jedinec (2·5 mm), vytvořivší již žlutavíci vajíčko na zadní třetině těla (ve vzdálenosti až 0·8 od špičky tělní), rozdělil se ve vzdálenosti 0·2 nad vaječným, tak že nově vzniklý jícen byl jen nepatrně vzdálen od posledního ústrojí a výše nad přehrádkou objevil se nový základ s vystupující buňkou střední (v průměru 0·11). Za čtyři dny již rozvoj posledního základu pokročil tak dalece, že byl žlutavý a vejcovod vytvořen, kdežto vajíčko ve spodním zooidu se zakrouhlilo a bylo připraveno k položení, což se stalo až po odloučení obou zooidů.

V třetím případě dokonce (obr. 3.) vytvořily se v předním zooidu tři nové příčky, tak že řetězec dosáhl délky 3·5 mm, kdežto zadní zooid s vysoko pošnutým vajíčkem v rozměrech 0·33/0·22 mm (ve výši 0·55 mm od špičky) měřil polovinu 1·7 mm. Když se zadní zooid po krátké době oddělil, mohly nově připravené zooidy dále růsti a množiti se obvyklým způsobem.

Vylíčené případy nelze vykládati nějak za abnormální vlivem pokojové teploty, poněvadž i v dobách dřívějších zastíženy byly u jedinců z přírodních poměrů přinešených.

Tak první případ objevil se každým rokem na různých nalezištích; případ druhý zjištěn na př. 24. listopadu 1904 v Táboře, po druhé pak 9. listopadu 1906 ze zátoky Jordánské tamtéž.

Případ třetí, docela totožný, objevil se u jedince přinešeného 19. října 1914 z tůní polabských u Čelakovic, jehož životní oběh sledován byl až k oddělení zooidu zadního, jenž pak položil vajíčka, kdežto přední zooidy žily pohromadě jako řetězec 4zooidový, když se prodloužila špička tělní v rozměrech obyčejných.

Nestejným vytvořováním příček v různých řetězcích stávala se poloha dozrávajících vajíček velice měnlivou a také jich vzdálenost od jícnu neb špičky tělní, kteráž neustále se prodlužovala. Tak zjištěno, že u jedince 2·2 mm dlouhého vajíčko již žlutavé bylo vzdáleno od špičky 0·7 mm; vejcovod měřil po délce 0·2, vajíčko samo 0·55/0·4 v délce-šířce se bělavým ložiskem buněčným na hoření jeho pólu. Z tohoto během týdne vytvořilo se menší vajíčko, jež rychle žlutavělo, načež oboje vajíčka ku konci druhého týdne byla současně

položena. Páčila se tudíž rozvojná doba celého ústrojí na tři týdny — což asi průměrně se shodovalo u jiných případů.

Ve starších svých záznamech z předešlých let nalezl jsem více dokladů k podobné činnosti rozmnožovací, kde po oddělení zooidů s plodnými ústrojí samičími rozdělil se přední zooid ještě několikrát, zvláště byly-li přeneseny dotyčné kusy do teploty pokojové a dále pěstěny. Tak vznikl i dvojčatný tvar z r. 1910, jak jsem jej popsal v jiné práci (16.).

Ze všech těchto starších případů musím vytknouti zjev neobyčejné plodnosti, jak jsem jej zastihl r. 1895 a to 6. října ve Vlášnickém rybníce u Pelhřimova na českomoravské vysočině (obr. 4.). Řetězec čítal 4 zooidy úplně jícny i očními body opatřené, z nichž tři přední byly ještě dále příčkami rozděleny, tak že vlastně bylo tu sedm článků. Ve všech zooidech byly založeny vaječníky a to nad každým již zrajícím i černajícím objevilo se po 2 až 5 follikulech nestejně velikosti a stáří, ač rozdělení v dečinné zooidy současně postupovalo. Ještě nebyly založeny ani základy vejcovodů — neboť základy vaječné spočívaly u mladších zooidů téměř nad příčkami jich; tím méně mohly tu býti stopy po zbytečích samčího ústrojí. V celku bylo tu as 23 vajíček založených. Řetězec zmíněný nevydržel dlouho v tomto spojení a rozdělil se pravidelně, tak že spodní tři zooidy tvořily pak samostatného jedince a po 6 dnech bylo zjištěno, že u všech založených vaječnicků v každém zooidu byl již vyvinut vejcovod a v posledních dvou zooidech již žlutavíci vajíčka; výše nad nimi byl ještě týž počet pozvolna se rozvíjejících vajíček ještě s tmavými zrněčky žloutkovými, jak jest naznačeno na obr. 11. Jest jisto, že by došlo k postupnému vývoji všech po šťastném položení vajíček již hotových, kdyby životní poměry byly dále sledovány. To se však nestalo a protož omezují se jen na podaný popis. Neboť od té doby jsem podobný případ nezjistil, tak že byl jistě výmínečným projevem rychlého individuálního rozvoje, spojeného s dělením i zakládáním ústrojí samičích.

Jenom by se dal s ním porovnat zjev zastižený 1. září 1915 v lučních rozlitiích u Chrudimky v Hlinsku na českomoravské vysočině, kde řetězec, čítající 16 zooidů (v délce 4·5 mm), měl v každém druhém zooidu založeny dvojité vajíčky

varlatové, jež po případném oddělení vytvořily samostatné samčí jedince o 4 zooidech. Také tento případ nemohl být dále sledován.

Větší počet založených follikulů za sebou okreslil jsem již v první práci (15. obr. 12.), kde kromě dvou vajíček v řadě nad sebou umístěných a žlutavících ještě čtyry mají menší ve dvou řadách, byly vytvořeny, tak že došlo k období vaječnicků u *Macrostomid* neb *Prorhynchidů*. Nemusí však býtí vajíčka tato vždy stejného stáří, nýbrž postupně se rozvíjejí, ač i zjištěna byla vícekrátě dvě až tři vajíčka ve stejném stupni rozvojovém (i žlutá) buď nad sebou, neb vedle sebe, tak že nabývaly podoby dvojčatné až trojčatné (obr. 5. a 6.). Obvyčejnějším jest však zjev, že dozrává jen jedno vajíčko, když se byly okrajné buňky poznenáhla vstřebaly a vytvořila se pevnější oranžová blána, v ojedinelém zooidu, jenž mnohdy měří sotva 0.8—1 mm, při čemž jedinci s vajíčkem až 0.45 v průměru jest obtížný pohyb. Zhusta bylo pozorováno, že podobné kusy nepřijímaly již potravu, stahovaly se a ukrývaly se, dokud vajíčko nebylo položeno.

Před tímto úkonem téměř v kouličku stažený jedinec mocnými křečovitými pohyby vytlačoval je poznenáhlu z vejcovodu a když bylo již mimo tělo, delší dobu staženě odpočíval. U slabých, zvláště hladových kusů mnohdy následoval rozpad těla v beztvárnou hmotu, již čile jiní obyvatelé, ať již nálevníci, ať *Stenostomata* a j., rozrušovali.

Než u silnějších jedinců bylo zjištěno dalším pěstěním, že po položení vajíček nemusí zahynouti, jak též uvedl Rywosch. Isolované takto kusy byly pěstěny dále, aby mohl býtí sledován další osud jich a bylo shledáno, že v příznivých případech rostly dále, až se opět vytvořila příčka a vznikly dva zooidy. Při tom byl vejcovod stále zachován, tak že byl důkazem pro položené vajíčko. Podobní jedinci byli dokonce i ve volné přírodě zjištěni — na př. 9. listopadu 1906 z pobřeží rybníka Jordánského v Táboře, jenž za 5 dní byl již úplně rozdělen. Při dalších příznivých podmínkách byl jistě zooid s vejcovodem vypojen a vznikaly další zooidy.

Jen v případě ze 27. září r. 1902 z okolí Tábora bylo zjištěno, že po položení vajíčka za 24 hodiny objevil se nad prázdným vejcovodem nový základ, z něhož 6. října bylo vy-

tvořeno již oranžové vajíčko schopné k položení — což byl také nejčasnější případ za celou dobu mých dlouholetých pozorování. Dával jsem tudíž pozor při těchto pěstěných exemplárech v r. 1915, zdaž dojde k nějakému podobnému zjevu a isoloval jsem některé jedince, kteří byli již položili vajíčka. A tu v jednom případě dočkal jsem se zjevu, jenž vysvětlil mně, proč Rywosch z obdobného asi případu soudil na převládající protogynii v rodě *Microstomum*, ač to byl vskutku výmínečný případ, jenž se mně již neopakoval v další řadě pokusné.

Dvouzooidový kus 26. října měl v každém zooidu již žluté vajíčko připravené k položení, což nastalo po oddělení obou zooidů za 3 dny. U zvláště izolovaného zooidu druhého (2·2 mm) položeno bylo vajíčko 0·44/0·27 mm až 5. listopadu; týž nezahynul však, nýbrž nassál se opět krve ze žížalice a vydržel, jakmile poněkud okřál a rostl poznenáhlu. Délka jedince pěstěného zmenšila se značně po položení, tak že jen poznenáhlu dosáhl bývalých rozměrů a již 14. listopadu objevila se nová příčka, tak že vznikly opět dva zooidy po 1 mm, kde v zadním byl ještě zachován vejcovod, nad nímž objevil se větší počet lesklých mikrosporidií, jež se čile rozmnožovaly. V předním zooidu byl zpozorován nad příčkou kulovitý shluk jako ojedinelé varle, jenž rychle rostl, tak že se níže vytvořila pak zřetelná sberna chámová (v průměru 67  $\mu$ ) se žlázami a dvojitě vinutou pyjí (v délce as 80  $\mu$ ), jejíž špička vynikala z otvoru v pokožce (obr. 7.). Samčí tento zooid oddělil se kolem 30. listopadu a byl pak při pozorování náhodou rozmáčknut, kdežto druhý zooid s vejcovodem izolován dále a dosáhl 4. prosince opět délky 1·5 mm a vytvořil opět příčku nad zmíněným ústrojím, jež bylo pak téměř uprostřed nového zooidu. Nově vznikající tyto zooidy neměly již žahavých buněk, jako prvotní mateční jedinci a byli docela průhlední po vyhladovění.

Další postup nebyl již sledován a jest viděti, že tato schopnost dělivá jest velmi úsilná, dostane-li se jedincům dostatečné potravy i poměrné ochrany od jiných škůdců. Okolnost tato jest velice důležitá pro poměry stále se vytvářejících samičích jedinců, jak se v nálevech mých objevovaly, že přece občas se mezi nimi může vyskytnouti ojedinelý

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 13

samčí kus, jenž přispěje k oplození vajíček, aby nebyla na prázdno položena. Neboť většina vajíček od těchto prohlížených a izolovaných kusů samičích byla položena, aniž by došla oplození, ježto kromě uvedeného případu neobjevili se tam jedinci se samčími ústroji. Vajíčka vůbec byla zvláště oddělena a prohlížena, dojde-li v nich k vývoji zárodků. Jakkoliv vajíčka v těle *Microstomat* jevila většinou tvar vejčitý, vyrovnala se po položení úplně v kulovitou podobu, tak že velikost mohla dle průměrů jich býti srovnávána. Rozměry ty měnily se dle velikosti jedinců aneb základu vaječnicků v těle mateřském, vyšší oddíly dávaly obyčejně menší vajíčka: jen zřídka, jako na obr. 5., byla úplně stejná. Taktéž až do úplného vylíhnutí mláďat zachovala svou oranžovou světlejší nebo tmavší dle poměrů barvitost a dala se hned rozeznati od vajíček *Mesostomid*, jež obyčejně zčernala a byla spíše čokkovitá, jakož i od stejně velikých vajíček druhů z rodu *Phaenocora*, jež podobně změnila barvu. Přesně měřené průměry celé řady vajíček v dobách dřívějších obnášely 0.25—0.35—0.4 a shodovaly se s těmito vypěstěnými, tak že lze z toho viděti, že ani velikost jedinců pěstěných se průměrně neměnila, jakož i mláďat vylíhnutých, tak že se zachovává stále úměrnost tělesná s poměry životními.

Poznenáhlu v měsíci prosinci všichni jedinci opatření vajíčky se jich zbavili a velmi mnozí, pokud nezašli, rostli a dělili se dále, tak že vytvořila se pokolení nepohlavní, jež postrádala buněk žahavých a byla téměř průhledna.

Také i v přírodě v tůních objevovali se současně jedinci, již vytvořovali vajíčka a poněvadž teplota udržovala se na poměrně vyšším stupni, není divu, že ještě v polovici prosince 1915 přinešena byla *Microstomata* se zakládajícími se neb dozralými žlutými vaječníky.

V měsíci lednu a únoru 1916 přibývalo jedinců v nádobkách, kdež byli stále krmeni jednak rozřezanými žízaliciemi, jednak beruškami a rozmnožili se velmi hojně, při čemž řetězce dosahovaly opět 3—5 mm. Ve rmutu na dně zůstaven byl větší počet vajíček, jež byla občas prohlížena a zjištěno, že již v lednu a únoru objevovaly se od skořápek odloučené zárodky, jež v některých počínaly již kolovati (obr. 8.).

Teprve 8. března bylo v nádobce s vajíčky uschovanými zjištěno mládě 0.55 mm (o šířce 5krát menší) s nápadnými skvrnami očními a žlázami objícnovými, jež mělo již ve výši 0.22 mm od špičky založenou příčku. V tělní dutině pohybovalo se mnoho bloudivých buněk mesenchymových, jež se poznenáhlu ztrácely. Jedinec byl úplně průhledný, beze všech výtvarů pokožkových a rychle rostl a se dělil v dalších dnech. Také prázdná skořápka k němu patřící byla nalezena, tak že lze se právem domnívati, že se v nádobce vylíhnul (obr. 9.).

Také i v jiných nádobkách uschovaná vajíčka poznenáhlu vymizela a přibýlo obyvatelstva z jedinců *Microstomat* se skládajícího, již se rychle rozmnožovali dělením. Ježto nebylo většinou mezi nimi pozorováno samčích jedinců, byla by tato vajíčka zůstala neoplozena a přece se vyvinula. Zda tomu tak bylo, prozatím nechávám stranou, ježto důkaz musí býti veden z povahy jádra, jak se zachovalo během zrání, k čemuž bude třeba opětovné kontroly na seriích řezových.

Mnohá z izolovaných vajíček, ačkoliv měla uvnitř poněkud zárodky, byla pak plísněmi obdána, tak že nedošlo k jich uvolnění, ale spíše k záhubě jich, vnikly-li plísně dovnitř.

I v této otázce, zdali se mláďata líhnou hned aneb až na jaře, nebylo jistoty, jak svědčí sdělení DORNEROVA: »In einem Falle gelang es mir in Teilung begriffenes Weibchen zu beobachten, bei dem das Mutterindividuum ein Ei entwickelt hatte, während die Tochter ein sich lebhaft bewegendes, völlig ausgebildetes Junges in ihrem Uterus beherbergte, sodass auch das Genus *Microstoma*, wenngleich selten, lebendig gebärend ist . . .« (3. str. 9.). Z různých obrázků již uvedených jest vidno, že není tu žádné dělohy, že vajíčko jest pravidelně položeno mimo tělo a že vývoj děje se později docela normálně a jestli vskutku bylo tam nějaké vajíčko s pohyblivým zárodkem, může odpovídati případu, jež jsem také již ve své první práci uvedl, totiž že to mohla býti stejně veliká, žlutavá vajíčka motolice uvnitř již živé a otáčivé (15. tab. I. obr. 13.), jež asi jako cerkarie do těla vnikla a zde se encystovala. Jen vajíčka velmi časně položená, na př. v září a na začátku října, mohla by v přírodě při teplém počasí vydati mláďata, ale tato sotva by přestála zimu v našich podnebních

poměrech, kdyby byla poněkud tužší a tůně by zamrzly. Právě vytvoření vajíček na podzim jest ochranou přírodní proti vyhubení druhu při nastalé větší zimě.

Na počátku března jaksi omlazení a hojněji se rozmnoživší jedinci *Microstomat* pěstěných byli znovu pravidelně přikrmováni, tak že opět tvořili řetězce o 4 a 8 zooidech a tu počaly se opět objevovati v posledních zooidech pohlavní ústroje a to samčí tentokráte, jak jsem to již po celou řadu let pozoroval v přírodě. Dle zápisků mých objevovali se jedinci samčí v přírodě v jakýchkoli krajinách českých (pohorských i středočeských) v měsíci srpnu a to od začátku až do polovice neb do konce měsíce září, načež nastoupilo nějaké krátké období kusů jen se dělicích, bezpohlavních, aby vystřídány byly samičimi neb obojetnými zástupci. Tvrdil jsem proto dle těchto zkušeností, že převládá tu v zásadě protandrický cyklus.

U pěstěných kusů v nádobkách poznenáhlu skutečně u všech objevovala se založená varlata a vytvořily se sběrné chámové s pyjemi — jako na potvrzení mých starých názorů.

Zpočátku to byly jen poslední zooidy, kde zřetelné pyje se objevovaly, ale později zakládaly se dotyčné ústroje i v mladších zooidech, tak že se objevovaly i řetězce samčí.

Nerozhodnutá dosud otázka, zda objevují se jen jednoduché neb dvojité váčky chámové, rovněž se mně naskytla, když jsem měl před sebou kusy nejen s jedním, ale i dvojitými varlatami v jedné nádobce, tak že pozorovatelé obou případů jsou v právu.

Počínaje OERSTEDEM (13.), jenž viděl jen sběrnou s pyjí chitinovou, potom M. SCHULTZEM (17.) a DORNEREM (3.), již se zmiňují jen o jednom váčku chámovém, popisovali DU PLESSIS (4.), VEJDOVSKÝ (18.) a já (15.) dvojitá varlata. DORNER pak sám u druhu *Microst. inermis* popisuje dvojí váčky, ač jest též druh nyní stažen v *Micr. lineare*. Nejen dvojité váčky, ale i jednoduché zakládaly se postupně v jednotlivých zooidech (obr. 10.). Poloha jednotlivého váčku jest uprostřed břišní strany, zřídka visí do špičky tělní, je-li sběrná chámová umístěna nízko pod střední dutinou. Rozměry délkového průměru jsou velice proměnlivé; prvé základy jsou kulovité (o 0.11 mm), pak se protahují stávající se vejčitými až vako-

vitými a dosáhly v jednom případě (obr. 15.) až 0.6 mm po délce.

Pokud se týče dvojitých varlat, vyskytovaly se v případech mnou pozorovaných během let daleko hojněji, a protož pokládám je za pravidelnější zjev než ojedinělé váčky, jež teprvé při těchto pokusech se mně vyskytly. Jsou umístěny po obou stranách střevní části a přecházejí mnohdy s břišní na hřbetní stranu při různých pohybech. V nádobkách mých přibývalo poznenáhlu těchto samčích jedinců, kteříž se ještě hojně rozdělovali, tak že bylo třeba hojné potravy, jíž mně poskytovaly jednak žízalice, jednak rozřezané беруšky. Řetězce opět 4- až Szoooidové nebyly žádnou vzácností a docházelo k rychlému jich oddělování za těchto příznivých poměrů. Zároveň počaly se opět objevovati kusy bezpohlavní a živeny jsou stále zakládaly v a j e č n í k y nejen v jednoduchých zooidech, ale i v řetězcích. Podobné kusy zjištěny byly nejprve 12. dubna 1916 a vajíčka v obou zooidech dozrála za 14 dní, načež byla konservována pro důkaz, zdali byla oplozena, když byly exempláry samičí v jedné nádobce se samčími.

Mezi větším počtem (kolem 15) jedinců uvedených vyskytly se teprvé 22. dubna jedinci samčí opatření pyjemi, již počali zakládati výše nad sběrnami chámovými vaječníky v průměru 30—70  $\mu$ . Povstaly tak kusy s o b o j e t n ý m i ú s t r o j i p o h l a v n í m i, jež se daly sledovati po celý měsíc květen až do polovice června v týchž nádobkách.

Postup a rozvoj obojetných kusů naznačen jest na př. na obr. 13., kde jsou založeny již dva zooidy s nestejně rozvitými ústroji a přece je z nich vidno, že samčí ústrojí bylo již hotovo, když se zakládaly samičí follikuly; neboť tento poznenáhly vznik a postup byl pozorován u všech jedinců a nebylo tu případů opáčných, jak byl již vylíčen u jedince zdánlivě protogynického (obr. 7.). Lze tudíž vyvoditi závěr, že i v případech obojetného vytvořování ústrojů pohlavních převládá p r o t a n d r i e jako pravidlo.

Častěji se objevovaly též řetězce s m í š e n é, kde poslední zooid byl ještě obojetný, hořejší pak jen samičí v jednom i ve více zooidech, jak naznačeno na obr. 11.

Otázka, co z podobných řetězců se vyvine, byla rozřešena isolováním jedinců, příkrmováním jich zvláště, a tak došlo

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 17

k tomu, že řetězce se po určité době rozloučily a povstaly z nich buď solitérní kusy obojetné neb samičí, jejichž vajíčka dozrávala rychle, až byla položena. Tak 2. května byla již zjištěna v nádobkách vajíčka právě položená z kusů dubnových. Táž byla opět uschována zvláště a kolem 20. května bylo pozorováno v nich rýhování a pozmenáhlý rozvoj — jak vidno, v rychlejším pochodu, než bylo u podzimních jedinců.

U obojetných kusů i solitérních zůstávaly vajíčky chámové v činnosti až do úplného dozrání vajíčka, tak že otvor pro pyji byl na př. u případu v obr. 14. (z 10. května 1916) vzdálen od otvoru samičího ústrojí jen  $55 \mu$ , tak že při malém zahnutí špičky ocasní může vniknouti do chodbičky vejcovodu a snad vypustiti i buňky chámové, aby došlo k oplození vajíčka, hlavně v době, kdy není ještě pevné blány, obalující obsah vaječný z buněk žlutkových. Jest to případ, jenž byl mnou pozorován u druhů z rodu *Macrostomum* (*M. hystrix* a *tuba*), kde vlastní pyje při zahnutí ocasní části vniká do prostoru pohlavního, kdež jsou připraveny buňky vaječné a dojdou oplození, načež teprvé vajíčka tenkoblanná bývají vytlačena z otvoru samičího. Názor tento před lety mnou již naznačený<sup>1)</sup> přijat byl i AL. LUTHEREM do monografie dočasněného rodu<sup>2)</sup> (str. 36).

Jiný způsob, jakým jest možné oplození vajíček, jest vbodnutí špičky pyjové do pletiv tělních v okolí vaječníku neb přímo do obsaku vajíčka samého, jež se může státi při úzkém styku jedinců, když stereotropicky v jamkách hlenových tráví vedle sebe — jako se děje u *Prorhynchidů* a *Alloiocoel*.

Zvláštní případ mohutného vývoje vajíčku chámového, jenž zatlačil základ ústrojí samičího do neobvyklé výše, ukazuje obr. 15. (z 30. května 1916), kde vaječník jest jen  $0.2 \text{ mm}$  vzdálen od jínu. Vak chámový měřil  $0.6 \text{ mm}$  jako podélný průměr obou vaječníků, tak že mezi oběma ústroji pohlavními byla mezera jen  $0.3 \text{ mm}$ , z poloviny ještě zaujata vejcovodem.

<sup>1)</sup> Ueber die Verbreitung der Selbstbefruchtung bei den Rhabdocoeliden 1906. (Zool. Anzeiger v Lipsku 30 sv.)

<sup>2)</sup> Zur Kenntniss der Gattung *Macrostoma*. (Festschrift für *Palmén* č. 5. Helsingfors 1905.)

V tomto případě vzdálenost otvorů pohlavních měřila téměř 10krát více než při obr. 14.

Kromě ojedinelých vaječníků zjištěna byla u obojetných kusů též podvojná až potrojná vajíčka, jak byla již uvedena, takže rozmanitost tvaru i velikosti vaječníků jest opravdu velmi značná.

Obojetné kusy objevovaly se stále během měsíce května a nová pokolení zastížena ještě v posledním týdnu od 24.—31. května 1916 ve větším počtu, poslední pak kolem 18. června, načež převládli opět jedinci samčí v nádobkách až do konce června.

Byly tudíž zastoupeny v nádobkách mých současně paterý řady *Microstomat* a to: 1. jedinců výhradně samčích buď a) o jednom neb b) dvojitých vacích chámových, dále 2. jedinců samičích, 3. obojetných a 4. konečně nepohlavních, rozmnožujících se dělením. Jest pochopitelné, že podobné poměry mohou nastati i v přírodě samé v jednotlivých tůních, ač dle mých dlouholetých zkušeností v určitých nalezištích i obdobích převládají jedinci buď samčí neb samičí, jak se shoduje s udáním některých autorů již dříve uvedených.

Obojetné kusy, v dobách dřívějších zjištěné, vyskytly se mně jaksí jen příležitostně a nebyl rozvoj jich podrobněji sledován, poněvadž izolování jedinci obyčejně zahynuli, jak nyní se domýšlím, hlavně hladem.

V své práci (15. tab. I.) uvedl jsem také dva případy obojetných kusů jako výminku neb zvláštnost a to v obr. 3., kde naznačen jest řetězec smíšený o 2 zooidech, v hoření s vaječnky, v dolním s obojetným ústrojím. Příklad tento zjištěn byl již 12. září 1887 z tůní v okolí Hlinska na českomoravské vysočině, jenž poukazuje na obr. 12. ze 4. září 1902 z okolí Pelhřimova — jakožto nejčasnější zjevy, jež se pak na různých místech vícekrát opakovaly i v dalších měsících.

Druhý obrázek tamtéž (obr. 4.) vztahuje se rovněž na řetězec o 2 zooidech ze 14. října 1886 (z tůní pražských na Císařské louce), kde v předním zooidu již 18. října vznikly čtyry follikuly vaječné ve stejném téměř rozvoji, v zadním bylo ústrojí obojetné se 2 vácíky.

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 19

Jiný nápadný zjev naznačuje obr. 16. ze října 1886 z výše udaného naleziště, kde pod vejcovodem vajíčka již žlutavícího zakládala se nový vaječník a pod ním teprve byla sběrna chámová s jedním vakem chámovým.

Jednotlivé případy z okolí Tábora měly občas pod vejcovodem jen pyji chitinovou, kdežto ostatní ústrojí bylo již rozpadlé jako známka odbyté již protandrie.

Ku konci května 1916 prohlížená vajíčka z kusů dubnových byla většinou již prázdná a v nádobkách bylo mnoho mládat, načervenalé barvy, jež rychle rostla a také již se dělila v týchž rozměrech, jak naznačeno na obr. 9. Z toho vidno, že celkový vývoj v této teplejší době obnášel jen čtyři týdny; zároveň dá se předpokládati, že vajíčka byla oplozena, když bylo v nádobkách dostatek samčích jedinců.

Jest možno, že i po nějaké době tato mláďata dobře živená byla také mezi těmi jedinci, již ku konci měsíce června ještě zakládali samčí ústrojí, aniž by došlo ku vytvoření kusů samičích neb obojetných.

Současně s pokusy o těchto tvarech pohlavních *Microstomat* byli izolováni jedinci jen se dělicí, aby mohl býti číselně sledován jich postup a rozvoj v dělení.

Z jedince Szoooidového, jenž byl přinešen z tůně Zlíchovské a izolován 25. dubna 1916, vytvořilo se do 12. května již 24 jedinců, většinou opět Szoooidových v délce 4—5 mm. Byli pak pravidelně krmeni, ale nebylo pozorováno žádných ústrojů pohlavních, tak že se jen stále rozdělovali. Ku konci května provedeno sčítání všech kusů v nádobce a napočítáno jich 132 o různém počtu zooidů od 1 do 8. Byli také krmeni rozřezanými Naidkami, jichž kusy byly opět hltány, ač se zdálo, že občas mnozí hladověli.

Jako tito pohlavní jedinci, tak i ostatní kusy v nádobkách přestaly během měsíce července vytvářeti ústroje pohlavní a rozmnožovaly se dále dělením, což trvalo i po celý měsíc srpen. Byli sice příkrmováni, ač počet jich obnášel v některé nádobce kolem 100 kusů, hlavně žízalicemi i rozřezanými beruškami; ale bylo zjištěno, že se mnohdy přece na všechny nedostávalo, tak že občas hladověli. Po čase nastala opět náprava, že slabé kusy vymizely a mladší neb omlazení jedinci

rychle dorůstali a snadněji se vyživovali. Tak se obměnilo mnoho pokolení většinou průhledných a bez žahavých buněk.

Teprve 4. září 1916 zjištěny byly v nádobce, kamž sloučeny před tím všechny kusy z jiných nádobek, jednotlivé exempláry, jak zakládají opět žlázy samčí a to o jednom nebo dvou váčcích chámových v jednoduchých tvarech i v řetězcích. Postupně většina pěstěných jedinců měla tyto ústroje, což objevovalo se i u pokolení dělením stále vznikajících, když slabší kusy neb vyhladovělí jedinci mizeli a vymírali. Na některých bylo však přece znáti jakési stárnutí, jež naznačováno bylo čím dále hustším hnědým až tmavohnědým pigmentováním pokožky. Případy ty porovnával jsem dle zkušeností, získaných pěstěním sladkovodních nemertinů a také jsem se nemýlil; neboť kusy tyto počaly rovněž mizeti aneb zakrňovatí, přestávající se krmiti, až se rozpadly. Tak dělo se po celý říjen, aniž by se v nádobkách ukázali jedinci s vaječníky neb obojetní.

Na počátku listopadu rozpadaly se řetězce se zooidy samčími na jednotlivé kusy, jež se sice množily občas dělením, ale přece počaly opět mizeti. Hladovíci jedinci stávali se průhlednými a vychlipující jíeny nepřijímali více potravy až se rozpadali a tak na začátku prosince vymizeli úplně z hlenu v nádobce. Období toto čítalo tudíž čtvrt leta, aniž by došlo k vytvoření ústrojů samičích, tak že se tu objevila zvláštní a to opačná analogie s poměry v minulém roce, kde vypěstěny byly jen kusy samičí.

Postup pokusů a pozorování během uplynulé doby as třináctiměsíční naznačuje zároveň rozvojnou řadu rozmanitých případů, jež se tu vyskytly a které jsou s to podati odpověď na různé otázky, jež odborníci uvedení naznačili a jak v závěrečných úvahách bude ještě znovu doloženo.

### B. Pokusy s druhem *Microstomum giganteum* Hallez.

Kromě vylíčených pokusů s druhem všeobecně rozšířeným, *Microstomum lineare*, provedl jsem rovnoběžnou řadu pozorování i s druhem výše naznačeným, jež jsem zjistil a přinesl ku konci května 1916 z pobřežního bahna tůní povltavských u pivovaru Bránického.

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 21

Druh tento vyskytuje se v našich vodách poměrně řídko, neboť znám je doposud z okolí Tábora, kde jsem je nalezl v malých rybnících již ku konci září r. 1902, později v říjnu z pobřeží Jordánského rybníku a to kusy, dosahující délky 10 až 15 mm, jak uvádí HALLEZ (10.) a někteří autoři. Měl jsem příležitost zachytiti tamtéž 11. listopadu 1903 jedince, v nichž vytvořeno bylo v posledním zooidu již samičí pohlavní ústrojí, též podoby a rázu jako u *Microstomum lineare* (obr. 17.), jež během týdne dozrálo ve vajíčko. Teprvé až v r. 1905 opět se tamtéž objevily poznovu, tak že mně během předešlých let ušly při mých lovech, aneb objevení jich podléhá jakési periodě hlavně vlhkého podzimu. Soudím tak i z případů pozdějších, že jsem podobné kusy zjistil v tůních Čelakovických, ačkoliv je každým rokem (od r. 1907) prozkoumávám, až v r. 1914 a to v řetězcích až 10zooidových (v říjnu). Současně nalezl jsem je pak v povltavských tůních u Zlíchova a Bráníku, kde též po řadu let již na podzim lovívám. Patří totiž druh náš mezi tak zv. *saprobionty* dle KOLKOWITZE a MARSSONA,<sup>1)</sup> poněvadž v tomto již mnohdy zčernalém a zápáchajícím bahně žije, a loví tu vše, co se dá spolknouti. Otvor ústní ve zvětšeném čelním laloku dá se totiž velmi značně roztáhnouti, tak že uvedené druhy mohou do vnitra svého jícnu i střevní dutiny vtáhnouti neobvyklou kořist, záležející nejen z větších, menších koryšů, ale i larev hmyzových, jakož i kusů žížalíc a vše, co napadnou živého, ani nezmary a vodule nevyjímaje. Dosahují při tom mnohdy až podivných podob, jak jsem je v několika rysech hleděl zachytiti a nakresliti (obr. 18.—19.).

V obrazei prvé naznačeny jsou polknuté dva kusy žížalice, jež tělo vakovitě zduřily; jindy pak zachytili dva jedinci jeden kus a tak se sblížili, že nemohli zpět a zůstali v této poloze, dokud jeden z nich nepovolil aneb kořist se neroztrhla. V druhém případě jest znázorněn způsob roztažení otvoru ústního, když chce uchopiti kousek žížalice. Jindy shledáno, že v dutině střevní bylo složeno až 12 kusů skořepatek, jindy celé larvy komárů.

<sup>1)</sup> KOLKOWITZ R. u. M. MARSSON: Oecologie der thierischen Saprobieu. (Internat. Rev. Hydrob. II. sv. Lipsko 1909.)

Pokud mají kusy od *Micr. giganteum* dostatek potravy, hojně se rozmnožují dělením; jakmile však nastane nedostatek, tu se řetězce hned rozpadají na jednotlivé zooidy, aby snad spíše si mohly potravu vyhledatí a nepodaří-li se to, zakrňují, stávajíce se průhlednými a hynou. Mnohdy zalézají se do hleny a po delší dobu se ukrývají, až je probudí nějaké úsilné rozvívění vody v nádobce, načež se opět obracejí ve směr vlnění.

U zmíněných kusů Čelakovických (z 19. října 1914) objevila se v posledním zooidu, jenž přecházel do špičky, bílá skvrna na konci střevní části a při silnějším zvětšení bylo shledáno, že jest to již naplněná sběrna chámová s dvojité zahnutou pyjí chitinovou. Průměr kulovité sběrný čínil 0·16 mm a touže poměrně délku měla i pyje — rozměry to větší, než byly udány pro menší druh *Microstomum lineare*. Jedinci přinešení byli nějaký čas pěstěni, ale neobjevili žádných podrobností více.

Byl jsem proto velice zvědav, zdali se podaří pokusy chovu u kusů, jež jsem přinesl ku konci května 1916 z tůní povltavských u Bráníku a jež počal jsem krmiti kousky žízalic, při čemž si počínali způsobem již popsáným. Nejmenší jedinci měřili 1·5 mm, v šířce hlavy 0·55, vzadu 0·44 mm a většinou byli již příčkou rozděleni; exempláře 4zooidové dosahovaly 5 mm délky; šířka v hlavě 1·2, vzadu jen 0·55; největší kusy v délce až 10 mm 8zooidové dlouho nevydržely spolu, ale rychle se rozpadaly, tak že v nádobkách objevoval se jich stále větší počet, jenž vyžadoval neustálého denního příkrmování.

V nádobce, kde byly pěstěny kusy přinešené a rozmnoživší se zatím, zjištění byli již 5. června — tedy po 14 dnech, jedinci, kteří v posledních zooidech měli již vyvinuté sběrný chámové s dvojité vyvinutými pyjemi. Průměr sběrný obnášel 60—80  $\mu$ , kdežto přibližná délka pyje as 0·11 mm — rozměry to poměrně menší než u kusů Čelakovických z minulého roku. Na špičce střevní části byl pak znamenán i kulovitý váček chámový v stejné asi velikosti; celé ústrojí zaujímá málo měnlivou polohu na břišní straně, jako tomu bylo u *Micr. lineare* (obr. 20.). Dle krátkého a povrchního popisu DORNEROVA (3. str. 11.) není jisto, nespletl-li popis váčku

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 23

chámového se sběrnou chámovou, poněvadž tvrdí: »Der auch bei dieser Art nur in der Einzahl vorhandene Hoden ist ein runder bis cylindrischer Ballen im hintersten Körperende. In seiner Mitte entspringt der korkzieherartig gewundene Penis . . .« Z našich obrázků vysvítá, že váček chámový leží mimo sběrnou i pyji. Samčí jedinci zachovali se až do poloviny června, kde poznenáhlu mizeli, ježto úkonu jim patického nemohli vykonávati, jako to platilo o protandrických kusech *Micr. lineare*.

Z nově přinešeného materiálu na začátku července mnohé kusy živené po delší čas se sice rozmnožily, ale pak se ukrývaly v bahně, nebylo-li dosti potravy v nádobkách a zvyšovala-li se teplota v pracovně. Ze zachovaného jedince během měsíce srpna poznenáhlu vytvořilo se 12 kusů, jež 4. září prohlíženy jsouce ukázaly opět založené pyje se sběrnami mnohdy ve výši 0.4 mm od špičky tělní. Též i řetězce 4zoidové měly založeny ústrojí samčí ve všech zoidech, jež pak se rychle rozpadaly a znovu dělily, tak že na začátku října bylo v nádobkách až 30 jedinců, z nichž většina byli samčí.

Dne 17. října zastížený jedinec měl pěkně vyvinuté dvojité váčky chámové v průměru 90  $\mu$ , z nichž hořejší tenkoblaný byl již pln buněk chámových, kdežto kulovitý váček nižší, ležící na straně břišní, měl ještě zřetelné buňky (spermocyty). Pyje u sběrný stejně veliké, ale prázdné, ještě s pěknými žlázkami, měla zřetelnou kličku chitinovou (obr. 21.).

Jest viděti, že tvar pyje může býti podroben různým změnám a že nelze mnohdy na nich zakládati rozdíly druhové, není-li více znaků odchylných.

Jednotlivé kusy od *Micr. giganteum* objevovaly střídavě samčí ústrojí až do konce října, načež se více rozpadaly v jednoduché zooidy, jež mnohdy hladem hynuly. Nebylo možno velký počet jich dostatečně nasytiti, ježto každý pro sebe předpokládal kousek žízalice; byl-li pak schován v hleny, přirozeně se na něj nedostalo, poněvadž větší kusy pohltily všechny jim přístupnější kousky, třeba i více najednou, jak jsem na obrázku naznačil. Za to jedinci nakrmení množili se opět dělením, ale při hladu se rozpadali na jednotlivé zooidy, tak že bylo to v nádobce hned znáti, čeho jest třeba.

Bylo pro mne zajímavé, zdali se také objevují v přírodě ve zmíněných tůních Bránických jedinci pohlavní. Byly skutečně shledány tam 1. listopadu 1916 kusy samčí velmi řídké, ostatní jen se rozdělující, vícezoidové. Také izolovaný kus s pyjí v zadním zoidu vypožil tento článek a rozmnožoval se nepohlavně.

Stejný postup byl zachován u kusů pěstěných v nádobce během měsíce prosince, kde vůbec přestaly se ústroje tyto vytvářeti a vznikala opět pokolení nepohlavní. Vysvítá z toho, že by snad bylo třeba ještě úsilnějšího příkrmování a snad silnější stravou, aby došlo k vytvoření jedinců samičích neb obojetných.

Pokolení tato se samčím ústrojím nedošla tudíž opět přírodního účelu, aby mohla sprostředkovati oplození kusů samičích a vyšla tudíž na plano, tak že nepodala ani důkazu, převládá-li tu opět protandrický cyklus jako u *Microst. lineare*, ač vytvoření ústrojí samčího v letních měsících na to poukazovalo.

### C. Závěrečné úvahy.

Vylíčenými pokusy, doufám, že podařilo se mně učiniti vývin pohlavních ústrojů neodvislým na zevních podmínkách biologických, jako jsou světlo, teplo pro dobu podletní, o nichž GRAFF, RYWOSCH i já sám mínili, žež období pohlavní na nich závisí. To by mohlo míti význam jen pro ony dva měsíce zimní (leden a únor 1916) neb letní (červenec a srpen 1916), ve kterých u jedinců pěstěných nebyly vytvářovány ústroje pohlavní u druhu *Microst. lineare*. Přiznávám, že snad by to bylo možno, kdybych v prvním případě (po dobu zimní) měl dostatek potravy, aneb v druhém (v létě) mohl pěstěným kusům více pozornosti a pečlivosti věnovati, než jsem v době prázdnin tak učinil. Příležitostně opakované pokusy mne jistě o tom přesvědčí. Vyplývá tudíž z mých pokusů hlavní závěr, že pohlavní ústrojí může se vytvořiti u jedinců pravidelně příkrmovaných v jakékoliv době roční a prodělati při tom několik cyklů v životních. Tak vytvořeny byly nejméně dva cykly jedinců samičích v prvním období roku 1916 a podobně v době podzimní téhož roku. jež

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 25

se vystřídaly se stejným počtem cyklů samičích a obojetných jedinců v době jarní, kdežto k vytvoření týchž na podzim r. 1916 ze slabosti a hladu nedošlo. Naproti tomu vystřídalo se na podzim r. 1915 více cyklů jedinců výhradně samičích, již pravidelně položili vajíčka, jak jsem to sledoval každoročně od r. 1885 v nejrůznějších krajích českých.

Poměry neustálého vytvořování ústrojů pohlavních v jakékoliv době roční převládají již u příbuzné podčeledi *Macrostromid*, jichž druhy lze nalézt pohlavně vyvinuté v každé době v našich tůních, ani zimní nevyjímaje — postačíť totiž dle mých zkušeností dva až tři týdny, aby mláďata dorostla k úplné pohlavní dospělosti. Také vajíčka jejich bývají neustále tvořena a kladena; na př. jedinec od *Macrostomum tuba* pěstěný a krmený pravidelně 5 měsíců položil 40 vajíček (v období 3 dnů až týdne), dokud nezahynul. Povstalo pak z nich několik pokolení poznenáhlu dorůstajících. Tak by se dělo i s *Microstomaty*, kdyby neměla v tento rozvoj vsunutou schopnost také nepohlavně se rozmnožovati dělením. Význam tohoto rozmnožování záleží ve výpomoci, aby druhy nejen z rodu *Microstomum*, ale i z ostatních, jako jest *Alaurina*, *Catenula*, *Fuhrmannia*, *Rhynchoscolex*, *Rhynchoglyph*a (n. g.) a *Stenostomum*, mohly co nejvíce se rozšířiti snadnějším způsobem, t. j. růstem z svého vlastního těla. Tomuto rozmnožování není hranicí nedostatek tepla v našich poměrech tůní, ani mnozí zástupci výše uvedených rodů, jako *Catenula*, *Stenostomum*, dle mých zkušeností žijí i pod ledem, ale jen občasné vysýchání zmíněných životních ústředí, proti němuž není mnohdy ani záchrany a tisíce jedinců (na př. *Catenuly* neb *Stenostomat*) bývá obětováno při náhlých úpalech.

Postačí pak, aby se v poměrech velmi skrovných a ukrytých zachoval jen jeden kus, jenž při obnově příznivých podmínek dá, jak bylo ukázáno (viz str. 19.) základ celým pokolením. Občasným vystoupením vody v tůních a příkopech po deštích a jiných záplavách bývají přenášeni jedinci nově vzniklí sem tam, a tak bývá podmíněno všeobecné rozšíření zmíněných sladkovodních rodů, jichž druhy patří k nejvíce rozšířeným turbellariím po celém světě.

Nekončí-li rozmnožování nepohlavní u *Microstomat* vy-

tvořením ústrojů rozmnožovacích u celé řady jedinců kdykoliv, ale jenom v době podzimní, jak shodně udávají všichni autoři, pak se nalézají *Microstomata* a j. rody v té době na výši svého tělesného rozvoje, založeného na hojně potravě z období podletního, tak že tím možno si mysliti opět vyloučený vliv podnebí, jenž dosud jako platný a podmiňující byl uváděn. Sdělená již pozorování RYWOSCHOVA i DORNEROVA dají se uvésti v soulad s mými daty i obrazci, že silní jedinci, položivši šťastně vajíčka, mohou dále žíti a opět se množiti dělením, i nové ústrojí pohlavní zakládati. Jen velmi pozdní kusy aneb slabší, nepřechávající kladení vajíček, mohou své životní období zakončiti smrtí, kdežto celá řada jiných jedinců vytrvává, dorůstá pravidelně a znovu se rozmnožuje, dokud se nestane kořistí jiných spoluobyvatel vodních.

Zároveň lze z těchto případů usouditi, že množství potravy, jíž se dostává mláďatům na jaře vylíhlým i později v létě dorůstajícím a nepohlavně se rozmnožujícím jedincům v přírodě, není tak dostatečné, aby zakládali ústroje pohlavní kdykoliv, nýbrž až na vrcholu rozvojně schopnosti, kdy jest všude potravy dostatek v dobách pozdějších.

I při tomto vytváření ústrojů rozmnožovacích nepřestává aspoň v prvých obdobích nepohlavní množení, jak četné doklady uvádím, tak že tvorba ústrojí samčích i samičích nesmí se pokládati za zjev ukončující období nepohlavní, ale jest výrazem jen tělesné síly a schopnosti.

To zejména platí pro vytváření ústrojí samčího, kde mnohdy pokolení celá vymizejí beze stopy, když nedojdou svého účelu přírodního, aneb mohou přejíti ve stupeň tvorby jedinců obojetných.

Proč se tak dělo během mých pokusů několikrát, musí zůstatí prozatím nerozřešeno, zrovna tak, jako proč se vytvářejí v jisté době a v jistých poměrech jen samičí jedinci, kteříž, ovšem i bez spolupůsobení samčích kusů, dokonávají pravidelně svůj úkol životní položením vajíčka, jež se může státi schopným i vývoje, jak pokusy ukázaly.

Že se tak nedělo jen při mých pokusech, ale pozorováno bylo i jinými autory, svědčí na př. z poslední doby údaje C. H. MARTINOVY (12. b) z r. 1907, týkající se kusů ze skotských

tůní, jakož i W. A. KEPNERA a W. H. TALIAFEROVA (12. a) ze sev. Ameriky, týkající se druhu *Micr. caudatum*, z r. 1911. (»No males have been recognized by either of us« str. 42.)

Jaké změny při tom dějí se v jádrech buněk vaječných, ponechávám si pro další práci a tu doufám, že se dá vyšetřiti poměr vajíček i po stránce jaksí parthenogenetické. Právě tímto způsobem přikrmování mohlo býti zjištěno, že se až na výmínečný případ zdánlivě protogynický neděly žádné jiné změny u určitých samičích jedinců. Jestli došlo pak na rozloučení řetězců v jednotlivé zooidy, nebylo projevem ukončeného období nepohlavního, nýbrž jen ryze individuálního, ježto by pohyby jedinců s těžkými vajíčky byly velmi obtížné a hůře by se mohly řetězce skrýti a uchrániti. Není divu potom, když tyto obtíže pominuly a vajíčka byla šťastně položena, že se dotyční jedinci silnější, předrželi-li vše, ihned vzkřísili, oživili a zase znovu ústroje pohlavní mohli zakládati, aneb že se nepohlavně dělili, jak četné doklady byly uvedeny.

Zdá se pak, že jen nedostatek potravy, když i korýši drobní, jako čočkovci, perloočky neb skořepatky a jiní drobní červi, vyhynuli, jest také zakončením života jedinců před nastoupením silných mrazů. Mezitím ovšem položená vajíčka zachrání pokolení pro příští jaro.

Ještě důležitější pro zachování druhu jsou jedinci s obojetnými ústroji, u nichž nejlépe se dá zjistiti převládající protandrie, když je pěstíme. Ústrojí samčí může při tom poznenáhlu vypojití svou činnost, když se rozpadnou žlázy samčí, aneb zachovati tutéž až do položení vajíčka. Také i tu převládá veliká rozmanitost v podrobnostech. Jakým způsobem může se díti oplození ať vlastní buňky vaječné neb cizí, jsem též naznačil a možno shledávati i další případy a doklady.

Dle těchto pokusův i názorův objeví se nám celý oběh životní u druhů rodu *Microstomum* docela pravidelným a jest možno odpověděti na příslušné otázky БӨНМІГОВЫ (1.) vzhledem k druhu *M. papillosum* ze všech stránek, ježto nezůstává tu ničeho záhadného. Ba dokonce svědčí jeho objev pohlavních kusů v Terstském zálivu v měsíci květnu na podporu mého názoru, že schopnost pohlavní jest výsledkem indivi-

duálního rozvoje s dobrou výživou souvisejícího, tak že v krajinách teplejších období pohl. ústrojů musí předcházeti totéž období v našich krajinách, ač-li tam trvá po celý rok v určitých místech a životních podmínkách — byť nebylo dosud nic podobného sděleno. V této příčině nebyla zjevu dotyčnému věnována náležitá pozornost, aby bylo dosaženo celoroční řady.

Pokud se týče námitek i otázek WAGNEROVÝCH (19. str. 2453 etc.), doufám, že naznačené mnou případy odůvodní nejen dřívější mé názory, ale osvětlí i sporné mezi mnou, RY-WOSCHEM a DORNEREM, neb M. SCHULTZEM, HALLEZEM a j. v tom smyslu, že mohu poukázati na rozvojnou řadu, jak jsem ji vypěstoval oproti dřívějším, mnohdy jen náhodným pozorováním a objevům přineseným z přírody a dále nesledovaným.

Z pokusů sdělených vysvítá též, že většinou všechny kusy dříve nepohlavní mohou projíti obdobím pohlavním, jak bylo pozorováno pro jedince samičí v r. 1915, aneb samčí i obojetné na jaře r. 1916. Při tom zůstává vždy ještě část jedinců stále se rozmnožujících nepohlavně, jež povstává mimo řadu, poněvadž dělení neustává ani u kusů pohlavních aspoň v prvních dobách. (Viz 19. str. 2455.)

Protož možno docela podepsati větu uvedeného autora, F. WAGNERA: »denn in Allem und Jedem zeigt sich in den Fortpflanzungsverhältnissen unserer Thiere ein weitspannendes Variiren.« Neméně i obrazce moje podávají výklad k další poznámce téhož na str. 2456., kde ovšem musím přiznati, že jedinci obojetní, dříve od mne jen výjimkou pozorovaní, mohou v určité době a snad na určitém nalezišti převládnouti, jako převládají v první době podleťní samčí, později pak samičí jedinci.

Jak dalece pozorování moje odpovídají konečné větě poznámky (na str. 2457.) »Nur völlig einwandfreie, lückenlose und ganze Beobachtungen werden über diese Fragen befriedigenden Aufschluss geben« — ponechávám odborníkům na uvážení, doufaje, že se každému mohou podařiti kontrolní pozorování a případné odchylky zjistiti.

Pozorování na druhu *Microstomum giganteum* přispívají také k závěru o možné schopnosti vytvořovati ústroje

pohlavní kdykoliv, ale přece zůstávají neúplné vzhledem k tomu, že se nepodařilo vypěstiti jedince i řetězce samičí aneb aspoň obojetné, tak že dlužno ještě nějaké jiné okolnosti vzítí na pomoc.

Nezbývá pak tudíž než prohlásiti rod *Microstomum* za onen, kde schopnost rozmnožovací vyjádřena jest neustálým rozvojem a postupem nepohlavního rozdělování střídajícím se dle poměrů výživy s vytvářením pohlavních ústrojů nejen v osamělých jedincích, ale i v řetězcích a jen příležitostně omezeným, tak že jeví přechod od kusů výlučně jednopohlavních k obojetným, které pro zachování pokolení mají největší význam.

\*

Ku konci musím poukázati na praktické využití mých pokusů v rodě *Microstomum* pro systematiku.

Jakkoliv jest druh *M. lineare* zjištěn jako druh všeobecně rozšířený, přece uvádí se od mnohých autorů z různých míst celá řada jiných druhů, z nichž u málo kterých byly popsány ústroje pohlavní jako rozhodující. Obvyčejně jsou to jen podružné znaky, záležející ve velikosti těla, v úpravě špičky tělní; dříve to byl i nedostatek žahavých tělísek a pod., jež uvádějí různí pozorovatelé za jich rozdíly. I po vyloučení všech slabších známek, uvádí GRAFF (8.) v nejnovějším přehledu 14 druhů ze sladkých vod i moří, z nichž většina známa jest jen ve stavu nepohlavním. Jest jisto, že určité rozdíly v ústrojí samičím i samčím (zvláště v pářícím) mohou dáti dobrý základ k přesným druhovým rozdílům, ačkoliv se zdá, že méně bude podléhati změnám ústrojí samičí. Jest to viděti již z obrazce 17., kde není valného rozdílu u druhu *Micr. giganteum*, jako z obrázku KEPLER-TALIAFEROVA od *Micr. caudatum* ze sev. Ameriky. Naproti tomu úchytky v tvaru chitínové pyže mohly by docela vésti ku stanovení odchylek druhových. Ovšem bylo by třeba pečlivě tvary jich srovnávati a ne jen z kličky neb jinaké zátočky usuzovati. Též polcha, velikost a tvar váček chámových hodí se dobře k odchýlným znakům samčích kusů. Tak z obr. 20. a 21. mohou dobře kulovité váčky chámové

poměrně malé posloužití za znak uvedeného druhu *Micr. giganteum*, když v samičím orgánu není nápadného rozdílu, při čemž tvar pyje podléhá již měnlivosti.

Pouhý tvar těla, zvláště hlavy, jakož i velikost tělesná byly dosud známými znaky, ale když jsou zooidy jednoduché, tu jest věru těžko znamenati nějaké odchylky od obvyčejného druhu *M. lineare*, je-li poněkud větších rozměrů.

Nezbude než provésti v různých krajinách, kde byly zjištěny nové druhy, i v různých světa dílech, kontrolu uvedeným způsobem umělého přikrmování a teprvé po stanovených rozdílech v ústrojí pohlavním trvati na stálosti druhů popsanych, anebo je stáhnouti v druhy všeobecně již rozšířené a známé.

\*

Dořatek ke korektuře. Během zimy r. 1916/17 prováděné pokusy s oběma druhy dobře živenými v teplém pokoji nevedly ke kladnému výsledku, ježto nedošlo k vytvoření pohl. ústrojů, tak že nutno při všeobecných úvahách věnovati tomuto zjevu náležitou pozornost.

#### D. Literatura.

1. BÖHMIG L.: *Microstoma papillosum*. (Zool. Anzeiger. 12. roč. 1889.)
2. CORDA A. C. J.: *Stylacium*, ein neues Geschlecht der Schlauchdärmer. (W. R. Weitenweber's Beiträge zur ges. Natur- und Heilwissenschaft IV. Bd. Prag. 1839.)
3. DORNER G.: Darstellung der Turbellarienfauna der Binnengewässer Ostpreussens. (Schriften d. Phys.-Oecon.-Gesellschaft Königsberg 44. roč. 1902.)
4. DUPLESSIS G.: Notice anatomique sur les Platyhelminthes. (Bull. Soc. Vand. d. Sc. nat. Tom. XV. Lausanne 1878.)
5. GRAFF L. VON: Neue Mitteilungen über Turbellarien. (Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. sv. Leipzig 1875.)
6. —: Monographie der Turbellarien I. Rhabdocoelida. (Lipsko 1882.)
7. —: Turbellaria. (Bronn's Klassen und Ordnungen d. Tierreichs IV. sv. 1. c. Lipsko 1904—08.)
8. —: Turbellaria. II. Rhabdocoelida. (Tierreich sv. 35. Berlin 1913.)
9. —: Strudelwürmer. (Süßwasserfauna Deutschlands 19. sv. Jena 1909.)
10. HALLEZ P.: Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. (Lille 1879.)
11. HOFSTEN NILS VON: Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. (Zeitschr. f. wiss. Zoologie sv. 80. 1907.)

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 31

12. a) KEPNER W. A. and W. H. TALIAFERO: Sensory Epithelium of Pharynx and ciliated pits of *Microst. caudatum*. (Biol. Bull. 1912.)
12. b) MARTIN C. H.: Notes on some Turbellaria from Scottish Lochs. (Proceed. of Roy. Soc. of Edinburg sv. 28. 1907.)
13. OERSTED A. S.: Entwurf einer systematischen Einteilung und speciellen Beschreibung der Plattwürmer. (Kodaň 1844.)
14. RYWOSCH D.: Ueber die Geschlechtsverhältnisse und den Bau der Geschlechtsorgane der Microstomiden. (Zool. Anzeiger 10. sv. 1887.)
15. SEKERA EM.: Příspěvky ku známostem turbellarií sladkovodních. I. O poměrech pohl. ústrojů v rodě *Microstoma*. (Věstník král. č. spol. nauk. 1888.)
16. —: Weitere Beiträge zu den Doppelbildungen bei den Turbellarien. (Tamtéž 1911.)
17. SCHULTZE MAX: Ueber die Microstomeen, eine Familie der Turbellarien. (Archiv f. Naturgesch. 15. roč. Berlín 1849.)
18. VEJDOVSKÝ FR.: Živočišné organismy studní pražských. (Těž německy. Praha 1882.)
19. WAGNER FR.: Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration. (Bronn's Klassen u. Ordnungen IV. sv. str. 2432—2484.)
20. ZABUSOV HIP.: Microstomidae O. Schm. okrestností v Kazani. (Trudy občestva při Kazaňskom univ. sv. 27. Kazaň 1894.)
21. ZACHARIAS O.: Zur genaueren Charakteristik von *Microstoma inerne*. (Zool. Anzeiger sv. 25. 1902.)

### E. Výklad tabulky.

- Obr. 1. *Microstomum lineare* — řetězec o 3 zooidech samičích s postupným dělením (z 6./10. 1915 vypěstěné). Poloschematicky.
- Obr. 2. *Micr. l.* — řetězec s nestejně založenými vaječníky (dto).
- Obr. 3. *M. l.* — ♀ řetězec s nově vytvořenými příčkami (z 6./10. 1915 a z 28./10. 1914 z Čelakovic).
- Obr. 4. *M. l.* — řetězec o 7 zooidech se základy ♀ ústrojů. (Z 6./10. 1895 z rybníka Vlášnického v Pelhřimově.)
- Obr. 5. *M. l.* — vaječník s 2 stejně dozrálými žlutými vajíčky nad sebou. (Z 5./11. 1885 z okolí Prahy a 21./10. 1910 z Tábora.)
- Obr. 6. *M. l.* — vaječník s 2 vajíčky vedle ve společném obalu. (Z jedince pěstěného 13./10. 1915 a z 19./11. 1902 z Tábora.)
- Obr. 7. *M. l.* — řetězec zdánlivě protogynický (vypěstěný 25./11. 1915.)
- Obr. 8. *M. l.* — vajíčko s kolotajícím zárodkem (0.39 mm v průměru). Z 15./3. 1916.
- Obr. 9. *M. l.* — mládě z 8./3. 1916, vylezlé před tím z vajíčka.
- Obr. 10. *M. l.* — řetězec o 2 zooidech s ♂ ústrojím (s břišní strany). (Z 12./3. 1916 a 24./5. 1916 — vypěstěný.)

- Obr. 11. *M. l.* — řetězec smíšený o 3 zooidech s obojetným i samičím ústrojím. (Z okolí Prahy ze října 1887.)
- Obr. 12. *M. l.* — řetězec smíšený o 4 zooidech s ♂, ♂♀ a ♀ ústrojím. (Ze 4./9. 1902 z okolí Pelhřimova.)
- Obr. 13. *M. l.* — řetězec ze 2 obojetných zoidů. (10./5. 1916 — vypěstěný.)
- Obr. 14. *M. l.* — jedinec obojetný (z 10./5. 1916 vypěstěný).
- Obr. 15. *M. l.* — jedinec obojetný, vypěstěný ze 30./5. 1916 s vaječnickem vysoko založeným.
- Obr. 16. *M. l.* — jedinec obojetný z října 1887 z okolí Prahy.
- Obr. 17. *Microstomum giganteum* — řetězec se samičím zoidem (z 11./11. 1903 z okolí Tábora).
- Obr. 18. *M. gig.* — zvláštní tvar těla při polykání kousků žížalice.
- Obr. 19. *M. gig.* — roztažený otvor ústní před polykáním kořisti.
- Obr. 20. *M. gig.* — špička těla se samčím ústrojím a jedním váčkem chámovým. (Z 5./6. 1916 — vypěstěný kus.)
- Obr. 21. *M. gig.* — samčí ústrojí s 2 váčky chámovými. (Ze 17./10. 1916 — vypěstěné.)

### F. Resumé des böhmischen Textes.

In dieser Arbeit: »Über künstliche Auszuchtung der geschlechtlichen Formen in der Gattung *Microstomum*« — kommen einige Fragen zu behandeln, welche der Verfasser durch künstliche Züchtung beider Arten *Micr. lineare* und *giganteum* zu lösen versuchte.

Die Beziehungen zwischen der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung in einigen Turbellariengattungen wurden vielfach in der betreffenden deutschen Literatur behandelt, aber nicht vollständig zu Ende geführt, so dass der letzte Bearbeiter der genannten Probleme, FR. VON WAGNER, nochmals »völlig einwandfreie, lückenlose und ganze Beobachtungen« fordert. (19. S. 2457 Anm.)

Da das Auftreten der geschlechtlichen Tiere bei den *Microstomiden* nur auf bestimmte Herbstsaison unter vielen Einflüssen und Bedingungen gebunden wird und da solche Stücke von den Turbellariensammlern nur gelegentlich aufgefunden werden, handelt es sich zuerst um die künstliche Hervorbringung solcher Umstände, welche dabei ohne Hindernis mithelfen möchten. Der Verfasser der vorliegenden

Arbeit, welcher diese Beziehungen seit 1885 an verschiedenen Lokalitäten verfolgt und auch zwei Beiträge (15., 16. des Literaturverzeichnisses) darüber veröffentlicht hatte, kam endlich im Oktober 1915 auf eine Methode, welche zur ersehnten Lösung aller betreffenden Fragen beipflichten kann. Bei der Fütterung einiger Planarien (*Pl. vitta* und *albissima*) wurde beobachtet, dass in einigen Zuchtgefäßen herumschwimmende Stücke der Microstomiden sich der zerschnittenen Tubificiden und Lumbriculiden gleichzeitig bemächtigten und allmählich in das Innere hineinförderten. Alle Exemplare wurden dann rötlich gefärbt, wuchsen auffällig und begannen die Geschlechtsdrüsen anzulegen. Zu jener Herbstzeit wurde die Mehrzahl der gezüchteten Individuen geschlechtlich, so dass man alle Phasen der allmählichen Entwicklung der Geschlechtsdrüsen verfolgen konnte. In dieser regelmässigen Fütterung wurde dann planmässig fortgesetzt, sodass dem Verfasser eine vollständige Beobachtungsreihe zu Gebote stand.

Einzelne Phasen der individuellen Entwicklung der geschlechtlichen Ketten werden an der Tafel Fig. 1—4 veranschaulicht, aus welchen hervorgeht, dass bei der Ausbildung der Geschlechtsorgane noch die ungeschlechtliche Fortpflanzung (Teilung im WAGNER's Sinne) gleichen Schritt hält. Auf diese Weise kommt es zu manchen Abweichungen in der stufenweise fortschreitenden Teilung, welche z. B. in der eingeschlechtlichen Ausbildung der betreffenden Organe und dies der weiblichen ihren Gipfel erlangte. Gut und regelmässig gefütterte Tiere wurden dann zur Eiablegung veranlasst, indem sie sich vordem nur als solitäre Zooide von dem Kettenverband loslösten. Viele Exemplare, welche ohne Körperschädigung die Eier durch den Eileiter herauspressten, lebten nach kurzer Erholung weiter und fingen bald an sich zu teilen (Fig. 7). Dabei blieb der leere Eileiter im hinteren Zooid als Beweis für die erwähnte Eiablegung; im anderen Falle wurden neue Geschlechtsdrüsen und dies wieder die weiblichen angelegt. Nur einmal entwickelten sich im neuentstandenen Zooide in einem weiblichen Exemplare männliche Geschlechtsorgane: ein in der Mitte gelegener Hoden mit der Samenblase und chitinösem Begattungs-

gliede (Fig. 7). Diese Tatsache mahnte an einen ähnlichen Fall Rywosch (14.), welcher daraus an eine vorwaltende *Protogynie* bei der Gattung *Microstomum* schloss — wogegen ich in meiner bald nachfolgenden Arbeit (15.) an *Protandrie* nach vielen Erfahrungen glaubte. Meine erwähnten Fütterungsversuche im Herbst d. J. 1915 gaben mir über diese Frage keine befriedigende Antwort, da ich nur weibliche Stücke, welche schrittweise Eier abzulegen pflegten, auszüchtete.\*) Die abgelegten Eier wurden in besonderen Zuchtgläsern aufbewahrt und zeitweise kontrolliert.

In den nachfolgenden Wintermonaten d. J. 1916 bildeten meine nicht zu Grunde gegangenen Zuchttiere zahlreiche Generationen auf ungeschlechtlichem Fortpflanzungswege aus, welche durchsichtig und ohne Cnidoblasten fortlebten, bis sie im März wieder geschlechtlich wurden. Als wichtige Tatsache erschien dabei, dass alle Tiere allmählig männliche Geschlechtsorgane besaßen — also regelmässig nach meinen alten Erfahrungen aus der freien Natur in Tümpeln vom Monate August bis Oktober.

Gleichzeitig erschienen mir Tiere, welche bald paarige Hoden wie in solitären Zooiden, so auch in Ketten anlegten, bald einfache in der Körpermitte gelegene Hodensäcke zeigten (Fig. 10).

Beide Fälle wurden gelegentlich von manchen Autoren schon früher beobachtet und solches Variieren waltete auch in meinen Zuchtgefässen an engem Lebensraume vor.

Nicht minder blieben auch ungeschlechtliche Tiere sowie Ketten vertreten, welche sich schnell ablösten und weiter teilten. Auf diese Weise entstand eine ziemliche Zahl der Individuen, welche bis Hundert erreichte und opulente Fütterung forderte, welche ich nur schwer mit zerschnittenen Wasserrasseln zu befriedigen suchte. Ich war freilich neugierig, ob diese männlichen Generationen anscheinend nicht

---

\*) Alle Fälle, welche ich an der Tafel abbildete, werden mit bestimmter Beobachtungszeit, sowie mit der Angabe der Lokalität, woher sie stammen, angeführt, so daß kein Irrtum entstehen kann.

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 35

zwecklos ihre Naturpflicht erfüllen werden, wie es mir im Herbst vorigen Jahres mit den weiblichen Microstomiden geschehen ist.

Als auffällige Erscheinung muss ich noch anführen, dass die im Herbst abgelegten Eier allmählich lebende und in Eischalen rege rotierende Embryonen schon im Jänner zeigten (Fig. 8.) und im März die Eischale verliessen, indem sie sich bald zu teilen begannen (Fig. 9.). Auf welche Weise diese Entwicklung stattgefunden ist, da ich keine männliche Individuen damals in meinen Zuchtgefässen hatte, müssen sorgfältige Schnittserien der konservierten Exemplare beweisen, wie ich seinerzeit anzugeben hoffe.

Erst im Monate April 1916 erschienen wie einige männliche Individuen, so auch ganze Ketten, welche Anlagen weiblicher Geschlechtsdrüsen zeigten. Denselben widmete ich dann die grösste Aufmerksamkeit, indem sie in besondere Zuchtgläser überlegt und regelmässig gefüttert wurden. Grosse Mannigfaltigkeit begann also bei meinen gezüchteten Stücken obzuwalten — denn in erwähnten Zuchtgefässen erschienen nicht nur hermaphroditische, sondern auch eingeschlechtliche, teils männliche, teils weibliche, sowie vielfach gemischte Ketten, welche regelmässig zerfielen, so dass in dem erwähnten kleinen Lebensraum ein »weitspannendes Variieren« im Sinne WAGNER'S (19. S. 2455) entstanden ist.

Bei dieser Gelegenheit erschienen auch Zustände, welche ich früher an verschiedenen Lokalitäten in der freien Natur antraf, so dass ich einige Fälle derselben abgebildet habe (Fig. 11., 12., 16.). Die weiblichen, wie auch hermaphroditischen Individuen, kamen regelmässig in ihren Entwicklungsphasen bis zur Eiablage, so dass die ersten Eier zu Ende April, die übrigen dann den Monat Mai und Juni durch stufenweise abgelegt wurden. Aus den genannten und sorgfältig aufbewahrten Eiern krochen die Jungen binnen vier Wochen hervor und daraus entstandene Generationen legten von Neuem zu Ende Mai männliche Geschlechtsdrüsen an, so dass dabei der zweite Lebenszyklus der Frühlingstiere beendet wurde. Die beiderseitige Begattung bei den herm-

aphroditischen Stücken war sehr gut möglich, obwohl es auch zur Selbstbegattung bei den Individuen mit nahegelegenen Geschlechtsöffnungen (Fig. 14.) nach Art und Weise der Macrostomiden leicht kommen könnte. Auch solche Exemplare wurden behufs Kontrolle der Eireifung konserviert, da bei manchen die Hodensäcke bis zur Eiablegung tätig und voll blieben (Fig. 15.).

In den Sommermonaten Juli und August pflanzten sich meine Microstomiden, welche an Zahl bis zu Hunderten erwachsen nur ungeschlechtlich fort und ihre Fütterung wurde je weiter lästiger, so dass viele Individuen zeitweise von Hunger starben. Nichts minder erschienen zu Ende August und im nachfolgenden Monate wieder Generationen, welche mit männlichen Organen versehen waren und auch Ketten bildeten. Grosse Mehrzahl der gezüchteten Stücke blieb nach der Fütterung noch hungrig und schwach, so dass sie mir allmählich im Monate Oktober und November zu verschwinden begannen, ohne den weiblichen oder hermaphroditischen Individuen zu weichen.

Die beschriebene zusammenhängende Beobachtungsreihe an *Micro. lineare*, welche mehr als ein Jahr dauerte, genügt meiner Meinung nach, zur Antwort auf einige noch nicht aufgeklärten Fragen über die Geschlechtsverhältnisse unserer Art.

Um noch festereu Boden, bei der Lösung der erwähnten Fragen zu gewinnen, veranstaltete ich parallele Versuche mit einer anderen Art, und zwar mit *Microstomum giganteum*, welches ich schon in Frühlingsmonaten in vielen Tümpeln der Umgegend von Prag antraf und zu füttern begann. Bei dieser Art sind nur die männlichen Organe durch D o r n e r bekannt geworden, so dass ich selber die Abbildung der weiblichen Organe darbieten kann, welche ich schon vor Jahren beobachtet habe (Fig. 17.). Es erschien dabei keine bedeutende Abweichung von der bestbekanntesten Art *M. lineare*. Zu jener Zeit waren mir auch die männlichen Organe aus der freien Natur und zwar aus der Herbstsaison von einigen Lokalitäten bekannt, so dass ich neugierig war, ob in dieser warmen Zeit — im Mai — auch die Geschlechtsdrüsen erscheinen

O vypěstění pohlavních tvarů v rodě *Microstomum* O. Schm. 37

werden. Meine fortwährend sich teilenden Exemplare forderten zwar viele Nahrung an — sie schluckten so grosse Stücke der Lumbriculiden ein, wie ihre eigene Körperlänge betrug und sahen wie grosse Säcke aus (Fig. 18. 19.).

Und tatsächlich erschienen in den letzten Zooiden, manchmal auch in den Ketten, männliche Organe angelegt, besonders im Monate Mai und Juni. Dabei beobachtete ich, dass die letzten Zooide mit Begattungsorgan gewöhnlich aus der Kette, welche schnell sich ausbildete, ausgemerzt wurden, so dass dann im Zuchtgefäss viele solitäre männliche Individuen lebten. Solche Erscheinung trat auch ein, wenn meine Zuchtthiere Hunger litten; dann zerfielen die Ketten in viele Zooide und lebten auf ihre eigene Faust; gut gefütterte Stücke dagegen pflanzten sich rasch fort und bildeten von Neuem lange Ketten.

Weibliche oder hermaphroditische Individuen gelang es mir nicht auszuzüchten. In den Sommermonaten kam es nur zur starken Fortpflanzungsweise auf ungeschlechtlichem Wege, sodass in den Zuchtgefässen grössere Zahl der Ketten stets vorhanden war. Erst im September und Oktober wurden viele Exemplare mit Hoden und Samenblase angetroffen und ohne Erfüllung ihres Naturzwecks bis zu ihrem Tode verfolgt, da sie keine Nahrung aufnahmen. Gleichzeitig erschienen solche Stücke auch in den Tümpeln.

Für die Unterscheidung der letzten Art *Microst. giganteum* von der gewöhnlichen *M. lineare* bleibt also nur ein oder zwei rundliche Hodensäcke, welche gleich gross erscheinen wie die Saamenblase mit einfach oder doppelt spiraligem chitinigem Begattungsorgan (Fig. 20., 21.). Die anderen zitierten Unterschiede (Körpergrösse, Darmlappen, Kopfklappen, geringe Pigmentflecke, Wimpergrübchen) können dabei auch beitragen, obwohl die Verhältnisse der Geschlechtsorgane vorwiegend gelten müssen. Auf diese Weise erreicht man eine Parallele mit den *Macrostomiden*, bei welchen der einheitliche Bau der weiblichen Geschlechtsdrüsen, sowie Habitus und Körpergrösse häufig übereinstimmen, dagegen nur im Bau des Begattungsgliedes Abweichungen konstatiert wurden.

## Schlussbetrachtungen.

Durch die beschriebenen Zuchtversuche mit den beiden unseren Arten, *Micr. lineare* und *giganteum* wurde festgestellt, dass 1. die Ausbildung der Geschlechtsorgane von den klimatischen Einflüssen unabhängig gemacht werden kann. 2. Die Geschlechtsperiode mag wohl das ganze Jahr hindurch dauern, wenn die gewöhnlich durch Teilung sich fortpflanzenden Tiere regelmässig und genügend (hauptsächlich mit Blut grösserer Würmer oder Krustentiere) gefüttert würden. Solche Zustände walten z. B. bei den Macrostomiden, Prorhynchiden, Gytraticiden, Mesostomiden wie Dalyelliden vor, bei welchen keine Abhängigkeit von Saisoneinflüssen erscheint, die Winterzeit freilich ausgenommen. Bei unseren Versuchen waren es auch nur die zwei kältesten und wärmsten Monate, in welchen keine geschlechtliche Tiere auftraten — und weitere Beobachtungsreihen müssen zeigen, ob wirklich bei genügender Fütterung die Geschlechtsorgane in erwähnter Zwischenzeit nicht erscheinen werden. Soeben kam es zur möglichst weiter Variation der betreffenden Versuchstiere, indem nicht nur eingeschlechtliche (männliche wie weibliche Individuen), sondern auch hermaphroditische Stücke gleichzeitig erschienen, sogar in einem Zuchtgläschen. Auch die Jungen krochen regelmässig teils im Herbst, teils im Frühling und späteren Sommer aus den Eihüllen hervor und gründeten viele Generationen, welche sich dann ungeschlechtlich fortpflanzten.

Unsere Zuchtversuche können noch vom praktischen Standpunkte zu Gunsten der Systematik der Microstomiden ausgenützt werden. Im »Tierreich« Bd. 35. werden z. B. von L. v. GRAFF 14 Arten aus Meer und Süsswasser nach manchen Autoren angeführt, von denen die Geschlechtsorgane nur von kleiner Zahl der Arten bekannt sind. Die Artunterschiede beziehen sich also nur an Körpergrösse, Körperspitze und einige kleine Merkmale, welche vielfach variieren können. Nach unserer Methode der regelmässigen Fütterung wird es dann möglich sein, die aufgefundenen Arten, welche uns als neu erscheinen möchten, einer Prüfung unterzuwerfen, ob sie Geschlechtsorgane ausbilden und wel-

che Abweichungen dieselben von unseren allverbreiteten Arten liefern werden. Wenn nicht, dann können solche schwach varrierenden Arten sehr gut zu den nächstverwandten zusammengezogen werden, so dass das Microstomidensystem auf diese Weise zu besseren Bestimmungszwecken vereinfacht werden kann.

\*

Zusatz zur Correctur. Während der Wintermonate 1916/17 fortgesetzte Versuche mit gnt gefütterten und in geheiztem Zimmer gezüchteten Stücken beider obengenannten Arten hatten keinen erwünschten Erfolg, da es nochmals zu keiner Ausbildung der Geschlechtsorgane gekommen ist, so dass man dieser Erscheinung bei theoretischen Erwägungen gehörige Aufmerksamkeit widmen muss.

### Tafelerklärung.

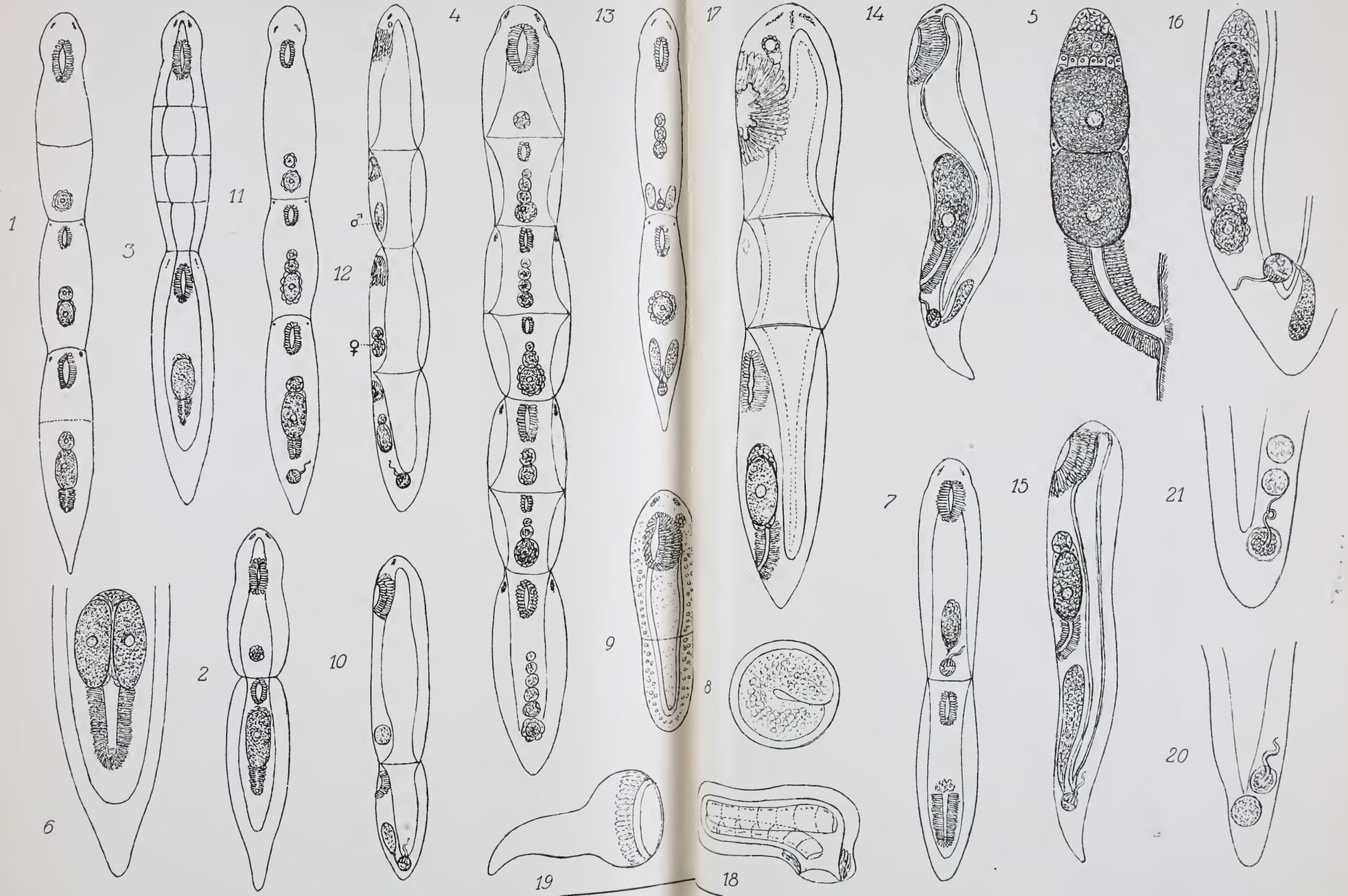
- Fig. 1. *Microstomum lineare* — eine Kette mit 3 ♀ Zooiden, welche sich noch teilen. (Gezüchtetes Exemplar vom 6./10. 1915. Halbschematisch.)
- Fig. 2. *M. l.* — eine Kette mit verschieden alten Keimstöcken. (Dto.)
- Fig. 3. *M. l.* — ♀ Kette mit neu gebildeten Teilungsebenen. (Gezüchtet 6./10. 1915 und aus Čelakovitz 28./10. 1914.)
- Fig. 4. *M. l.* — eine Kette mit 7 Zooiden und Anlagen der ♀ Organe. (Aus einem Teiche bei Pilgram vom 6./10. 1895.)
- Fig. 5. *M. l.* — Keimstock mit 2 gleich reifen gelben Eiern übereinander. (Aus der Umgegend Prag's vom 5./11. 1885 und aus Tábor 21./10. 1910.)
- Fig. 6. *M. l.* — Keimstock mit 2 Eiern nebeneinander in gemeinsamer Hülle. (Gezücht. Exemp. 13./10. 1915 und aus Tábor vom 19./11. 1902.)
- Fig. 7. *M. l.* — eine anscheinend protogynische Kette. (Gezüchtet 25./11. 1915.)
- Fig. 8. *M. l.* — Ei mit rotierendem Embryo (15./3. 1916).
- Fig. 9. *M. l.* — ein 8./3. 1916 aus der Eihülle ausgekrochenes Junges.
- Fig. 10. *M. l.* — eine Kette von 2 Zooiden mit ♂ Organ (von der Bauchseite). (Gezücht. Exemp. vom 12./3. 1916 und 24./5. 1916.)
- Fig. 11. *M. l.* — eine gemischte Kette von 3 Zooiden mit hermaphroditischen und ♀ Organen. (Aus der Umgegend Prag's vom Okt. 1887.)
- Fig. 12. *M. l.* — eine gemischte Kette von 4 Zooiden mit ♂, ♂♀ und ♀ Organen. (Aus Pilgramer Umgegend vom 4./9. 1912.)

40 III. Dr. Emil Šekera: O vypěstění pohlavních tvarů.

- Fig. 13. *M. l.* — eine Kette von 2 hermaphrod. Zooiden. (Gez. Exemp. 10./5. 1916.)
- Fig. 14. *M. l.* — ein gezüchtetes hermaphrod. Exemplar vom 10./5. 1916.
- Fig. 15. *M. l.* — dasselbe vom 30./5. 1916 (mit hoch angelegtem Keimstock).
- Fig. 16. *M. l.* — dasselbe aus der Umgegend Prag's vom Okt. 1887.
- Fig. 17. *Microstomum giganteum* — eine Kette mit weiblichem Zooide. (Aus der Umgegend Tábor 11./11. 1903.)
- Fig. 18. *M. gig.* — Körperform mit eingeschluckten Lumbriculidenstücken.
- Fig. 19. *M. gig.* — Stark erweiterte Mundöffnung vor der Bente.
- Fig. 20. *M. gig.* — Körperspitze mit ♂ Begattungsorgan und einem Hodensäckchen. (Gez. Exempl. vom 5./6. 1916.)
- Fig. 21. *M. gig.* — Begattungsorgan mit 2 Hodensäckchen. (Gez. Exempl. vom 17./10. 1916.)
-









IV.

Mykologische Beiträge.

Von

Doz. Dr. Karl Kavina.

(Aus dem botanischen Institute der böhm. Universität zu Prag.)

Vorgelegt am 16. Feber 1917.

I. *Trichothecium bryophilum* spec. n.

Auf den Moosen leben verschiedene Pilze parasitisch. SACCARDO in seiner »Sylloge fungorum« Bd. XII. 2. T. p. 742—745 zählt 144 Pilze auf, welche bei den Moosen Gäste sind. Man muss aber diese Zahl stark reduzieren, weil dieses Verzeichnis von SYDOW nur nach literarischen Nachrichten zusammengestellt und der in vielen Fällen und Diagnosen angegebene Standort »auf Moos« recht dubiös ist, indem er nicht selten nichts anderes als nur den reinen Zufall bedeutet, dass der Pilz in der Gesellschaft eines Moosrasens wuchs. So ist der Begriff der »auf Moosen lebenden Pilze« recht ausgedehnt. In SACCARDO's oben zitierterter »Sylloge« werden auch viele eminent saprophytische Pilze angeführt, was besonders von den *Hymenomyceten* (*Cantharellus glaucus* FR., *C. lobatus* (PERS.) FR., *C. muscigenus* (BULL.) FR., *C. retirugus* FR., *C. muscorum* FR., *Galera muscorum* FR., *Lycoperdon acuminatum* BOSC., *L. muscorum* MORG., *Typhula limicola* SAUT., *Hygrophorus cyaneus* BERK., u. v. a.) gilt, welche niemand als Bryophytenparasiten ansehen kann. Wenn man also in diesem Sinne die Zahl der Moosgäste aus dem Reiche der Pilze reduziert, so bleiben nur wenige übrig

— namentlich aus der Abteilung der Fungi imperfecti — welche wahre Parasiten auf den Moosen sind.

Im September 1914 sammelte ich in dem Moldautale bei Jarov unweit von Zbraslav schöne Rasen von *Pogonatum aloides* (HEDW.) BEAUV. welche durch eine von den normalen Rasen abweichende, mehr gelbliche Färbung auffallend erscheinen. Ich nahm diese Rasen samt dem Protonema nach Hause um sie im Glashause zu kultivieren. Das Moos akkli-

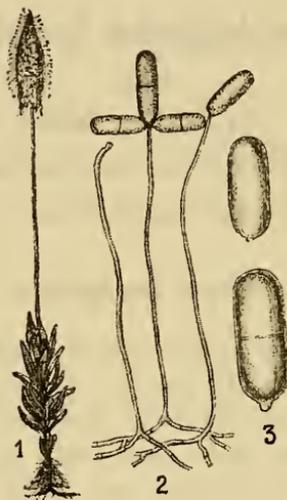


Fig. I. *Trichothecium bryophilum*: 1 der Schimmel auf *Pogonatum aloides* in fast natürl. Gr.; 2 Konidienträger 500mal vergr.; 3 Sporen 880mal vergr.

matisierte sich sehr bald, und begann schön zu wachsen. Zu Ende des Monats September sah ich zu meiner Überraschung, dass die Sporogone ganz von einem weissen Schimmel bedeckt waren. Dieser Schimmel verbreitete sich bald über den ganzen Rasen, und auch auf Kulturen von *Mnium hornum* L., welche in der Nähe für Unterrichtszwecke kultiviert worden waren. Anfangs hielt ich den Schädiger für *Trichothecium domesticum*, welches mit dem verwandten *Tr. roseum* und *Botrytis* den gemeinsten Parasiten der Bryophyten angehört. Aber bei genauerer mikroskopischer Untersuchung konnte ich den betreffenden Pilz mit den bisher bekannten

Arten der Gattung *Trichothecium* keineswegs identifizieren, so dass ich glaube, dass es sich hier um eine noch nicht beobachtete neue Art handelt. Ich erlaube mir dieselbe folgendermassen zu beschreiben:

*Trichothecium bryophilum* sp. n. Lockere, schimmelbis samtartige, weisse Rasen (den *Mucor*-Überzügen nicht unähnlich) aus kriechenden, verzweigten, doch unseptierten, 2—2.5  $\mu$  dicken Hyphen bestehend. Konidienträger aufrecht, etwas gebogen 130—200  $\mu$  lang, spärlich septiert, an der Spitze kaum angeschwollen und dort eine oder zwei akrogener Konidien tragend. Diese sind walzenförmig, etwas in die Birnform übergehend, zweizellig, 13—19  $\mu$  lang, 9—11  $\mu$  breit, kaum in der Mitte eingeschnürt, am oberen Ende stumpf aufgewölbt, am unteren mit einer 0.5—1  $\mu$  langen, 0.7—2.2  $\mu$  breiten papillösen stumpfen Spitze. Die Sporen sind hyalin, in der Jugend ungeteilt; die mittlere Scheidenwand tritt erst bei vollkommener Reife auf.

Parasitisch auf verschiedenen Moosen.

Caespitulis pulvinato-velutinis, primum effusis, demum confluentibus, albis; hyphis sterilibus repentibus. siphoneis, candidis, ramosis, 2—2.5  $\mu$  latis. Hyphis fertilibus erectis, simplicibus, sparse septatis, apice haud incrassatis, duo vel tria conidia acrogenia gerentibus. Conidiis obovato-cylindratis, uniseptatis, ad septum non contractis, superne obtusis, inferne rotundatis et basi papillatis (13—19  $\mu$  longis, 9—11  $\mu$ , papilla 0.5—1  $\mu$  longa, 0.7—2.2  $\mu$  lata).

Habitat ad muscos et hepaticas parasitans.

Von den 13 bisher bekannten Arten dieser Gattung hat nur *Tr. sublutescens* (PECK) SAC. an dem unteren Ende der Konidien eine stumpfe Papille; alle übrigen Arten haben die Basis der Konidien stumpf oder nur allmählich zugespitzt. So ist dies der Fall bei *Tr. domesticum* FR., *Tr. roseum* (PERS.) LINK, *Tr. candidum* WALLR., *Tr. inaequale* MASSE-SALM., *Tr. griseum* SPEG. und *Tr. flavum* RIV., wo das untere Ende der Konidien zugespitzt auftritt — wie das schon CORDA, unsterblichen Angedenkens, meisterhaft in seinen

»Icones fungorum« (II. Tab. X. Fig. 62. 3) bei *Tr. roseum* abgebildet hat — aber die Spitze bei diesen Arten lässt sich keineswegs mit der Papille bei den zwei oben genannten Arten vergleichen.

Nach der Form der Konidien kann man die Arten der Gattung *Trichothecium* folgendermassen gruppieren:

- I. Konidien an dem Basalende mit einer stumpfen Papille:  
*Tr. sublutescens* (PECK.) SACC., *Tr. bryophilum* M.
- II. Konidien am Basalende zugespitzt:
  - a) Konidien an der Scheidenwand eingeschnürt:  
*Tr. roseum* (PERS.) LINK, *Tr. candidum* FR.
  - b) Konidien nicht eingeschnürt:  
*Tr. flavum* (RIV.) LIND., *Tr. griseum* SPEG., *Tr. inaequale* MAS. SAL.
- III. Konidien an beiden Enden stumpf:
  - a) In der Mitte an der Scheidenwand eingeschnürt:  
*Tr. mutatum* JUNGH., *Tr. albido-roseum* (ROWM.) BARL.
  - b) Konidien nicht eingeschnürt:  
*Tr. domesticum* FR., *Tr. obovatum* (BERK.) LIND.,  
*Tr. Helminthosporii* (THÜN.) SAC., *Tr. piriferum* (FR.) SAC., *Tr. macrosporum* (SPEG.).

Aus dieser Tabelle geht klar hervor, dass unsere neue Art dem *Tr. sublutescens* am nächsten verwandt ist, von welchem es sich aber durch viele Merkmale unterscheidet. *Tr. sublutescens* wächst in kompakten, kissenförmigen Rasen parasitisch auf den Sphaeriaceen, das Mycelium ist gelbbräunlich, etwas fleischrötlich, die Konidien sind umgekehrt-eiförmig, 20—35  $\mu$  lang, mit einer Basalpapille, die bisweilen auch fehlen kann. Unsere Art hat demgegenüber — wenn man schon auf das Substrat keine Rücksicht nimmt — lockere, schneeweisse Rasen und seine Konidien sind länglich-eiförmig, fast walzenförmig, kleiner als bei den vorigen, nur 13—19  $\mu$  lang, und stets mit einer stumpfen Basalpapille versehen. Wir haben diesen Schimmel von verschiedenen Standorten untersucht und in keinem Falle die Papille fehlend gefunden. Wir vermuten also, dass

diese Unterschiede uns berechtigen, den fraglichen Pilz als eine neue Art — wenn man bei den Fungi imperfecti schon von Arten sprechen will — zu betrachten. Makroskopisch sind die Überzüge des *Tr. bryophilum*, jenen des *Tr. roseum* oder *Tr. domesticum* ähnlich, aber die Farbe, Form und Grösse der Konidien und die Anwesenheit der Basalpapille lassen die Art sofort erkennen.

Die Konidien stehen — wie es bei den übrigen Arten vorkommt — niemals in Mehrzahl auf den Traghyphen, sondern höchstens zu dreien, meistens aber nur zu zweien. Unsere Art ist als typischer Vertreter dieser Gattung anzusehen, und bildet keinen Übergang zur Gattung *Cephalothecium* CORDA, welche noch heute, trotz der opponierenden Ansicht MATRUCHOTS, von einigen Mykologen, wie z. B. von SACCARDO anerkannt wird.

Wir haben diese Art auf mehreren Orten, nicht nur in der Natur, sondern auch in Kulturen des Gewächshauses gefunden. So haben wir ihn auf *Catharinea undulata*, *Polypodium juniperinum*, *Pterigynandrium filiforme*, *Cephalozia byssacea*, *Fegatella conica*, *Preissia commutata*, und vielen anderen Bryophyten beobachtet. Ob es sich um einen gefährlichen Parasiten handelt, oder ob der Pilz fakultativ nur auf erkrankten und geschwächten Moosen vorkommt, ist schwer zu entscheiden. Die Hyphen, welche in den meisten Fällen die Kapsel der Moose umspinnen, dringen durch das lockere Gewebe des Mütschens in die Theca ein und verflechten sich hier besonders in dem Archithecium. Die Infektionsversuche nach LÜDI's Methode habe ich im Gewächshause häufig mit Erfolg vorgenommen, aber in der Natur, auf natürlichen Standorten, dürften sie jedenfalls von Misserfolg begleitet sein. Trotzdem halten wir den Pilz für einen Parasiten, weil wir ihn noch niemals als Saprophyten beobachtet haben. Auch in vitro, auf gewöhnlichen Substraten (Gelatine, Kartoffeln, Agar, Weinagar usw.) wächst er sehr schlecht.

Es ist mir auch nicht gelungen, den Pilz auf eine keimende Phanerogame zu übertragen; in einem Falle erschien er aber spontan in reicher Entwicklung auf einer faulenden Pflaume, von der er aber schon nach zwei Tagen verschwand.

## II. Über ein interessantes Eurotium.

Aus den Bodenproben, die ich im August 1913 zum Studium der Erdmucorineen von dem Ziegenrücken im Riesengebirge entnommen habe, ist in einer Eprouvette, in welcher mein Freund Dr. A. AMBROŽ einige Erdactinomyceten aus meinen Proben kultivierte, ein schwarzer *Aspergillus*

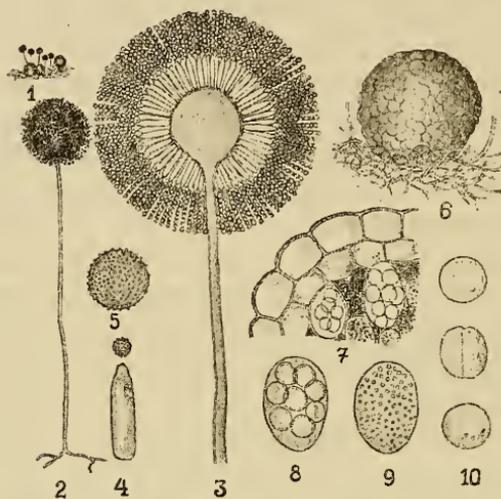


Fig. II. *Eurotium Velichii*: 1 Fruchtkörper und Konidienträger in nat. Grösse; 2 Konidienträger 80mal vergr.; 3 derselbe 350mal vergr. im opt. Durchschn.; 4 Sterigma mit der Konidie; 5 eine Konidie 880mal vergr.; 6 Fruchtkörper 15mal vergr.; 7 Querschnitt durch den Fruchtkörper; 8 Askus, 9 eine Zwischenzelle mit gelbem Farbstoffe gefüllt.

erwachsen. Obzwar die Arten der Gruppe »*Nigricantes*«\*) nicht zahlreich sind, machte mir das Identifizieren dieses *Aspergillus* dennoch nicht geringe Schwierigkeiten. Er unterschied sich besonders von den übrigen Arten dieser Gruppe durch seine unverzweigten Sterigmen, obzwar sonst die Ausmaasse der einzelnen Teile geradeso, wie bei den gewöhnlichen *Asp. niger* (CRAM.) v. TIEGH. beschaffen waren. Ich liess also die Eprouvetten einige Zeit unbeachtet, um den

\*) Prof. Dr. C. WEHMER, Die Pilzgattung *Aspergillus*, Genève 1901 p. 137.

Pilz bis zum Einsammeln eines reichlicheren Vergleichsmateriales sich selbst zu überlassen. Nach drei Monaten zeigten sich aber in den Kolonien kleine, gelbe Perithezien, welche bisher bei keinem schwarzen *Aspergillus* beobachtet worden waren. Dadurch wurde meine Aufmerksamkeit ange-regt, und ich begann die Art wieder zu studieren. Ich machte mit ihr auch einige physiologische Versuche, besonders auf die Temperaturwiderstandsfähigkeit, und kam endlich zu der Überzeugung, dass es sich da um eine neue Art handelt. Ich erlaube mir diese Art nach dem Herrn Prof. Dr. A. VELICH, dem Vorstande des bakteriologischen Institutes der böhmischen polytechnischen Hochschule in Prag, der mich bei meinen Kulturversuchen stets mit grösster Bereitwilligkeit unterstützte und mir sein Laboratorium zur Verfügung stellte, zu benennen:

**Eurotium Velichii** *n.*: Tief tintenschwarze, weit ausgebreitete, jedoch lockere Konidienrasen von mucorähnlichem Aussehen. Steriles Mycelium aus kriechenden, hyalinen, schwach verzweigten, reichlich septierten, 8—10  $\mu$  dicken Hyphen. Die Konidienträger sind stark aufrecht, stattlich, 0.8—1 mm hoch, unverzweigt und über die ganze Länge unseptiert, unten hyalin, oben braun, 11  $\mu$  dick; die Endblase ist genau kugelig, scharf abgesetzt, 30—23  $\mu$  im Durchmesser, allseitig mit schlanken, dicht gedrängten Sterigmen besetzt. Diese sind unverzweigt, 13—16  $\mu$  lang, 3  $\mu$  dick, zylindrisch und schwach zugespitzt. Das Konidienköpfchen ist kugelig, ca 180  $\mu$  im Durchmesser und schwarzbraun. Die Konidien sind kugelig, hart, klein, 2—2.5  $\mu$  im Durchmesser breit, schwarz und entfernt kurzstachelig.

Die Perithezien erscheinen als kleine, schwefelgelbe, kugelige Gebilde zu 3—10 in Häufchen auf dem Mycelium verschiedenartig zerstreut; sie sind schon mit blossem Auge gut sichtbar, haben 0.8—1.2 mm im Durchmesser und eine zweischichtige Wand, welche im Innern zahlreiche ovale Schläuche umschliesst. Die Schläuche sind kugelig-oval, sehr dünnwandig, haben 20—22  $\mu$  im Durchmesser und 3—8 Sporen. Die Askosporen sind kugelig, bikonvex, farblos, glatt, 8—9  $\mu$  im

Durchmesser, und sind mit einer Längsrinne versehen, welche im optischen Durchschnitte sich als ein hellerer Saum darstellt.

Der Pilz kommt in der Erde vor, vielleicht aber auch auf verschiedenen Vegetabilien. Auf Agar, Weinagar, Gelatine und Kartoffeln wächst er sehr gut; in flüssigen Medien wächst er aber nicht.

*Caespitulis atratis effusis, floccosis, habitu Mucoris. Hyphis sterilibus repentibus, septatis, sparse ramosis, 8—10  $\mu$  latis, hyalinis vel leniter nigrescentibus. Hyphis fertilibus erectis, 0.8—1 mm longis, 11  $\mu$  crassis, simplicibus, sparse septatis, in vesiculam globosam 30—32  $\mu$  diam. inflatis. Capitulis subglobosis fusco-nigris, 180  $\mu$  diam. Sterigmatibus simplicibus, haud ramosis, 13—16  $\mu$  longis, 3  $\mu$  crassis, cylindraceutis, apice leniter acuminatis. Conidiis sphaericis, minutis, 2—2.5  $\mu$  diam., nigrescentibus, echinulato-asperulis.*

*Peritheciis filamentis repentibus intricatis, sulphureis, sphaeroideis 0.8—1.2 mm latis; ascis subsphaeroideis, 20—22  $\mu$  diam., 3—8 sporas includentibus. Ascosporis hyalinis e fronte subovoideis, aequatore sulco, biconvexis, 8—9  $\mu$  diam., hyalinis.*

*Habitat solo humoso (an vegetabilibus putridis?).*

Aus der ganzen Reihe der schwarzen *Aspergillus*-Arten steht unser Pilz am nächsten dem japonischen *A. luchuensis* T. INUI sowie dem holländischen *A. calyptratus* OUD. Von den übrigen Arten, welche bisher als gut beschriebene\*) und

---

\*) WEHMER nimmt in seiner Monographie nur zwei Arten der *Nigricantes*-Gruppe an, nämlich *A. niger* und *A. Ficum*; die anderen in älteren Arbeiten beschriebenen schwarzen oder schwarzbraunen Arten, wie *A. nigricans* WREDEN, *A. nigrescens* ROBIN, *A. nigricans* COOKE, *A. fuliginosus* PECK., *A. mucoroideus* COOKE u. v. a., sind grösstenteils als Synonyme zum *A. niger* einzuziehen, und alle übrigen bisher ganz unvollständig beschriebenen Arten nur als nomina nuda et problematica zu betrachten. Seit dem Erscheinen der Monographie von WEHMER sind aber noch einige anderen Arten sehr genau beschrieben worden; zu einer leichteren Übersicht derselben haben wir deshalb alle schwarzen *Aspergillus*-Arten in die nachfolgende Tabelle zusammengestellt.

umgrenzte Arten gelten, ist unsere Art bereits durch ihre einfachen, unverzweigten Sterigmen auf den ersten Blick verschieden; alle übrigen Arten, die wir in einer übersichtlichen Tabelle zusammengestellt haben, besitzen verzweigte Sterigmen, und gehören also der Untergattung *Sterigmatocystis* an, während *A. Velichii* mit den beiden oben genannten Arten zu den wahren *Aspergillen* (*Euspergillus*) einzureihen ist. Wie sehr sich unsere neue Art von den übrigen unterscheidet, ist leicht aus der Vergleichstabelle zu ersehen.

Vom *A. luchuensis* unterscheidet sich unsere Art nicht nur schon durch ihr Vorkommen und ihre Rasenfarbe, sondern auch durch die kleineren Konidien, vom *A. calyptratus*, mit dem sie einen ähnlichen Standort teilt, ist sie durch grössere Dimensionen und kurzstachelige Konidien verschieden; von beiden aber unterscheidet sie sich am auffallendsten durch die Bildung der Perithechien.

Von dem gewöhnlichen *A. niger* unterscheidet sie sich schon durch ihre schwächere Gestalt, die tintenschwarze Farbe der Konidienrasen, ferner durch die unverzweigten Sterigmen, und ebenfalls durch die Bildung der Perithechien; vom *A. Ficum* sind die gleichen Unterscheidungsmerkmale vorhanden, weil diese Art sich vom *A. niger* nur durch die Dimensionen unterscheidet.

Die Perithechien bilden sich stets, wenn die Kulturen auszutrocknen beginnen. Sofort, wenn dem Pilze das Austrocknen droht, bildet er ein Dauerstadium, als welches man die Perithechien bezeichnen muss; so kann man auch andere perithechienbildende *Aspergillus*-Arten zur Bildung der Fruchtkörper durch allmähliches Austrocknen zwingen. Die Keimfähigkeit derselben ist bei unserer Art eine sehr lange, da sie mir auch nach drei Jahren noch gut keimten; die alten, vollständig ausgetrockneten Konidienrasen verändern dann ihre tiefschwarze Farbe in eine braunschwarze.

Unsere Art ist auch von den schwarzen *Aspergillus*-Arten die einzige Perithechienbildende, und muss deshalb in die *Plectascineen*-Gattung *Eurotium* DE BARY eingereiht werden,

## Tabellarische Übersicht der bisher

	<i>A. niger</i> (CRAMER) v. Tieghem, Ann. sc. nat. 1867, 5. sér. VIII. p. 240. WEHMER, Monogr. p. 103.	<i>A. ficuum</i> HENNING'S Hedwigia 1895, p. 80. WEHMER, Monogr. p. 107.	<i>A. phoenicis</i> (CORDA) Pat. e. Delacroix, Bul. Soc. Myc. de France 1891, VII. p. 119. SACCARDO X., 526, LINDAU VIII., p. 140.
Rasenfärbung . . .	schwarzbraun	schwarzbraun	purpur- schwarz
Konidienträger, Höhe u. Dicke . . .	$\pm 2\text{ mm},$ 15–18 $\mu$	—	1 mm, 15 $\mu$
Kopf, Gestalt und Grösse . . . . .	kugelig, cca 130 $\mu$ Durchm.	kugelig, cca 75–100 $\mu$	kugelig, cca 190 $\mu$
Blase, Form und Grösse . . . . .	kugelig, 80 $\mu$	kugelig, 45–60 $\mu$	kugelig, 75 $\mu$
Sterigmen . . . .	verzweigt, prim. 26×4.5 $\mu$ sek. 8×3 $\mu$	verzweigt, prim 15–26× 6.9 $\mu$ sek. 6–8×2–3 $\mu$	verzweigt, prim. 40×15 $\mu$ sek. 10–12× 3–4 $\mu$
Konidien, Gestalt und Grösse . . . . .	kugelig, glatt oder körnig, 2.5 $\mu$	kugelig, glatt, 4–5 $\mu$	kugelig-eckig, glatt, mit dicker Mem- bran, 5 $\mu$ lang, 3.5–4.5 $\mu$ breit
Perithezien . . .	—	—	—
Asci . . . . .	—	—	—
Askosporen . . .	—	—	—
Temperatur- optimum . . . .	37°	—	—
Vorkommen . . .	Auf Vegetabilien und säuerlichen zuckerhaltigen Flüssigkeiten, allgemein verbreitet.	In getrockneten Feigen, deren Inneres mit einer schwarzen Sporenmasse durchsetzend; selten.	Im Innern von Datteln die Krankheit »mchattel« in Nordafrika verursachend; bisweilen auch nach Mitteleuropa eingeführt.

## gut beschriebenen Nigricantes-Arten.

<p><i>A. strychni</i> LINDAU, Hedwigia 1904, p. 306. SACCARDO, XVIII., p. 516.</p>	<p><i>A. atro-purpureus</i> ZIMMERMANN, Ctbl. f. Bakt. 1902, p. 218. SACCARDO, XVIII., p. 514.</p>	<p><i>A. pulverulentus</i> MC. ALPINE, Agric. Gaz. of N. S. Wales 1896, p. 4. SACCARDO, XIV., p. 1046.</p>	<p><i>A. violaceo-fuscus</i> GASPARINI, Atti Soc. Toscana Sc. Nat. 1887, p. 326. SACCARDO, X., p. 326, LINDAU VIII. p. 139.</p>
<p>schwarz</p> <p>2—4 mm, 11·5—15·5 <math>\mu</math></p> <p>kugelig, cca 230 <math>\mu</math></p> <p>kugelig, 58—66 <math>\mu</math></p> <p>verzweigt, prim. 68—100 <math>\times</math> 7·20 <math>\mu</math> sek. 10 <math>\times</math> 3·5 <math>\mu</math></p> <p>kugelig, fein stachelig, 4 <math>\mu</math></p> <p>—</p> <p>—</p> <p>—</p> <p>—</p>	<p>braun</p> <p>0·8 mm, 16—20 <math>\mu</math></p> <p>kugelig, cca 150 <math>\mu</math></p> <p>kugelig, 60—80 <math>\mu</math></p> <p>verzweigt, prim. 16 <math>\times</math> 6 <math>\mu</math> sek. 3—4 <math>\times</math> 1·5— 2 <math>\mu</math></p> <p>kugelig, rauh warzig, 6—8 <math>\mu</math></p> <p>—</p> <p>—</p> <p>—</p> <p>—</p>	<p>braun</p> <p>7 mm, 20 <math>\mu</math></p> <p>kugelig, cca 400 <math>\mu</math></p> <p>oval, 80—170 <math>\mu</math></p> <p>verzweigt, prim. 144 <math>\times</math> 8 <math>\mu</math> sek. 14—18 <math>\mu</math> lang</p> <p>kugelig, war- zig 4 <math>\mu</math></p> <p>—</p> <p>—</p> <p>—</p> <p>—</p>	<p>violettbraun</p> <p>2 mm, 12—18 <math>\mu</math></p> <p>kugelig, cca 90 <math>\mu</math></p> <p>kugelig, 42—51 <math>\mu</math></p> <p>verzweigt, prim. 6—8 <math>\times</math> 3 <math>\mu</math> sek. 2—4 <math>\mu</math> lang</p> <p>eiförmig, war- zig 3·3—5 <math>\mu</math> lang, 5—6·5 <math>\mu</math> breit</p> <p>—</p> <p>—</p> <p>—</p> <p>—</p>
<p>In Früchten von <i>Strychnis leiosepala</i> aus Angola; ein- mal beobach- tet.</p>	<p>In faulenden Früchten von <i>Coffea liberica</i> in Buitenzorg gefunden.</p>	<p>Auf Blättern und Hülsen von <i>Phaseolus vulgaris</i> in Victoria (Australien).</p>	<p>Auf verschie- denen Vegeta- bilien in Pisa; nicht selten.</p>

Tabellarische Übersicht der bisher gut beschriebenen  
Nigricantes-Arten. (Fortsetzung.)

	<i>A. luchuensis</i> INUI, Journ. of t. Coll. of Sc. Tokyo 1901, XXII. p. 469. SACCARDO, XVIII. p. 515.	<i>A. Velichii</i> m. ( <i>Eurotium</i> <i>Velichii</i> )	<i>A. calyptratus</i> OUDEMANS, Arch. Neer- land. d. sc. ex. e. nat. 1902. p. 283. SACCARDO, VIII., p. 514.
Rasenfärbung . . . . .	schwarzgrau	schwarz	schwarzbraun
Konidienträger, Höhe u. Dicke . . . . .	1–2.5 mm, 10–15 $\mu$	0.8–1 mm, 11 $\mu$	0.2–0.3 mm, —
Kopf, Gestalt und Grösse . . . . .	kugelig, cca 50 $\mu$	kugelig, 100 $\mu$	walzenförmig, 170 $\mu$ lang
Blase, Form und Grösse . . . . .	kugelig, 20–30 $\mu$	kugelig, 30–31 $\mu$	ellipsoidisch, bis umgekehrt birnförmig, 20–22 $\mu$
Sterigmen . . . . .	unverzweigt, 6 $\times$ 3 $\mu$	unverzweigt, 13–16 $\times$ 3 $\mu$	unverzweigt, 6 $\mu$ lang
Konidien, Gestalt u. Grösse . . . . .	kugelig, war- zig 4–4.5 $\mu$	kugelig, kurz- stachelig, 2–2.5 $\mu$	kugelig, glatt 2–3 $\mu$
Perithezien . . . . .	—	kugelig, schwefelgelb, 1.2–2 mm Durchm.	—
Asci . . . . .	—	kugelig, 21 $\mu$ Durchm.	—
Askosporen . . . . .	—	3–8 im Ascus, kugelig bis kugeleiför- mig, glatt oder schwach rauh, 8.4–9 $\mu$ Durchm.	—
Temperatur- optimum . . . . .	—	25°, wächst aber noch bei 40°	—
Vorkommen . . . . .	Auf alkoholi- schen Geträn- ken »Awamo- si« in Tokyo (Japan).	In der Erde der Ziegen- rücken im Riesen- gebirge.	Auf möderi- gem Eichen- holz im waldi- gen Humus- boden; einmal bei Bussum in Holland beob- achtet.

### III. Über *Podophacidium terrestre* NISSL und BOUDIER'S *Melachroia xanthomela*.

Seit drei Jahren sammle ich jeden Sommer in einem Fichtenwalde auf den Abhängen des Brdy-Kammes »Hřebeny« unweit von Řevnice an verschiedenen Standorten schön entwickelte Individuen von *Podophacidium terrestre* NISSL. Weil das Urteil über diesen Pilz in der Literatur noch nicht ganz übereinstimmend ist, so erlaube ich mir der mykologischen Öffentlichkeit meine diesfälligen auf Beobachtungen des Pilzes in der Natur gestützten Erfahrungen mitzuteilen.

Der Pilz wurde von Dr. G. v. NISSL in den »Verhandl. des naturwiss. Vereines zu Brünn« im Jahre 1872 (Bd. X.) beschrieben und in *Rabenhorst's Fungi eur.* unter dem Nummer 1153 angeführt. Die Original-Diagnose\*) lautet: »*Gregarium. Receptaculo (Cupula) turbinato vel syciodeo, pyrenio coriaceo-membranaceo, badio, primum clauso, demum laciniato, disco undulato, sulfureo; ascis clavatis, inferne attenuatis, stipitatis, apice late rotundatis, 8-sporis; sporidiis monostichis, oblongis, in aequilateralibus continuis vel interdum nucleo 1—2diviso; hyalinis. Paraphyses ascorum longitudine, apice bifurcatae. Ad terram nudam in sylvis pr. Graz autumn. Receptaculum (Cupula) 2—3 mm diam., 1—2 mm altum. Asci 124—136  $\mu$  l., 8—9  $\mu$  cr. Sporidia 11—13  $\mu$  l., 4—5  $\mu$  cr.*« — Einige Jahre später veröffentlichte BOUDIER im Bulletin Soc. myc. 1885 I. p. 112. die Beschreibung eines Pilzes unter dem Namen *Malachroia xanthomela*, welcher mit der alten *Peziza xanthomela* PERSON identisch sein sollte, die auch in allen älteren Arbeiten angeführt wurde; so finden wir schon in WALLROTH'S Flora cryptog. Germaniae (1833) p. 99., in FRIES Systema II. p. 72., und in allen anderen mykologischen Werken diese *Peziza xanthomela* allgemein beschrieben. Auch RABENHORST hat sie in seinen Exsikkaten Fungorum europaeorum sub No. 315 und im Herbarium mycol. No. 218 ausgegeben. In seinem

---

\*) Nach der freundl. brieflichen Mitteilung des Herrn Hofr. Dr. G. v. NISSL.

Handbuch von Deutschlands Kryptogamenflora (I. 1844 p. 368 No. 2837) nennt er diesen Pilz *Peziza xantholoma*, was vielleicht auf KLOTZSCH's Umtaufung zurückzuführen ist (Vide: HOFFMANN, Index fung. p. 92). Auch in der neuesten Bearbeitung der deutschen Ascomyceten von REHM (RABENHORST's Kryptog. Fl. Pilze III. p. 997.) ist *Melachroia xanthomela* als identisch mit *Peziza xanthomela* beibehalten, und neben dem *Podophacidium terrestre* eingeschaltet. Inzwischen hat aber schon SCHRÖTER darauf hingewiesen, dass *Melachroia xanthomela* und *Podophacidium terrestre* vielleicht identisch seien (Pilze Schlesiens II. p. 159.). Aber REHM hat sich mit aller Entschiedenheit dahin ausgesprochen, dass *Melachroia* und *Podophacidium* zwei gänzlich verschiedene Pilze sind; er reihte das *Podophacidium* in die Gattung *Urnula* FRIES ein, was schon auch SACCARDO in seiner »Sylloge« (VIII. p. 550.) getan hat. Welche Gründe SACCARDO veranlasst haben, diesen Pilz zur *Urnula* einzureihen, ist unbegreiflich; schon die Diagnose dieser Gattung des Autors selbst (Summa veget. Scand. 1849 p. 364: Excipulum coriaceum, inflatum, inane, dein ore rotundo rimose dehiscens. Discus latera interiora vestiens, sporis moniliformiserialis, intermixtis paraphysibus. Superficiales byssoidea. Typus: *Peziza Craterium* SCHWEIN. Carolinae.) schliesst unseren Pilz ohne Zweifel aus. SACCARDO, der den Pilz nicht gesehen, und nur die Diagnose NIESSL's abgeschrieben hat, wurde durch einige ungenaue Angaben in der Diagnose zu seinem Irrtume verleitet, und REHM folgte ihm gedankenlos. Auch REHM hat die beiden Pilze nicht in der Natur gesammelt, sondern nur in den Exsikkaten untersucht.

Wenn wir die Diagnosen dieser Pilze in REHM's Bearbeitung vergleichen, so gelangen wir zu dem Resultate, dass sie beide in fast allen Merkmalen übereinstimmen und sich nur dadurch unterscheiden, dass die Apothecien des *Podophacidium* zuerst kreiselförmig sind, sich lappig eingeringelt öffnen, und die Fruchtscheibe von den zackigen Resten des Mantels umgeben sind, während dieselben zuerst kugeligen der *Melachroia* sich rundlich öffnen und die Fruchtscheibe zart berandet haben; ausserdem sitzen die Frucht-

körper der *Melachroia* auf schwarzem, verbreitertem Hyphengewebe, welches die Apothecien des *Podophacidium* niemals besitzen sollen. In der Form und Grösse der Asci, in der Gestalt der Sporen, und auch in allen übrigen Merkmalen stimmen beide Pilze vollständig überein. BOUDIER in Dispos. des asc. p. 97. zieht das *Podophacidium* zur Gattung *Melachroia*, zu der er noch die Arten *umbrosa* SCHRAD., *xanthomela* PERS. (— »est probablement identifique avec la précédente«). *Nymani* STARB., *melanodon* FRIES, und *aurantionigra* SAUT. einbezieht; er hat also ganz gut eingesehen, dass die Unterschiede der beiden Pilze zur Aufstellung der Gattungen ungenügend sind.

Wenn wir aber das *Podophacidium* an seinem Standorte in der Natur in seiner vollkommenen Entwicklung beobachten, so kommen wir zu folgendem ganz interessantem Resultate: Der Standort dieses Pilzes ist stets auf nackter Erde, auf Abhängen in Fichtenwäldern; er kommt niemals auf der Ebene vor, sondern immer nur auf deklivem Terrain, wo die feinen Würzelchen der Bäume entblösst sind. Ende Juni beginnen die ersten Fruchtkörper zu erscheinen; sie sind vollständig birn- oder kreiselförmig, 1—1.2 mm hoch, schwarzbraun, ganz in das Peridium eingehüllt. Nach 7—9 Tagen zerreisst das Peridium und kann man die ersten Anlagen des Hymeniums, als milchweisse, schwach durchscheinende Schichten auf der Oberseite des birnförmigen Fruchtkörpers beobachten. Das Hymenium wölbt sich allmählich auf, verändert seine frühere Farbe immer mehr in eine gelbliche, bis es sich schüsselförmig ausdehnt und das Peridium vollständig zerreisst. Die Reste des mantelartigen Peridiums umgeben als zackiger Kragen die junge schon schwefelgelbe Fruchtscheibe. In diesem Stadium bleibt der Pilz fast 6 Wochen, ja monatelang unverändert; inzwischen sind die Schläuche schon ganz gereift. Diese sind zylindrisch-keulenförmig, 105—140  $\mu$  lang, 9—10 breit, langgestielt, und  $\mu$  achtsporig. Die Sporen sind hyalin, elliptisch bis eiförmig 12—15  $\mu$  lang, 5—6  $\mu$  breit mit einem oder zwei grossen Oeltropfen; zuweilen sind noch zwei kleine Oeltropfen in den Spitzen der Spore vorhanden. Die junge, noch nicht reife

Spore besitzt keine Oeltropfen. Die Paraphysen sind oben gabelig geteilt und hackig gebogen, 1—2  $\mu$  breit und farblos; die reifen Schläuche ragen über das Hymenium hervor. Im September finden wir die Fruchtscheibe schon mehr ausgerandet, so dass sie flach schüsselförmig aussieht, und der untere Stiel fast ganz verschwunden ist; nur auf der Unterseite des Fruchtkörpers kann man den Stiel als eine nabelförmige Erhöhung beobachten. Die Fruchtscheibe ist stark ausgewölbt, und sehr papillös durch die hervorragenden Spitzen der reifen Schläuche, was man sehr gut unter der Lupe bei schwacher Vergrößerung beobachten kann. Das Peridium bleibt nur auf der Unterseite des Fruchtkörpers und seine Oberschicht beginnt sich in kleine Stückchen aufzulösen. Auf dem Rande des Hymeniums bleiben nur dessen kleinste Reste, so dass die Fruchtscheibe nur zart berandet erscheint. Die Fruchtscheibe wird etwas dunkler-gelb bis bräunlich; doch immer bleibt unter der Schlauchschicht die sehr dicke fleischige Schicht, welche in der Jugend den dicken Stiel des kreiselförmigen Fruchtkörpers vorstellte. Die Schläuche sind etwas keulig aufgeblasen und haben oft die Sporen zweireihig gelagert; sie öffnen sich klappenförmig, und bald nach der Sporementleerung werden die alten Schläuche durch den Druck der benachbarten aus dem Hymenium herausgedrängt. Die Sporen schliessen schöne, grosse Oeltropfen ein. Auf der Unterlage erscheint dann ein ziemlich dickes schwarzbraunes Hyphengewebe, welches aus langen, einfachen, spärlich septierten 3—5  $\mu$  breiten cylindrischen Hyphen besteht. Im November finden wir auf dem Standorte schon leere, braungelbe Apothecien, und im Dezember können wir nur das schwarzbraune Hyphengewebe konstatieren, welches sich auf dem nackten Erdboden wie verfaulten menschlicher Kot ausnimmt.

Der Pilz ist auf dem Standorte sehr konstant; ich beobachte ihn auf mehreren Standorten schon jahrelang, und er erscheint dort jedes Jahr immer wieder. Das Hyphengewebe bleibt dann auf den älteren Standorten auch das ganze Jahr über, obwohl es in den ersten Entwicklungsstadien weniger hervortritt.

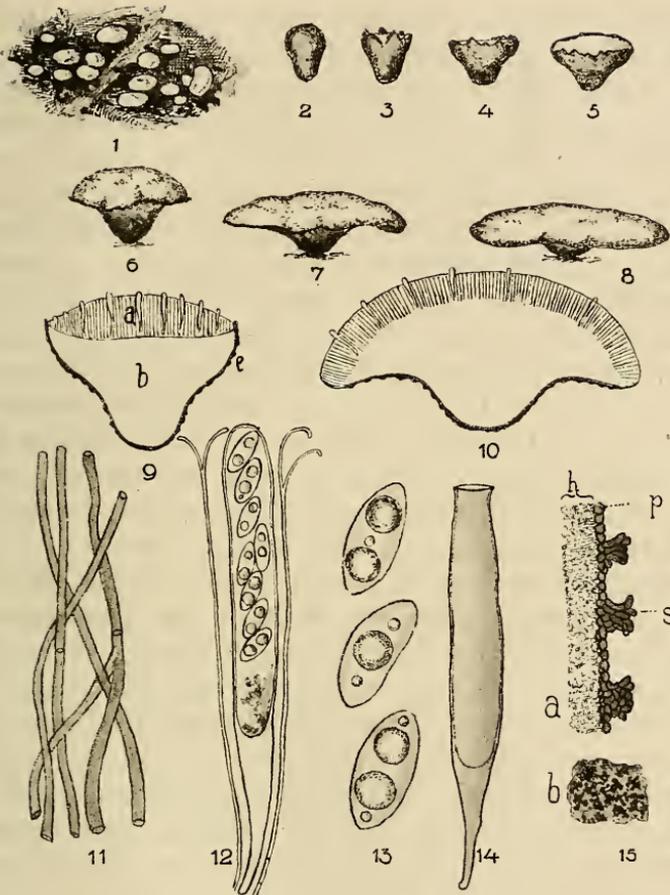


Fig. III. *Podophacidium xanthomelum*: 1 Gruppe der Fruchtkörper im natürl. Grösse; 2—8 verschiedene Entwicklungsstadien des Fruchtkörpers, 5mal vergr.; 9 Längsschnitt durch ein Podophacidiumstadium; 10 Längsschnitt durch das Melachroia-stadium, — schemat.; 11 Hyphen der schwarzen Unterlagergewebe (200mal vergr.); 12 Askus (880mal vergr.); 13 Askussporen (980mal vergr.); 14 ein entleerter Askus; 15a Querschnitt durch den Rand des Fruchtkörpers; h Hyphengewebe, p Perithecium, s kleiige Schuppen desselben; b Das Perithecium von oben gesehen (100mal vergr.)

Der Pilz verwandelt sich also vor unseren Augen aus einem *Podophacidium* in die *Melachroia*, so dass man keinen weiteren Beweis über die Identität der beiden Pilze zu führen braucht.\*) Ich habe auch die Exemplare aus den

\*) Schon einige Angaben der Diagnose legen Zeugnis für unsere Vermutung ab. Man liest hier: Die Apothecien sind gewölbt,

zitierten Exsikkaten, welche REHM in seinen Diagnosen angibt, sorgfältig untersucht, doch kann ich keineswegs grosse Unterschiede zwischen *Urnula terrestris* und *Melachroia xanthomela* finden. In RABENHORST's Herbar. mycolog. befinden sich unter Nr. 218 von TH. BAIL »in pinetis montosis Sattler bei Hirschberg« gesammelte Pilze, darunter auch einige mit Apothecien in jugendlichem Stadium von typischer *Podophacidium*-Gestalt. Keineswegs haben aber die Apothecien, auch in den ältesten Stadien, die Form, wie sie REHM auf Seite 989 l. c. sub Fig. 2 im Längsschnitt darstellt; diese Zeichnung ist offenbar nur eine schematische. Ich kann mir den Irrtum REHM's nur auf die Weise erklären, dass er die Diagnosen bloss nach den Exsikkaten RABENHORST's und trockenen Pilzen gemacht hat. Hätte er die beiden Pilze einen vollen Sommer und Herbst über in der Natur beobachtet, so hätte er sich überzeugt, dass sie nur verschiedene Stadien einer und derselben Art vorstellen. **Melachroia ist also ein älteres, überreifes Stadium des Podophacidiums.** Nach dem Prioritätsgesetz muss die ganze Gattung den Namen *Podophacidium* tragen, weil sie unter diesem Namen von den anderen *Pezizazeen* schon 13 Jahre vor dem Erscheinen der Arbeit BOUDIER's getrennt war. Die Frage, ob *Melachroia xanthomela*, respektive *Podophacidium terrestre* mit der alten *Peziza xanthomela* PERSOON's identische sei, bleibt unerledigt. Es ist nach der ungenügenden Diagnose PERSOON's »sessilis, gregaria, subdifformis, subtus nigrescens, disco subconvexo lutescente, margine subserrato«, schwer zu entscheiden was PERSOON eigentlich gemeint und was für einen Pilz er vor sich gehabt hat. Aber nach der Diagnose von FRIES in Systema mycolog. II. p. 72. (No. 75: »Cupulae carnosae, sed firmatae et exsiccatae indurato-persistentes, Lichenum sentella eximie referentes, 1½—2 lin.

---

gelb oder rötlich-bräunlich, aussen glatt, braunschwarz, — die Schläuche sind zuweilen gebogen, haben die Sporen meist zweireihig kumuliert — die Paraphysen sind pfropfenzieherförmig oft gebogen — alles das Merkmale, welche bei den überreifen *Discomyceten* allgemein vorkommen.

latae, margine livido »nigro« *P*) primo flocculis subtilissimis lacero, mox vero nudo integro et fere obliterato. — In abieg-nis montosis Hercyniae, Saxoniae ad terram), der den Pilz in getrocknetem Zustande von KUNZE erhalten und darnach beschrieben hat, kann festgestellt werden, dass seine *P. xanthomela* mit den RABENHORSTSchen Exemplaren und BOUDIERs *Melachroia xanthomela* identisch ist. Und ebenso, wie wir auch andere Arten PERSOON's, obgleich sie nicht besser beschrieben waren als unser Pilz, dennoch von FRIES und anderen Mykologen als existierend anerkannt worden sind, müssen wir auch unser *Podophacidium* auf **Podophacidium xanthomelum** umbenennen.

Zu der Beschreibung erlaube ich mir noch eine kleine Bemerkung hinzuzufügen. In der Diagnose SCHRÖTER's, REHM's und anderer liest man stets, dass der Schlauchporus durch Jod verbläut wird. Wenn wir aber ein frisches, noch lebendes Material untersuchen, so zeigt sich bei der Anwendung von Jodjodkali keine Verbläunung; erst an getrockneten und wieder aufgeweichten Exemplaren findet die Reaktion statt. Man muss also annehmen, dass die Veränderung der Membrane des Schlauchporus in eine durch Jod blau werdende Verbindung erst durch den Trocknungsprocess eintritt; hieraus geht aber klar hervor, wie vorsichtig man bei den Angaben bezüglich einer chemischen Reaktion, insbesondere einer solchen mit JKK (welche man zu systematischen Zwecken neuerlich allgemein vorzunehmen pflegt) bei den *Pezizazeen* sein muss. Auch die Oeltropfen verschwinden beim Eintrocknen des Pilzes. Auf den Dauerpräparaten, die in Laktophenolglyzeringelatine eingeschlossen sind, kann man bald keine Spur von diesen Tropfen beobachten.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass manche von den anderen Arten der Gattung *Melachroia*, wie sie BOUDIER aufzählt, so besonders *M. umbrosa*, mit unserem Pilze identisch sind.

Die systematische Stellung unseres sonderbaren Pilzes ist bisher noch nicht sichergestellt. FRIES stellte ihn in die engste Verwandtschaft der jetzigen *Humaria rubricosa* und *H. Schenckii*. Auch RABENHORST hat unseren Pilz auf demselben Ort unter der alten Gattung *Peziza*; als nächstverwandte Art reihte er diesen Humarien *Pyronema*

*confluens* an. COOKE und QUÉLET haben sogar unsere Art als *Humaria xanthomela* zwischen *H. umbrosa* und *H. cornula* eingeschaltet. Erst NIESSL hat sein *Podophaacidium* auf Grund dessen dicken Peridiums zu den *Tryblidiaceen* gerechnet; ihm folgten SCHRÖTER und LINDAU. \*) SACCARDO taufte ganz unrichtig *Podophaacidium* in eine *Urnula* um und stellte es zu den *Dermateaceen*. PHILLIPS zählte den Pilz zu den *Phacidiaceen*, GILLET unter der Gattung *Aleuria* zu den echten *Pezizeen*. BOUDIER hat infolge einer falschen Beobachtung der Öffnungsweise der Schläuche seine Gattung *Melachroia* unter den *Discomycètes inoperculés*, sous-divis. *Inoperculés-marginés*, sect. *Charnus*, sous-sect. *Spissés*, unrichtig in die Familie *Ombrophilaceen* eingereiht. MINKS zählt den Pilz wie SACCARDO zu den *Dermateaceen*, REHM aber setzt ihn in die Unterordnung *Pezizeae* zu den echten Pezizen neben der *Plicaria*. Das schwarzbraune Peridium, auf welchem sich zahlreiche kleiige Schuppen befinden, trennt den Pilz sofort von den *Humarien*, sowie auch von den *Ombrophilen*, von denen ihn noch ausserdem die Beschaffenheit des Fruchtkörpers abscheidet. *Podophaacidium* kann aber keineswegs auch mit den *Phacidiaceen* vereinigt werden, weil sein Peridium und die braune Hyphenunterlage nicht mit dem Stroma dieser holzbewohnenden und meistens parasitischen Pilze verglichen werden kann. Auch die Einreihung unseres Pilzes zwischen die *Tryblidiaceen*, an welche sie höchstens durch die Form des Fruchtkörpers und die Beschaffenheit des Peridiums erinnert, ist eine unnatürliche; die *Tryblidiaceen* sind grösstenteils ebenfalls Pflanzenparasiten, haben mehrzellige Sporen, und der gesammte Aufbau ihres tief in das Substrat eingesenkten Fruchtkörpers ist ganz anders gestaltet. Zweifellos ist *Podophaacidium* ein Glied der Entwicklungsreihe der wahren *Pezizeen*; es ist aber schwer sich zu entscheiden, zu welcher Gruppe der Pilz gehört. Dieser Pilz hat sehr wenig gemeinsamer Merkmale

---

\*) Dieser hat aber den Pilz mit einer anderen Art verwechselt, weil er schreibt, dass die Apothecienfarbe dunkelbraun ist, was aber niemals bei *Podophaac. xanthom.* vorkommt. (s. ENGLER-PRANTL, Pflanzenfam. I. 1. p. 254.)

mit den anderen *Eupezizeen*; mit der Gruppe der *Ascoboleen* zeigt er noch die meisten Eigenschaften gemeinsam. So erinnert er durch das Hervorragen der Schläuche über das Thecium sehr an Ähnliches bei den *Ascoboleen*, obwohl hier dieses sich nicht in solem Masse vollzieht, wie bei jenen. Auch die Entwicklung hat etwas ähnliches; die *Ascoboleen* sind in der Jugend ebenfalls kugelig, und erst bei der Reife der Asci öffnen sich schlüsselförmig. Sie haben ebenfalls ein starkes Hypothecium, wie dieses auch beim *Podophacidium* entwickelt ist. Einige, wie zum Beispiel *Ascobolus furfuraceus*, *Asc. Levelii*, *Asc. vinosus* besitzen auch ein Peridium, welches kleeige Schuppen von gleichem Baue und in derselben Weise, wie bei *Podophacidium* tragen; *Asc. immersus* hat ein ähnliches Hyphengewebe auf der Unterlage wie unser Pilz. —

So möchten wir also *Podophacidium* als ein Mitglied der *Ascoboleen* bezeichnen, welches eine selbständige Abteilung dieser Familie darstellt, und welches alle *Pezizeen* mit den *Tryblidiaceen* und anderen zu den angiokarpen Ascomyceten führenden Entwicklungsreihen verbindet. Dann aber müsste man die *Ascobolaceen* in drei Unterabteilungen trennen, nämlich die *Podophacidii*, *Euascobolei* und *Hyalascobolei*.

---



V.

## Über ein neues singuläres Kurvensystem im asteroidischen Dreikörperproblem.

Von

Wladimír Wáclav Heinrich in Prag.

Vorgetragen in der Sitzung vom 2. März 1917.

In der Abhandlung »Über gewisse Ungleichheiten im asteroidischen Problem«, *Astron. Nachr.* Bd. 194, Nro. 4644, habe ich ein singuläres Kurvensystem gefunden, welches mit gewissen kritischen Punkten der Entwicklungen zweifellos zusammenhängt. In einem Vortrage auf der Astronomenversammlung in Hamburg 1913 (vgl. *Vierteljahrsschrift der Astron. Gesellschaft* Jahrgang 48, Heft 3 »Über die periodischen Bahnen der Jupitergruppe«) habe ich bei einer anderen Gelegenheit die Diskussion des verwickelten Kurvensystems angedeutet, deren detaillirte Durchführung nunmehr vor allem folgen soll.

Des weiteren gebe ich an den Zweck und Sinn der singulären Kurven, besonders im Falle der Theorien der sogenannten kritischen Planeten.

Es folgen dann Verallgemeinerungen des ursprünglichen Kurvensystems, welche mit verschiedenen Konvergenz- und Stabilitätsfragen in engster Berührung stehen.

Das Kurvensystem repräsentiert im Grunde eine Resonanzkurve im folgenden Problem.

Das asteroidische Restreint im rechtwinkligen rotierenden Koordinatensystem lässt sich weiter bearbeiten, wenn man neben den auftretenden Potencialkräften gewisse periodische störende Kräfte zulässt. Ich wählte für diese Kräfte

1. diejenigen Glieder der Störungsfunktion, welche von der Bahnexcentricität des störenden Planeten abhängen; 2. den Einfluss eines weiteren störenden Planeten.

### § 1. Herleitung und Diskussion.

Anfangspunkt sei im Centrankörper  $\odot$ . Die Koordinaten des störenden Planeten ( $\mathcal{P}$ ) seien  $(1,0)$ ,  $\mu$  seine Masse in Einheiten der Centralmasse. Die X Achse ist gegen den zuerst im Kreise herumlaufenden Planeten gerichtet, Zeiteinheit die kanonische, für die Umlaufszeit des störenden Planeten gilt dann

$$\tau = \frac{2\pi}{(1+\mu)^{\frac{1}{2}}}, \quad n = \frac{2\pi}{\tau} = \sqrt{1+\mu}$$

Die Bewegungsgleichungen lauten

$$\ddot{x} - 2n\dot{y} = \frac{\partial \Omega}{\partial x}$$

$$\ddot{y} + 2n\dot{x} = \frac{\partial \Omega}{\partial y}$$

$$2\Omega = \varrho_1^2 + \frac{2}{\varrho_1} + \mu \left( \varrho_2^2 + \frac{2}{\varrho_2} \right),$$

wir setzen

$$K = \frac{\partial \Omega}{\partial x}, \quad L = \frac{\partial \Omega}{\partial y}, \quad M = \frac{\partial^2 \Omega}{\partial x^2}, \quad N = \frac{\partial^2 \Omega}{\partial y^2}, \quad Q = \frac{\partial^2 \Omega}{\partial x \partial y}$$

Die allgemeine Lösung in der Umgebung eines beliebigen Punktes  $(a, b)$  der Ebene, welcher Entwicklungen nach Potenzen der Distanz zulässt, lautet

$$x = a - x + G \cos \text{hyp } h_1 t + H \sin \text{hyp } h_1 t + E \cos \text{hyp } h_2 t + F \sin \text{hyp } h_2 t$$

$$y = b - \lambda + G' \cos \text{hyp } h_1 t + H' \sin \text{hyp } h_1 t + E' \cos \text{hyp } h_2 t + F' \sin \text{hyp } h_2 t,$$

wobei

$$x = \frac{LQ - KN}{Q^2 - MN}, \quad \lambda = \frac{KQ - LM}{Q^2 - MN};$$

$h_1, h_2$  sind Wurzeln der Gleichung

$$h^4 - h^2 (M + N - 4n^2) + MN - Q^2 = 0.$$

$GHEF, G'H'E'F'$  sind Integrationskonstanten und es gilt

$$G' = \frac{2nh_1H - GQ}{N - h_1^2}, \quad E' = \frac{2nh_2F - QE}{N - h_2^2},$$

$$H' = \frac{2nh_1G - QH}{N - h_1^2}, \quad F' = \frac{2nh_2E - QF}{N - h_2^2}.$$

Wenn man nun die Bahnexcentricität des störenden Planeten mitnehmen will, so transformiert man vor allem die bekannten Besselentwicklungen für die elliptische Bewegung in das rotierende Koordinatensystem. Während bisher der Planet durch einen im rotierenden System stillstehenden Punkt repräsentiert war, beschreibt er nach der Annahme der Bahnexcentricität eine geschlossene Kurve von der Grössenordnung der Excentricität um diesen Punkt herum. Die Koordinaten des Planeten als Funktionen der Zeit lauten dann

$$\xi = 1 + \xi_1 = 1 - e \cos (nt + \varepsilon) - \frac{e^2}{2} [1 - \cos 2 (nt + \varepsilon)] +$$

$$+ \frac{9}{24} e^3 [\cos 3 (nt + \varepsilon) - \cos (nt + \varepsilon)],$$

$$\eta = \eta_1 = 2e \sin (nt + \varepsilon) + \frac{1}{4} e^2 \sin 2 (nt + \varepsilon) +$$

$$+ \frac{e^3}{24} [7 \sin 3 (nt + \varepsilon) - 9 \sin (nt + \varepsilon)].$$

Eher man an die Entwicklungen nach  $e$  herangeht, darf man nicht vergessen, dass sich die Bewegungsgleichungen ein wenig ändern. Die Voraussetzung  $e \geq 0$  bedeutet nämlich eine gleichzeitige Änderung des Schwerpunktes und zwar um  $\frac{\mu \xi_1}{1 + \mu}, \frac{\mu \eta_1}{1 + \mu}$ . Es gilt daher zwischen den neuen ( $x'$ ) und den alten ( $x$ ) heliocentrischen Koordinaten

$$x' = x - \frac{\mu \xi_1}{1 + \mu} \quad y' = y - \frac{\mu \eta_1}{1 + \mu}$$

und die Differentialgleichungen lauten

$$\ddot{x} - 2ny = \frac{\partial \Omega}{\partial x} - 3e\mu \cos (nt + \varepsilon) - 3e^2\mu \cos 2 (nt + \varepsilon)$$

$$- \frac{123}{24} e^3\mu \cos 3 (nt + \varepsilon) + \frac{27}{24} e^3\mu \cos (nt + \varepsilon),$$

$$\ddot{y} + 2n\dot{x} = \frac{\partial \Omega}{\partial y} - 3e^2 \mu \sin 2(nt + \varepsilon) - \frac{117}{24} \mu e^3 \sin 3(nt + \varepsilon) + \frac{27}{24} e^3 \mu \sin (nt + \varepsilon), \quad (1a)$$

$$\varrho_1^2 = x^2 + y^2,$$

$$\varrho_2^2 = (x - 1 - \xi)^2 + (y - \eta)^2.$$

In der Umgebung eines beliebigen Punktes setzen wir wieder

$$\begin{aligned} x &= a - z + \xi \\ y &= b - \lambda + \eta \end{aligned}$$

und erhalten durch Entwicklungen nach  $\xi, \eta, e$  mit Vernachlässigung der Glieder zweiter Ordnung

$$\begin{aligned} \ddot{\xi} - 2n\dot{\eta} - \bar{M}\xi - \bar{Q}\eta &= \bar{K} - z\bar{M} - \lambda\bar{Q} - 3e\mu \cos (nt + \varepsilon) + \dots \\ \ddot{\eta} + 2n\dot{\xi} - \bar{Q}\xi - \bar{N}\eta &= \bar{L} - z\bar{Q} - \lambda\bar{N}, \dots \end{aligned}$$

wobei die Striche die Einsetzung der Anfangskoordinaten bedeuten

$$\begin{aligned} K &= K_0 + M_1 \xi_1 + Q_1 \eta_1, \\ L &= L_0 + Q_1 \xi_1 + N_1 \eta_1. \end{aligned}$$

$$M_1 = -\frac{3(x-1)^2 \mu}{\varrho_2^5} + \frac{\mu}{\varrho_2^3} - \mu, \quad N_1 = -3y^2 \frac{\mu}{\varrho_2^5} + \frac{\mu}{\varrho_2^3} - \mu$$

$$Q_1 = 3y(1-x) \frac{\mu}{\varrho_2^5}$$

$$K = -\frac{x}{\varrho_1^3} + x + \mu \left( -\frac{x-1}{\varrho_2^3} + x - 1 \right)$$

$$L = -\frac{y}{\varrho_1^3} + y + \mu \left( -\frac{y}{\varrho_2^3} + y \right)$$

$$M = -\frac{1}{\varrho_1^3} + \frac{3x^2}{\varrho_1^5} + 1 + \mu \left( -\frac{1}{\varrho_2^3} + \frac{3(x-1)^2}{\varrho_2^5} + 1 \right)$$

$$N = -\frac{1}{\varrho_1^3} + \frac{3y^2}{\varrho_1^5} + 1 + \mu \left( -\frac{1}{\varrho_2^3} + \frac{3y^2}{\varrho_2^5} + 1 \right)$$

$$Q = \frac{3xy}{\varrho_1^5} + \frac{3(x-1)y}{\varrho_2^5} \mu$$

ein Gleichungssystem, welches folgende allgemeine Form zeigt.

$$\begin{aligned} \ddot{\xi} - 2n\dot{\eta} - \bar{M}\xi - \bar{Q}\eta &= c_1 \cos knt + c_2 \sin knt \\ \ddot{\eta} + 2n\dot{\xi} - \bar{Q}\xi - \bar{N}\eta &= c_3 \cos knt + c_4 \sin knt \end{aligned} \quad (1)$$

Die Berücksichtigung der Bahnexcentricität des Planeten führt daher auf die Bestimmung der sogenannten erzwungenen Schwingungen.

Die Resonanzkurven dieses Problems liefert dann sofort die Determinante

$$\begin{vmatrix} k^2n^2 + M & 0 & Q & 2n^2k \\ 0 & k^2n^2 + M & -2n^2k & Q \\ Q & -2n^2k & k^2n^2 + N & 0 \\ 2n^2k & Q & 0 & n^2k^2 + N \end{vmatrix} = 0$$

$$f(x, y) = (n^2k^2 + M)(n^2k^2 + N) - (4n^4k^2 + Q^2) = 0 \quad (2)$$

Wir gehen zur Diskussion des Kurvensystems über. Dieselbe geschieht ohne wesentliche Schwierigkeiten, wenngleich numerisches, wie zu erwarten — sich weitläufig gestaltet.

Die Gleichungen vereinfachen sich ein wenig durch Einführung von bipolaren Koordinaten. Wir setzen

$$\left. \begin{aligned} \frac{x}{\varrho_1} &= \cos \varphi, & \frac{x-1}{\varrho_2} &= \cos \psi \\ \frac{y}{\varrho_1} &= \sin \varphi, & \frac{y}{\varrho_2} &= \sin \psi \end{aligned} \right\} \text{ sodass}$$

$$\varrho_2 \sin \psi = \varrho_1 \sin \varphi$$

$$\varrho_2 \cos \psi = \varrho_1 \cos \varphi - 1$$

$$\varrho_2^2 = \varrho_1^2 + 1 - 2\varrho_1 \cos \varphi$$

$$\varrho_1^2 = \varrho_2^2 + 1 + 2\varrho_2 \cos \psi$$

$$1 = \varrho_1^2 + \varrho_2^2 - 2\varrho_1\varrho_2 \cos(\varphi - \psi)$$

$$\cos(\varphi - \psi) = \frac{\varrho_1^2 + \varrho_2^2 - 1}{2\varrho_1\varrho_2},$$

$$\sin^2(\varphi - \psi) = \frac{2\varrho_1^2\varrho_2^2 - \varrho_1^4 - \varrho_2^4 - 1 + 2\varrho_1^2 + 2\varrho_2^2}{4\varrho_1^2\varrho_2^2}$$

wir erhalten

$$\begin{aligned} & \left\{ (1 + \mu)k^2 + 1 + \mu - \frac{1}{\varrho_1^3} - \frac{\mu}{\varrho_2^3} + \frac{3 \cos^2 \varphi}{\varrho_1^3} + \frac{3\mu \cos^2 \psi}{\varrho_2^3} \right\} \times \\ & \times \left\{ (1 + \mu)k^2 + 1 + \mu - \frac{1}{\varrho_1^3} - \frac{\mu}{\varrho_2^3} + \frac{3 \sin^2 \varphi}{\varrho_1^3} + \frac{3\mu \sin^2 \psi}{\varrho_2^3} \right\} = \end{aligned}$$

$$= 4n^4 k^2 + \left( \frac{3}{\rho_1^3} \cos \varphi \sin \varphi + \frac{3\mu}{\rho_2^3} \cos \psi \sin \psi \right)^2.$$

Nach einer kurzen Umformung erscheint endlich

$$\{n^2(k^2+1)\rho_1^3\rho_2^3 - 2(\rho_2^3 + \mu\rho_1^3)\}(\rho_2^3 + \mu\rho_1^3) + n^4\rho_1^6\rho_2^6(k^2-1)^2 + 9\rho_1^3\rho_2^3\mu \sin^2(\varphi - \psi) = 0 \quad \dots (3)$$

Diese Gleichung (3) liefert die Kurven nicht in rein bipolaren Koordinaten, wir lassen aus einem bestimmten Grunde die Winkel  $\varphi - \psi$  darin figurieren und gehen von dieser fundamentalen Form aus.

Nebenbei führen wir auch die rein bipolare Form an, welche lautet

$$\begin{aligned} \rho_1, \rho_2 = & (k^2-1)^2 n^4 \rho_1^6 \rho_2^6 + \mu n^2 (k^2+1) \rho_1^6 \rho_2^3 - \frac{9}{4} \mu \rho_1^5 \rho_2 + \frac{\mu}{2} \rho_1^3 \rho_2^3 + \frac{9}{2} \mu \rho_1^3 \rho_2 - \frac{9}{4} \mu \rho_1 \rho_2 - 2\mu^2 \rho_1^6 \\ & + n^2 (k^2+1) \rho_1^3 \rho_2^6 - \frac{9}{4} \mu \rho_1 \rho_2^5 + \frac{9}{2} \mu \rho_1 \rho_2^3 - 2\rho_1^4 \end{aligned} \quad (4)$$

Die Kurvenform hängt im allgemeinen von zwei Parametern ab,  $\mu$  (störende Masse  $0..1$ )  $k=1, 2, 3, \dots$  (ganze Zahlen).

Wenn man von der ersten Form (3) ausgeht und setzt  $s = \sin^2(\varphi - \psi)$ , so erhält man unsere Kurven als geometrischen Ort der Durchsetzungspunkte des Kreisbüschels

$$\varphi - \psi = \arcsin \sqrt{s},$$

welches durch die beiden Punkte  $\odot$   $\mathcal{Q}$  hindurchgeht und der Ovalförmigen Kurven

$$\rho_1(\rho_1, \rho_2) = \{n^2(k^2+1)\rho_1^3\rho_2^3 - 2(\rho_2^3 + \mu\rho_1^3)\}(\rho_2^3 + \mu\rho_1^3) + n^4\rho_1^6\rho_2^6(k^2-1)^2 + 9\rho_1^3\rho_2^3\mu s = 0. \quad \dots (5)$$

Die letzteren Ovale kann man leicht punktweise konstruieren.

Man führt zweckmässig den Parameter  $\rho_2 = \rho_1 t$ . Dieser Parameter ist für die dritten Potenzen der Radienvektoren im Falle  $k=1$  uniformisierend, da die betreffenden Kurven in  $\rho_1^3, \rho_2^3$  unicursal vom Genre 0 sind. Wir erhalten in der Tat

$$\left\{ \begin{aligned} (\rho_2^3 + \mu\rho_1^3)^2 &= \rho_1^3\rho_2^3 \left[ n^2(\rho_2^3 + \mu\rho_1^3) + \frac{9}{2} \mu s \right] \\ \rho_2 &= \rho_1 t \end{aligned} \right.$$

$$\left. \begin{aligned} q_1^3 &= \frac{(t^3 + \mu)^2 - \frac{9}{2} \mu s t^3}{(t^3 + \mu) t^3 n^2} = \frac{\left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right)^2 - \frac{9 \mu s}{2 t^3}}{\left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right) n^2} \\ q_2^3 &= \frac{(\mu + t^3)^2 - \frac{9}{2} \mu s t^3}{n^2 (\mu + t^3)} \end{aligned} \right\} \dots (6)$$

In den Fällen  $k > 1$  kann man ebenso punktweise die Ovalformen berechnen, da dann höchstens eine Quadratwurzel bei Benutzung des  $t$  Parameters auftritt.

Zur Konstruktion eines Punktes der  $f(q_1, q_2)$  Kurve sind dann die betreffenden Durchschnittspunkte der Kreise gleichen  $s$  mit dem zu demselben  $s$  gehörigen Oval aufzusuchen.

Wir stellen die einzelnen Kurvengleichungen zusammen.

Die allgemeinste  $t$  Form von (5) lautet

$$\left. \begin{aligned} q_2 &= q_1 t \\ q_1^3 &= \frac{-(k^2 + 1) \left[1 + \frac{\mu}{t^3}\right] \pm \sqrt{\{(k^2 + 1)^2 + 8(k^2 - 1)^2\} \left[1 + \frac{\mu}{t^3}\right]^2 - 36 \frac{\mu}{t^3} s (k^2 - 1)^2}}{2n^2 (k^2 - 1)^2} \end{aligned} \right\} (7)$$

in nichtparametrischer Darstellung (mit Vernachlässigung von  $\mu^2$ )

$$q_2 = q_1 \sqrt[3]{\mu} \sqrt{\frac{n^2 (k^2 + 1) q_1^3 + 9s - 4}{2 - n^4 (k^2 - 1)^2 q_1^6 - n^2 (k^2 + 1) q_1^3}}$$

Spezialisiert für einzelne  $k$  liefert (7)

$$k=2, \quad q_2 = q_1 t, \quad q_1^3 = \frac{-5 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right) \pm \sqrt{97 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right)^2 - 324 \frac{\mu s}{t^3}}}{18n^2} \quad (8)$$

$$k=3, \quad q_2 = q_1 t, \quad q_1^3 = \frac{-10 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right) \pm \sqrt{612 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right)^2 - 2304 \frac{\mu s}{t^3}}}{128n^2}$$

$$k=4, \quad q_1^3 = \frac{-17 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right) \pm \sqrt{2089 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right)^2 - 8100 \frac{\mu s}{t^3}}}{450n^2}$$

$$k=5, \quad q_1^3 = \frac{-26 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right) \pm \sqrt{5284 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right)^2 - 20736 \frac{\mu s}{t^3}}}{1152n^2}$$

$$k=6 \quad \varrho_1^3 = \frac{-37 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right) \pm \sqrt{11169 \left(1 + \frac{\mu}{t^3}\right)^2 - 44100 \frac{\mu S}{t^3}}}{2450m^2}$$

Die einfachsten Kurven erhält man aus (6) (8) im Falle eines kleinen  $\mu$ , z. B. in unserem Sonnensysteme der Fall Sonne  $\odot$  — Jupiter  $\mathcal{J}$  liefert  $\mu = \frac{1}{1000}$ .

Die Kurven  $k=2, 3, 4$  unterscheiden sich kaum merkbar von einfachen Kreisen, deren Form in der Richtung gegen  $\mathcal{J}$  deformiert ist von der Ordnung  $\mu$ . Dies liest man am besten aus der Gleichung (7), indem man alle  $\mu$  enthaltende Glieder weglässt. Dadurch ergibt sich unter anderem, dass — da  $s$  nur mit  $\mu$  multipliziert erscheint — unsere Hilfssole (5) direkt, bis auf Grössen von der Ordnung  $\mu$ , mit den allgemeinen Resonanzkurven (3) zusammenfallen.

Wir erhalten aus (7) für die Halbmesser der Kreise um die Sonne

$$\varrho_1^2 = \frac{-(k^2 + 1) \pm \sqrt{(k^2 + 1)^2 + 8(k^2 - 1)^2}}{2(k^2 - 1)^2}$$

$k=2$	$\varrho_1 = 0.646$
$k=3$	$\varrho_1 = 0.486$
$k=4$	$\varrho_1 = 0.399$
$k=5$	$\varrho_1 = 0.343$
$k=6$	$\varrho_1 = 0.304$

Indessen sind diese Kreise nur Teilkurven, es gibt nämlich zu jedem  $k$  Kreise auch noch einen anderen Kreis, welcher den störenden Planeten umgibt. Dieselben ergeben sich aus dem strengen Ausdrucke (8) für  $\varrho_2$ , wir dürfen nämlich die Masse  $\mu$  in dem Ausdrucke für  $\varrho_2$  nicht vernachlässigen, da sie gegenüber  $\varrho_2$  nicht klein ist, oder auch anders gesagt, weil  $t = \frac{\varrho_2}{\varrho_1}$  selbst klein ist.

$k=2$	$\varrho_2 = 0.055 \dots 0.074$
$k=3$	0.045      0.051
$k=4$	0.038      0.041
$k=5$	0.033      0.035

Die Kurve  $k=1$  verläuft im allgemeinen wie der einfache Kreis  $\varrho_1=1$ , doch auf der Seite gegen Jupiter zu

windet sie sich um den störenden Planeten herum, so dass sie eine birnförmige Form erreicht.

Viele Eigenschaften der Kurven treten besser hervor, wenn man die Veränderungen der Ovale mit veränderlichem  $\mu$  studiert.

Man geht mit Vorteil von dem scheinbar kompliziertesten Falle  $\mu = 1$  aus. Dieser Fall giebt nämlich die allgemeinste Art des Aussehens, die Kurven werden bisymmetrisch. Mit abnehmender Masse ist es dann im allgemeinen so, wie wenn die anfänglich bisymmetrischen Birnfiguren, auf der Seite des störenden Planeten kleiner und kleiner würden. Im Falle  $k = 2$  zerfällt die ursprüngliche Kurve in zwei Ovale  $\mu = \frac{1}{100}$ . Wir bezeichnen allgemein, dasjenige die Sonne umschliessende »Asteroidenoval«, dasjenige Jupiter umschliessende »Satellitenoval«.

Nach dieser Terminologie wären dann z. B. im Falle  $\mu = \frac{1}{1000}$  die grossen  $\varrho_1$  Kreise Asteroidenkreise, wogegen die engen, sich an den störenden Planeten anschliessenden Kreise, Satellitenovale zu nennen.

In den Fällen  $k \geq 3$  ist schon die ursprüngliche bisymmetrische Kurve  $\mu = 1$  in zwei Ovale zerfallen, deren ein — das Satellitenoval — mit abnehmender Masse mehr und mehr zusammenschrumpft.

Im Falle  $k = 2$  sind die Kurven  $\mu = 1$ ,  $\mu = \frac{1}{10}$  noch zusammenhängend, dagegen  $\mu = \frac{1}{100}$ ,  $\mu = \frac{1}{1000}$  zeigen schon getrennte Satelliten und Planetenovale. Dadurch wäre etwa im allgemeinen die »analytische Verwandtschaft« der Ovale in ihrer Abhängigkeit von den Parametern  $\mu$ ,  $k$  charakterisiert. In Einzelheiten kann man dieselbe an den beigefügten Bildern studieren.

Die Figuren sind in einheitlichem Massstabe gezeichnet (Längeneinheit  $\odot \mathcal{A} = 1 \text{ dm}$ ). Bloss die Satellitenovale für die Fälle  $\mu = \frac{1}{1000}$ ,  $\mu = \frac{1}{100}$  sind im Verhältnis 5:1 ver-

grössert, da sonst deren Verlauf zu unübersichtlich wäre. Sie dürften einige Nachweise für die Satellitentheorie liefern.

An den Bildern sind alle Resonanzkurven dick gezeichnet, alle Hilfssole (5)  $\varphi(\rho_1, \rho_2) = 0$  sind schwächer.

Was endlich die Kurvenform von rein formalem Standpunkte betrifft, so wäre noch interessant die Möglichkeit der singulären Punkte zu untersuchen. Der Gang der Kurvenfiguren lässt zwei Arten solcher Punkte vermuten:

1. Auf der X-Achse für zerfallende Ovale.

2. Auf der Symmetrale der Verbindungslinie  $\mathcal{N} \odot$  und zwar nur im Falle  $\mu = 1$  der bisymmetrischen Kurven.

Die Untersuchung geschieht in rechtwinkligen Koordinaten mittelst der sogenannten Newtonscher Polygone.

Man hat bekanntlich

$$\begin{aligned} \rho_1^2 &= x^2 + y^2 & \rho_2^2 &= (x-1)^2 + y^2 \\ \frac{\partial \rho_1}{\partial x} &= \frac{x}{\rho_1}, \quad \frac{\partial \rho_1}{\partial y} = \frac{y}{\rho_1}, & \frac{\partial \rho_2}{\partial x} &= \frac{x-1}{\rho_2}, \quad \frac{\partial \rho_2}{\partial y} = \frac{y}{\rho_2} \\ \frac{\partial^2 \rho_1}{\partial x^2} &= \frac{y^2}{\rho_1^3}, \quad \frac{\partial^2 \rho_1}{\partial x \partial y} = -\frac{xy}{\rho_1^3}, \quad \frac{\partial^2 \rho_1}{\partial y^2} = \frac{x^2}{\rho_1^3} & \frac{\partial^2 \rho_2}{\partial x^2} &= \frac{y^2}{\rho_2^3}, \quad \frac{\partial^2 \rho_2}{\partial x \partial y} = -\frac{(x-1)y}{\rho_2^3}, \quad \frac{\partial^2 \rho_2}{\partial y^2} = \frac{(x-1)^2}{\rho_2^3} \\ \frac{\partial^3 \rho_1}{\partial x^3} &= -\frac{x}{\rho_1^3} - \frac{2x}{\rho_1^3} + \frac{3x^3}{\rho_1^5} = -\frac{3y^2x}{\rho_1^5} & \frac{\partial^3 \rho_2}{\partial x^3} &= \frac{x-1}{\rho_2^3} - \frac{2(x-1)}{\rho_2^3} + \frac{3(x-1)^3}{\rho_2^5} = \frac{3y^2(x-1)}{\rho_2^5} \\ \frac{\partial^3 \rho_1}{\partial x^2 \partial y} &= -\frac{y}{\rho_1^3} - \frac{3x^2y}{\rho_1^5} & \frac{\partial^3 \rho_2}{\partial x^2 \partial y} &= -\frac{y}{\rho_2^3} - \frac{3(x-1)^2y}{\rho_2^5} \\ \frac{\partial^3 \rho_1}{\partial x \partial y^2} &= -\frac{x}{\rho_1^3} - \frac{3xy^2}{\rho_1^5} & \frac{\partial^3 \rho_2}{\partial x \partial y^2} &= -\frac{x-1}{\rho_2^3} - \frac{3(x-1)y^2}{\rho_2^5} \\ \frac{\partial^3 \rho_1}{\partial y^3} &= -\frac{y}{\rho_1^3} - \frac{2y}{\rho_1^3} + \frac{3y^3}{\rho_1^5} = -\frac{3x^2y}{\rho_1^5} & \frac{\partial^3 \rho_2}{\partial y^3} &= -\frac{3(x-1)^2y}{\rho_2^5} \end{aligned}$$

Die Funktion  $f(\rho_1, \rho_2)$  liefert in rein bipolarer Form (4):

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial \rho_1} &= 6n^4 (k^2 - 1)^2 \rho_1^5 \rho_2^6 + 6\mu n^2 (k^2 + 1) \rho_1^5 \rho_2^3 - 12\mu^2 \rho_1^5 - \\ &\quad - \frac{45}{4} \mu \rho_1^4 \rho_2 + 3n^2 (k^2 + 1) \rho_1^2 \rho_2^6 + \frac{3}{2} \mu \rho_1^2 \rho_2^3 + \\ &\quad + \frac{27}{2} \mu \rho_1^2 \rho_2 - \frac{9}{4} \mu \rho_2^5 + \frac{9}{2} \mu \rho_2^3 - \frac{9}{4} \mu \rho_2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial \varrho_2} &= 6n^4(k^2-1)^2\varrho_2^5\varrho_1^6 + 6n^2(k^2+1)\varrho_1^3\varrho_2^5 - 12\varrho_2^5 - \\ &- \frac{45}{4}\mu\varrho_1\varrho_2^4 + 3\mu n^2(k^2+1)\varrho_2^2\varrho_1^6 + \frac{3}{2}\mu\varrho_1^3\varrho_2^2 + \frac{27}{2}\mu\varrho_1\varrho_2^2 - \\ &- \frac{9}{4}\mu\varrho_1^5 + \frac{9}{2}\mu\varrho_1^3 - \frac{9}{4}\mu\varrho_1 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1^2} &= 30n^4(k^2-1)^2\varrho_1^4\varrho_2^6 + 30\mu n^2(k^2+1)\varrho_1^4\varrho_2^3 - 60\mu^2\varrho_1^4 - \\ &- 45\mu\varrho_1^3\varrho_2 + 6n^2(k^2+1)\varrho_1\varrho_2^6 + 3\mu\varrho_1\varrho_2^3 + 27\mu\varrho_1\varrho_2 \end{aligned} \quad (9)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1 \partial \varrho_2} &= 36n^4(k^2-1)^2\varrho_1^5\varrho_2^5 + 18\mu n^2(k^2+1)\varrho_1^5\varrho_2^2 + 18n^2(k^2+1)\varrho_1^2\varrho_2^5 - \\ &- \frac{45}{4}\mu\varrho_1^4 + \frac{9}{2}\mu\varrho_1^2\varrho_2^2 + \frac{27}{2}\mu\varrho_1^2 - \\ &- \frac{45}{4}\mu\varrho_2^4 + \frac{27}{2}\mu\varrho_2^2 - \frac{9}{4}\mu \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_2^2} &= 30n^4(k^2-1)^2\varrho_2^4\varrho_1^6 + 30n^2(k^2+1)\varrho_2^4\varrho_1^3 - 60\varrho_2^4 - \\ &- 45\mu\varrho_1\varrho_2^3 + 6\mu n^2(k^2+1)\varrho_2\varrho_1^6 + 3\mu\varrho_2\varrho_1^3 + 27\mu\varrho_1\varrho_2 \end{aligned}$$

Wir untersuchen erstens die Punkte 1. auf der  $x$  Achse, dann gilt

$$y = 0, \quad |x| = \varrho_1, \quad |x-1| = \varrho_2$$

somit

$$\frac{\partial \varrho_1}{\partial x} = \mp \frac{\partial \varrho_2}{\partial x} = 1, \quad \frac{\partial \varrho_1}{\partial y} = \frac{\partial \varrho_2}{\partial y} = 0$$

$$\frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial x^2} = \frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial x \partial y} = 0, \quad \frac{\partial^2 \varrho_2}{\partial x^2} = \frac{\partial^2 \varrho_2}{\partial x \partial y} = 0$$

$$\frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial y^2} = \frac{1}{\varrho_1}, \quad \frac{\partial^2 \varrho_2}{\partial y^2} = \frac{1}{\varrho_2}$$

Jeder partielle Differentialquotient mit Derivation ungerader Ordnung nach  $y$  verschwindet.

Für Punkte innerhalb  $0 \dots 1$  ( $\odot - \mathcal{A}$ ) gilt  $x < 1$ ,  $x-1$  negativ

$$\text{daher } \frac{\partial \varrho_2}{\partial x} = -1 \text{ oberes Vorzeichen.}$$

Für Punkte ausserhalb  $0 \dots 1$  gilt  $x > 1$ ,  $x-1$  positiv,

$$\text{daher } \frac{\partial \varrho_2}{\partial x} = +1 \text{ unteres Vorzeichen}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial x} &= \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} \frac{\partial \varrho_1}{\partial x} + \frac{\partial f}{\partial \varrho_2} \frac{\partial \varrho_2}{\partial x} = \frac{\partial \varrho_1}{\partial x} \left( \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} + \frac{\partial f}{\partial \varrho_2} \right) \neq 0 \\ \frac{\partial f}{\partial y} &= \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} \frac{\partial \varrho_1}{\partial y} + \frac{\partial f}{\partial \varrho_2} \frac{\partial \varrho_2}{\partial y} = 0 \\ \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} &= \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1^2} \left( \frac{\partial \varrho_1}{\partial x} \right)^2 + \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_2^2} \left( \frac{\partial \varrho_2}{\partial x} \right)^2 + \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} \frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial x^2} + \frac{\partial f}{\partial \varrho_2} \frac{\partial^2 \varrho_2}{\partial x^2} + \\ &+ 2 \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1 \partial \varrho_2} \frac{\partial \varrho_1}{\partial x} \frac{\partial \varrho_2}{\partial x} = \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1^2} \mp 2 \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1 \partial \varrho_2} + \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_2^2} \neq 0 \\ \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial y} &= \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1^2} \frac{\partial \varrho_1}{\partial x} \frac{\partial \varrho_1}{\partial y} + \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_2^2} \frac{\partial \varrho_2}{\partial x} \frac{\partial \varrho_2}{\partial y} + \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1 \partial \varrho_2} \left( \frac{\partial \varrho_1}{\partial x} \frac{\partial \varrho_2}{\partial y} + \frac{\partial \varrho_2}{\partial x} \frac{\partial \varrho_1}{\partial y} \right) + \\ &+ \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} \frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial x \partial y} + \frac{\partial f}{\partial \varrho_2} \frac{\partial^2 \varrho_2}{\partial x \partial y} = 0 \\ \frac{\partial^2 f}{\partial y^2} &= \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1^2} \left( \frac{\partial \varrho_1}{\partial y} \right)^2 + \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_2^2} \left( \frac{\partial \varrho_2}{\partial y} \right)^2 + 2 \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1 \partial \varrho_2} \frac{\partial \varrho_1}{\partial y} \frac{\partial \varrho_2}{\partial y} + \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} \frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial y^2} + \\ &+ \frac{\partial f}{\partial \varrho_2} \frac{\partial^2 \varrho_2}{\partial y^2} = \frac{1}{\varrho_1} \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} + \frac{1}{\varrho_2} \frac{\partial f}{\partial \varrho_2} \neq 0 \end{aligned} \quad (10)$$

Da im allgemeinen  $\frac{\partial f}{\partial x} \neq 0$ , existieren meistens ausser für ganz specielle Werte der Masse  $\mu$ , keine singulären Punkte und es handelt sich um gewöhnliche Punkte mit zur Y-Achse paralleler Tangente. Die Newtonsche Methode liefert als Annäherungskurve eine einfache Parabel  $y^2 = 2px$ .

In ähnlicher Weise wären auch die anscheinend singulären Punkte 2. der Kurven  $\mu = 1$ ,  $k = 1$ ,  $k = 2$  zu untersuchen. Diese liegen an der Symmetrale der Verbindungslinie  $\odot \mathfrak{A}$ , daher  $x = \frac{1}{2}$ ,  $\varrho_1 = \varrho_2$ .

Man findet weiter

$$\frac{\partial \varrho_1}{\partial x} = -\frac{\partial \varrho_2}{\partial x}, \quad \frac{\partial^3 \varrho_1}{\partial x^3} = -\frac{\partial^3 \varrho_2}{\partial x^3}, \quad \frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial x \partial y} = -\frac{\partial^2 \varrho_2}{\partial x \partial y}$$

allgemein  $\frac{\partial^h \varrho_1}{\partial x^{2k+1} \partial y^{h-2k-1}} = -\frac{\partial^h \varrho_2}{\partial x^{2k+1} \partial y^{h-2k-1}}$  des weiteren

$$\frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial x^2} = \frac{\partial^2 \varrho_2}{\partial x^2} \dots \dots \frac{\partial^h \varrho_1}{\partial x^{2k} \partial y^{h-2k}} = \frac{\partial^h \varrho_2}{\partial x^{2k} \partial y^{h-2k}}$$

$$\frac{\partial \varrho_1}{\partial y} = \frac{\partial \varrho_2}{\partial y}, \quad \frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial y^2} = \frac{\partial^2 \varrho_2}{\partial y^2}, \quad \frac{\partial^k \varrho_1}{\partial y^k} = \frac{\partial^k \varrho_2}{\partial y^k}$$

Da die Kurve bisymmetrisch ist, so muss auf der Symmetrale  $\varrho_1 = \varrho_2$

$$\begin{aligned} \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} &= \frac{\partial f}{\partial \varrho_2}, \quad \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1^2} = \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_2^2} \dots \dots \frac{\partial^h f}{\partial \varrho_1^k \partial \varrho_2^{h-k}} = \frac{\partial^h f}{\partial \varrho_1^{h-k} \partial \varrho_2^k} \\ \frac{\partial f}{\partial x} &= \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} \left( \frac{\partial \varrho_1}{\partial x} - \frac{\partial \varrho_2}{\partial x} \right) = 0 \\ \frac{\partial f}{\partial y} &= 2 \frac{\partial \varrho_1}{\partial y} \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} \neq 0 \\ \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} &= 2 \left( \frac{\partial \varrho_1}{\partial x} \right)^2 \left\{ \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1^2} - \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1 \partial \varrho_2} \right\} + 2 \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} \frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial x^2} \neq 0 \\ \frac{\partial^2 f}{\partial x \partial y} &= 0 \\ \frac{\partial^2 f}{\partial y^2} &= 2 \left( \frac{\partial \varrho_1}{\partial y} \right)^2 \left\{ \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1^2} + \frac{\partial^2 f}{\partial \varrho_1 \partial \varrho_2} \right\} + 2 \frac{\partial f}{\partial \varrho_1} \frac{\partial^2 \varrho_1}{\partial y^2} \neq 0 \end{aligned} \tag{11}$$

Es zeigt sich also, dass es im allgemeinen bloss gewöhnliche Punkte mit zur  $x$  Achse parallelen Tangenten sind.

Im übrigen sind alle untersuchten Kurven geschlossen. In den Anwendungen der Theorie auf konkrete Konvergenz und Stabilitätsfragen der Astronomie handelt es sich — wie wir weiter sehen werden — vor allem um die Entscheidung, ob Durchsetzungspunkte mit gewissen Kurven (synodischen periodischen Bahnen oder Hillschen Grenzkurven) stattfinden. Es wird uns daher am meisten der Betrag der Maximal- und Minimal-Radien-Vektoren  $\varrho_1, \varrho_2$  interessieren. Wir stellen dieselben im Folgenden zusammen:

#### Planetenkurven

	$\mu = 1$		$\mu = 0.1$		$\mu = 0.01$		$\mu = 0.001$	
	Min $\varrho_1$	Max $\varrho_1$						
$k=1$	0.508	1.817	0.712	1.500	0.825	1.267	0.895	1.145
$k=2$	0.439	1.520	0.600	1.302	0.641	0.659		0.646
$k=3$	0.375	0.441	0.468	0.486	0.484	0.486		0.486
$k=4$	0.311	0.329	0.385	0.389	0.398	0.399		0.399
$k=5$	0.270	0.278	0.331	0.334		0.342		0.343

## Satellitenkurven

	$\mu = 0.1$		$\mu = 0.01$		$\mu = 0.001$	
	Min $\varrho_2$	Max $\varrho_2$	Min $\varrho_2$	Max $\varrho_2$	Min $\varrho_2$	Max $\varrho_2$
$k = 2$	—	—	0.120	0.171	0.055	0.074
$k = 3$	0.205	0.240	0.099	0.110	0.045	0.051
$k = 4$	0.172	0.189	0.082	0.088	0.038	0.041
$k = 5$	0.150	0.158	0.0715	0.075	0.033	0.035

Es wären noch einige Worte zu sagen über den Gültigkeitsbereich unserer Entwicklungen. Unsere Voraussetzungen basieren

1. auf Entwicklungen nach der Bahnexcentricität des störenden Planeten.

2. auf nach der Excentricität fortschreitenden Reihen, welche aus dem indirekten Teil der Störungsfunktion  $\left(\frac{\mu x_3}{\varrho^3} \S 2.\right)$  herrühren (vgl. die Zusatzglieder p. 3., 4. [1<sup>a</sup>]).

3. Distanzentwicklungen für eine gewisse, kurze Zeit.

Nach den Massen ist bisher (nicht verallgemeinerte Resonanzkurven) gar nicht entwickelt.

Die Entwicklungen 1. Art geben einen singulären Punkt in  $\varrho_2 = 0$ . In Folge dessen erstreckt sich ihre Gültigkeit bloss hinreichend weit und nicht auf unmittelbare Umgebung von  $\mu$ . Die verbotene Umgebung von  $\mu$  ist umso kleiner, je kleiner ist die Bahnexcentricität des störenden Planeten, es muss nämlich die Bedingung erfüllt sein

$$(x-1)^2 + y^2 < |2\xi_1(x-1) + 2\eta_1 y - \xi_1^2 - \eta_1^2|$$

Wir bemerken, dass aus diesem Grunde z. B. im Falle der gezeichneten  $k$ -Kurven unseres Sonnensystems in dem erwähnten Bereiche eigentlich über ihr Aussehen nichts behauptet werden darf, dass somit ihr Verlauf in unmittelbarer Umgebung von  $\mathcal{Q}$  (die Kurve  $k=1$  und die Satellitenkurven  $k=2, 3, \dots$ ) streng genommen einer viel kleineren Jupiterbahnexcentricität entspreche.

Indessen bleibt die Existenz der Kurven in Kraft, da dieselbe nicht nur den Entwicklungen nach  $e$  verdankt, sondern auch ähnlichen Reihen aus dem indirekten Teile der Störungsfunktion 2.

Man vermutet daher, allgemein existieren in der Umgebung des singulären Punktes zweierlei Kurvensysteme und zwar:

1. Die Kurven, deren Aussehen von der Grösse  $e$  wesentlich abhängt, von deren Verlauf auf Grund unserer Theorie nichts ausgesagt wird;

2. die Kurven, welche detailhaft diskutiert worden sind (Planetenovale  $k=1$  und Satellitenkurven  $k=2, 3 \dots$ ).

Natürlich bleibt noch die Frage offen, ob sich die durch Systeme 1, 2 verursachten singulären Punkte gegenseitig aufheben, was allgemein sehr unwahrscheinlich ist.

## § 2. Verallgemeinerungen auf einen weiteren störenden Planeten.

Es handle sich um die Bewegung eines Körpers von der Masse 0 ( $o, x_2$ ) um den Centrkörper ( $1, x_1$ ) und es gäbe ausser dem störenden Planeten  $\mathcal{P}$  ( $\mu, x_3$ ) noch einen zweiten störenden Körper  $\mathcal{H}$  ( $\mu', x_4$ ). Die Einheiten seien nach § 1 festgelegt. Im festen Koordinatensystem mit beliebigem Anfangspunkt gilt dann:

$$\ddot{x}_2 = \frac{x_1 - x_2}{r_{12}^3} + \mu \frac{x_3 - x_2}{r_{23}^3} + \mu' \frac{x_4 - x_2}{r_{24}^3}$$

$$\ddot{x}_1 = \mu \frac{x_3 - x_1}{r_{13}^3} + 0 \frac{x_2 - x_1}{r_{12}^3} + \mu' \frac{x_4 - x_1}{r_{14}^3}$$

$$r_{12}^2 = \Sigma (x_2 - x_1)^2 = \Sigma (x_2' - x_1')^2 = \Sigma (x_2'' - x_1'')^2$$

$$r_{13}^2 = \Sigma (x_3 - x_1)^2 = \Sigma (x_3' - x_1')^2 = \Sigma (x_3'' - x_1'')^2$$

$$r_{23}^2 = \Sigma (x_2 - x_3)^2 = \Sigma (x_2' - x_3')^2 = \Sigma (x_2'' - x_3'')^2$$

Um relative héliocentrische Koordinaten einzuführen, substrahieren wir:

$$\begin{aligned} \ddot{x}_2 - \ddot{x}_1 &= \frac{x_1 - x_2}{r_{12}^3} - 0 \frac{x_2 - x_1}{r_{12}^3} + \mu \frac{x_3 - x_1}{r_{23}^3} + \mu' \frac{x_1 - x_2}{r_{23}^3} - \\ &- \mu \frac{x_3 - x_1}{r_{13}^3} + \mu' \frac{x_4 - x_1}{r_{24}^3} + \mu' \frac{x_1 - x_2}{r_{24}^3} - \mu' \frac{x_4 - x_1}{r_{14}^3} \end{aligned}$$

und führen ein  $x_2' = x_2 - x_1$ ,  $x_3' = x_3 - x_1$ ,  $x_4' = x_4 - x_1$

$$\ddot{x}_2' = -\frac{x_2'}{r_{12}^3} + \mu \frac{x_3' - x_2'}{r_{23}^3} - \mu \frac{x_3'}{r_{13}^3} + \mu' \frac{x_4' - x_2'}{r_{24}^3} - \mu' \frac{x_4'}{r_{14}^3}$$

$$\ddot{y}'_2 = -\frac{y'_2}{r_{12}^3} + \mu \frac{y'_3 - y'_2}{r_{23}^3} - \mu \frac{y'_3}{r_{13}^3} + \mu' \frac{y'_4 - y'_2}{r_{24}^3} - \mu' \frac{y'_4}{r_{14}^3}$$

Zur Einführung des rotierenden heliocentrischen Systems setzen wir

$$\begin{aligned} x' &= x'' \cos nt - y'' \sin nt \\ y' &= x'' \sin nt + y'' \cos nt \end{aligned} \tag{12}$$

$$\begin{aligned} \ddot{x}'_2 &= (\ddot{x}''_2 - 2n\dot{y}''_2 - n^2 x''_2) \cos nt - (\ddot{y}''_2 + 2n\dot{x}''_2 - n^2 y''_2) \sin nt = \\ &= \left( -\frac{x''_2}{r_{12}^3} + \mu \frac{x''_3 - x''_2}{r_{23}^3} - \mu \frac{x''_3}{r_{13}^3} + \mu' \frac{x''_4 - x''_2}{r_{24}^3} - \mu' \frac{x''_4}{r_{14}^3} \right) \cos nt \\ &- \left( -\frac{y''_2}{r_{12}^3} + \mu \frac{y''_3 - y''_2}{r_{23}^3} - \mu \frac{y''_3}{r_{13}^3} - \mu' \frac{y''_4 - y''_2}{r_{24}^3} - \mu' \frac{y''_4}{r_{14}^3} \right) \sin nt \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \ddot{y}'_2 &= (\ddot{x}''_2 - 2n\dot{y}''_2 - n^2 x''_2) \sin nt + (\ddot{y}''_2 + 2n\dot{x}''_2 - n^2 y''_2) \cos nt = \\ &= \left( -\frac{x''_2}{r_{12}^3} + \mu \frac{x''_3 - x''_2}{r_{23}^3} - \mu \frac{x''_3}{r_{13}^3} + \mu' \frac{x''_4 - x''_2}{r_{24}^3} - \mu' \frac{x''_4}{r_{14}^3} \right) \sin nt \\ &+ \left( -\frac{y''_2}{r_{12}^3} + \mu \frac{y''_3 - y''_2}{r_{23}^3} - \mu \frac{y''_3}{r_{13}^3} - \mu' \frac{y''_4 - y''_2}{r_{24}^3} - \mu' \frac{y''_4}{r_{14}^3} \right) \cos nt \end{aligned}$$

Daraus gewinnt man sofort das endgültige System. Wir bezeichnen noch einfachheitshalber

$$\begin{aligned} x_2'' &= x, & x_3'' &= x_3 = 1 + \xi_1 \text{ (vgl. § 1),} & x_4'' &= x_4 \\ y_3'' &= y_3 & & \eta_1, & y_4'' &= y_4 \\ r_{12} &= \varrho_1, & r_{23} &= \varrho_2, & r_{24} &= \varrho_2' \\ r_{13} &= \varrho, & & & r_{14} &= \varrho' \end{aligned}$$

$$2\Omega = \varrho_1^2 + \frac{2}{\varrho_1} + \mu \left( \varrho_2^2 + \frac{2}{\varrho_2} \right) + \frac{2\mu'}{\varrho_2'}$$

$$\begin{cases} \ddot{x} - 2n\dot{y} = \frac{\partial \Omega}{\partial x} - \frac{\mu x_3}{\varrho^3} - \frac{\mu' x_4}{\varrho'^3} \\ \ddot{y} + 2n\dot{x} = \frac{\partial \Omega}{\partial y} - \frac{\mu y_3}{\varrho^3} - \frac{\mu' y_4}{\varrho'^3} \end{cases} \tag{13}$$

$$\begin{aligned} \varrho_1^2 &= x^2 + y^2 \\ \varrho_2^2 &= (x - 1 - \xi_1)^2 + (y - \eta_1)^2 \\ \varrho^2 &= x_3^2 + y_3^2 = (1 + \xi_1)^2 + \eta_1^2 \doteq 1 \\ \varrho'^2 &= x_4^2 + y_4^2 \\ \varrho_2'^2 &= (x - x_4)^2 + (y - y_4)^2 \end{aligned}$$

Im übrigen sind die zweiten Glieder rechterseits speciell mit den trigonometrischen Zusatzgliedern der Gleichungen (1a) § 1. identisch. Es gilt in der That auf Grund der Gleichungen (12) ( $x'$  festes System) für eine beliebige Funktion

$$\frac{\partial}{\partial x} = + \cos nt \frac{\partial}{\partial x'} + \sin nt \frac{\partial}{\partial y'}$$

$$\frac{\partial}{\partial y} = - \sin nt \frac{\partial}{\partial x'} + \cos nt \frac{\partial}{\partial y'}$$

$$- \frac{x_3}{\rho^3} = \frac{\partial}{\partial x_3} \left( \frac{1}{\rho} \right) = - \cos (nt + \varepsilon) \frac{x_3'}{\rho^3} - \sin (nt + \varepsilon) \frac{y_3'}{\rho^3} \text{ u. s. w. } \dots$$

$$\frac{x_3'}{\rho^3} = \sum_{k=-\infty}^{k=+\infty} k J_{k-1}(ke) \cos k (nt + \varepsilon) = - \frac{1}{k^2 (1 + \mu)} \frac{d^2 x_3'}{dt^2}$$

$$\frac{y_3'}{\rho^3} = \sqrt{1 - e^2} \sum_{-\infty}^{k=+\infty} k J_{k-1}(ke) \sin k (nt + \varepsilon)$$

vergl. z. B. Tisserand Méc. céle. I. p. 227 in der üblichen Bezeichnungswiese,  $a_{\eta} = 1$ . ähnlich ist auch

$$\frac{x_4'}{\rho'^3} = \frac{1}{a'^2} \sum_{k=-\infty}^{k=+\infty} k J_{k-1}(ke) \cos k (n't + \eta) = - \frac{1}{k^2 (1 + \mu')} \frac{d^2 x_4'}{dt^2} \text{ etc.}$$

$$\frac{y_4'}{\rho'^3} = \frac{\sqrt{1 - e'^2}}{a'^2} \sum_{-\infty}^{k=+\infty} k J_{k-1}(ke) \sin k (n't + \eta), \quad a' \text{ grosse Halbachse}$$

des zweiten störenden Planeten.

Um zu unseren Instantanentwickelungen in der Umgebung eines beliebigen Punktes der Ebene überzugehen, ist man indessen genötigt einige vereinfachende Voraussetzungen zu machen. Während die Resultate des § 1. bloss Entwickelungen nach der Excentricität des störenden Planeten und des weiteren Distanzenentwickelungen voraussetzen für gewisse sehr kurze Zeit ohne jede beschränkende Annahme über die störende Masse, sind wir diesmal folgendermassen gebunden:

1. Wir vernachlässigen die zweiten Potenzen der als hinreichend klein angenommenen Massen und lassen infolgedessen ausser Acht den gegenseitigen Einfluss der beiden störenden Planeten, sowie die Terme  $\mu' \xi \cos. nt$ . Um Vorstellung-

gen zu fixieren betrachten wir im speciellen den Fall,  $\bar{h}$  im Kreis,  $\mathcal{A}$  in der Ellipse herumlaufend.

2. Wir entwickeln — wie in den meisten Planetentheorien nach  $\frac{\rho'}{\rho_1}$ ,  $\frac{\rho_1}{\rho'}$ , resp. im Falle eines unteren oder oberen zweiten störenden  $\bar{h}$  Planeten.

In der Umgebung eines beliebigen Punktes ist

$$x = a - z + \xi, \quad y = b - \lambda + \eta$$

daher bis auf Grössen zweiter Ordnung

$$\begin{aligned} \bar{\xi} - 2n\eta - \bar{M}\xi - \bar{Q}\eta &= \bar{K} - z\bar{M} - \lambda\bar{Q} - \frac{\mu x_3}{\rho^3} - \frac{\mu' x_4}{\rho'^3} \\ \eta + 2n\xi - \bar{Q}\xi - \bar{N}\eta &= \bar{L} - z\bar{Q} - \lambda\bar{N} - \frac{\mu y_3}{\rho^3} - \frac{\mu' y_4}{\rho'^3} \end{aligned}$$

Striche bedeuten wieder die Einsetzung der Ausgangskordinaten,  $z$ ,  $\lambda$  haben dieselbe Bedeutung wie im § 1.

$$K = -\frac{x}{\rho_1^3} + x + \mu \left( -\frac{x - x_3}{\rho_2^3} + x - 1 \right) - \frac{\mu' (x - x_4)}{\rho'^3}$$

$$L = -\frac{y}{\rho_1^3} + y + \mu \left( -\frac{y - y_3}{\rho_2^3} + y \right) - \frac{\mu' (y - y_4)}{\rho'^3}$$

$$M = -\frac{1}{\rho_1^3} + \frac{3x^2}{\rho_1^5} + 1 + \mu \left( -\frac{1}{\rho_2^3} + \frac{3(x - x_3)^2}{\rho_2^5} + 1 \right) - \frac{\mu'}{\rho'^3} + \frac{3\mu' (x - x_4)^2}{\rho'^5}$$

$$N = -\frac{1}{\rho_1^3} + \frac{3y^2}{\rho_1^5} + 1 + \mu \left( -\frac{1}{\rho_2^3} + \frac{3(y - y_3)^2}{\rho_2^5} + 1 \right) - \frac{\mu'}{\rho'^3} + \frac{3\mu' (y - y_4)^2}{\rho'^5}$$

$$Q = +\frac{3xy}{\rho_1^5} + \frac{3(x - x_3)(y - y_3)}{\rho_2^5} \mu + \frac{3(x - x_4)(y - y_4)}{\rho'^5} \mu'$$

Nach unserer Anschauungsweise handelt es sich im wesentlichen um Entwicklungen der reciproken Distanzen  $\rho_2$

$$\rho_2'^2 = (x - x_4)^2 + (y - y_4)^2 = (x' - x_4')^2 + (y' - y_4')^2$$

gestrichelte Buchstaben auf das feste Koordinatensystem bezogen.

## Über ein neues singuläres Kurvensystem.

91

$$x_4' = \cos(n't + \eta) - \frac{e'}{2} [3 - \cos 2(n't + \eta)] +$$

$$+ \frac{e'^2}{8} [3 \cos 3(n't + \eta) - 3 \cos(n't + \eta)] + \dots$$

$$y_4' = \sin(n't + \eta) + \frac{e'}{2} \sin 2(n't + \eta) +$$

$$+ \frac{e'^2}{8} [(3 \sin 3(n't + \eta) - 5 \sin(n't + \eta))] + \dots$$

Im speciellen Falle  $1^a$ ) (Kreisbahn  $h$ )

$$x_4' = a' \cos(n't + \eta)$$

$$x_4 = a' \cos[(n - n')t + \eta - \varepsilon]$$

$$y_4' = a' \sin(n't + \eta)$$

$$y_4 = a' \sin[(n - n')t + \eta - \varepsilon]$$

Weiter ist

$$\varrho_2'^2 = x^2 + y^2 - 2xx_4 - 2yy_4 + x_4^2 + y_4^2$$

$$\varrho_2'^2 = a^2 + b^2 + x_4^2 + y_4^2 - 2ax_4 - 2by_4 = \varrho_1^2 + e'^2 - 2ax_4 - 2by_4$$

$$\frac{1}{\varrho_2'} = \frac{1}{\sqrt{\varrho_1^2 + a'^2}} \left\{ 1 + \frac{\omega - 2ax_4 - 2by_4}{\varrho_1^2 + a'^2} \right\}^{-\frac{1}{2}}$$

$e'^2 = a'^2 + \omega$ , wo  $\omega$  eine Funktion von  $t$  ist von der Grössenordnung der Excentricität.

Im Falle eines unteren Planeten  $h$  erhält man

$$a' < \varrho_1, \quad \frac{1}{\varrho_2'} = \frac{1}{\varrho_1} \left( 1 + \frac{a'^2}{\varrho_1^2} \right)^{-\frac{1}{2}} \left\{ 1 + \frac{\omega - 2ax_4 - 2by_4}{\varrho_1^2} \left( 1 + \frac{a'^2}{\varrho_1^2} \right)^{-1} \right\}^{-\frac{1}{2}}$$

Im Falle eines oberen  $h$  Planeten

$$a' > \varrho_1, \quad \frac{1}{\varrho_2'} = \frac{1}{a'} \left( 1 + \frac{\varrho_1^2}{a'^2} \right)^{-\frac{1}{2}} \left\{ 1 + \frac{\omega - 2ax_4 - 2by_4}{a'^2} \left( 1 + \frac{\varrho_1^2}{a'^2} \right)^{-1} \right\}^{-\frac{1}{2}}$$

Ohne die Entwicklungen in Einzelheiten durchzuführen, kann man sofort übersehen, was uns am meisten interessiert, um die Resonanzkurvendeterminante zu gewinnen; nämlich die Multiplen der Argumente in den expliziten trigonometrischen Termen rechterseits der Bewegungsgleichungen.

Es sind  $a$ ) die Zusatzglieder aus dem indirekten Teil der Störungsfunktion  $\cos kn't$ ,  $\sin kn't$ ,  $\cos kn't$ ,  $\sin kn't$ .

$b$ ) allgemeinere Struktur zeigen des weiteren die Terme, welche aus der Entwicklung der störenden Kräfte  $K$ ,  $L$  entstehen (dieselben sind explizite Funktionen der Zeit geworden) und zwar

$$\cos kn't \cdot \begin{Bmatrix} \cos \\ \sin \end{Bmatrix} nt \quad \sin kn't \begin{Bmatrix} \cos \\ \sin \end{Bmatrix} nt$$

nach Übergang von den Produkten zu Summen und Differenzen der trigonometrischen Funktionen erscheint, daher

$$\begin{Bmatrix} \cos \\ \sin \end{Bmatrix} (kn' \pm n)t$$

aus Potenzen und Produkten entsteht

$$\frac{\cos}{\sin} l(kn' \pm n)t \times \frac{\cos}{\sin} l'(k'n' \pm n)t \text{ äquivalent zu } (k'n \pm k'n')t,$$

ad a) b) ist stillschweigend vorausgesetzt, dass wir vorerst  $\xi^2$ ,  $\xi\eta$ ,  $\eta^2$ ,  $\mu \frac{\xi\varrho'}{\varrho_1}$ ,  $\xi\mu' \cos n't$ , etc. vernachlässigen. Wenn man jedoch auf Grund des bekannten Lindstedtschen Algorithmus auch die übrigen Terme berücksichtigt, findet man Argumente desselben Typus.

Es handelt sich daher im ganzen um Argumente  $(k'n \pm k'n')t = vt$ .

Interessant ist speciell der Fall der Kreisbahn des zweiten störenden Planeten ( $\hbar$ ), wo bloss die Kombination  $k(n - n')$  möglich ist.

Das Gleichungssystem ist also von der Form

$$\ddot{\xi} - 2n\dot{\eta} - \bar{M}\xi - \bar{Q}\eta = \dots c_1 \cos vt + c_2 \sin vt \dots$$

$$\ddot{\eta} + 2n\dot{\xi} - \bar{Q}\xi - \bar{N}\eta = \dots c_3 \cos vt + c_4 \sin vt \dots$$

Die Annahme

$$\xi = A \cos vt + B \sin vt, \eta = C \cos vt + D \sin vt$$

liefert die Determinante

$$\begin{vmatrix} v^2 + M & 0 & Q & + 2nv \\ 0 & v^2 + M & - 2nv & Q \\ Q & - 2nv & v^2 + N & 0 \\ + 2nv & Q & 0 & v^2 + N \end{vmatrix} = 0$$

oder

$$(v^2 + M)(v^2 + N) - (Q^2 + 4n^2v^2) = 0$$

$$\left[ v^2 + n^2 - \frac{1}{\varrho_1^3} + \frac{3x^2}{\varrho_1^5} + \mu \left( -\frac{1}{\varrho_2^3} + \frac{3(x-1)^2}{\varrho_2^5} \right) + \mu' \left( -\frac{1}{\sqrt{\varrho_1^2 + a'^2}} + \frac{3x^2}{(\sqrt{\varrho_1^2 + a'^2})^5} \right) \right] \times$$

$$\times \left[ v^2 + n^2 - \frac{1}{\varrho_1^3} + \frac{3y^2}{\varrho_1^5} + \mu \left( -\frac{1}{\varrho_2^3} + \frac{3y^2}{\varrho_2^5} \right) + \mu' \left( -\frac{1}{\sqrt{\varrho_1^2 + a'^2}} + \frac{3y^2}{\sqrt{\varrho_1^2 + a'^2}} \right) \right] - \left[ \left\{ \frac{3xy}{\varrho_1^5} + \frac{3(x-1)y}{\varrho_2^5} \mu + \frac{3xy\mu'}{(\sqrt{\varrho_1^2 + a'^2})^5} \right\}^2 + 4n^2v^2 \right] = 0 \quad (14)$$

Wir beschränken uns aus naheliegenden Gründen auf die Voraussetzung sehr kleiner  $\mu'$ , auf Grund derselben kann man ohne weiteres die mit  $\mu'$  multiplicierten Terme weglassen, solange nicht gleichzeitig  $\sqrt{\varrho_1^2 + a'^2}$  klein wird. Übrigens werden wir aus dem Resultat ersehen, dass diese Annahme durchaus berechtigt ist. Die Gleichung (14) schreibt sich dann:

$$\begin{aligned} & \left( v^2 + n^2 - \frac{1}{\varrho_1^3} - \frac{\mu}{\varrho_2^3} + \frac{3 \cos^2 \varphi}{\varrho_1^3} + \frac{3 \mu \cos^2 \psi}{\varrho_2^3} \right) \times \\ & \times \left( v^2 + n^2 - \frac{1}{\varrho_1^3} - \frac{\mu}{\varrho_2^3} + \frac{3 \sin^2 \varphi}{\varrho_1^3} + \frac{3 \mu \sin^2 \psi}{\varrho_2^3} \right) = \\ & = 4n^2v^2 + \left( \frac{3}{\varrho_1^3} \cos \varphi \sin \varphi + \frac{3\mu}{\varrho_2^3} \sin \psi \cos \psi \right)^2 \end{aligned}$$

man kann natürlich in genau derselben Weise wie in § 1 verfahren.

Die allgemeine Gleichungsform lautet daher:

$$\begin{aligned} & \{ (v^2 + n^2) \varrho_1^3 \varrho_2^3 - 2(\varrho_2^3 + \mu \varrho_1^3) \} (\varrho_2^3 + \mu \varrho_1^3) + \varrho_1^6 \varrho_2^6 (v^2 - n^2)^2 + \\ & + 9\varrho_1^3 \varrho_2^3 \mu \sin^2(\varphi - \psi) = 0 \end{aligned} \quad (15)$$

An die vollständige Diskussion gehen wir nicht ein und begnügen uns mit folgenden Bemerkungen und Specialisationen.

Die Kurven  $kn$  behalten ihre Bedeutung und zwar bloss infolge der Transformation in das rotierende System, also auch in dem Falle, wenn wir die Jupiterbahnexcentricität zwar vernachlässigen, aber neben dem ersten ( $\mathfrak{D}$ ) einen zweiten störenden Planeten annehmen.

Ausser diesen erwähnten und vollständig diskutierten  $k$  Kurven gewinnt an besonderer Bedeutung noch die Kurve  $k=0$ , welche früher nicht existierte. Sie ist dadurch bemerkenswert, da sie als äusserste Grenze von den überhaupt existierenden Planetenovalen gilt. Bei kleinem  $\mu = \mu' \doteq \varepsilon$  findet man sofort, dass dieselbe, wenigstens weiter vom  $\mathfrak{D}$

mit dem Kreise  $q_1 = 1$  und folglich mit dem Oval  $k = 1$  nahe koincidiert, eigentlich aber etwas ausserhalb desselben verläuft  $q_1 = \frac{1}{n^2}$ .

Die neu hinzutretenden Kurven haben denselben geometrischen Charakter und verlaufen in den Zwischenräumen der ursprünglichen  $k$  Kurven. Man kann nämlich neben der Gleichung (15) die Gleichung (5) in der Form stellen:

$$\{(n^2 k^2 + n^2) q_1^3 q_2^3 - 2(q_2^3 + \mu q_1^3)\}(q_2^3 + \mu q_1^3) + q_1^6 q_2^6 (n^2 k^2 - n^2)^2 + 9q_1^3 q_2^3 \mu \sin^2(\varphi - \psi) = 0$$

Es ist daher  $v$  analog  $kn$  und es liegt dann  $v$  immer im Intervalle oder an den Grenzen resp.:

$$\begin{array}{ccccccc} 0 \leq v^2 \leq n^2 \leq v^2 \leq 4n^2 \leq v^2 \leq 9n^2 \dots & & & & & & \\ 0 \leq v \leq n \leq v \leq 2n \leq v \leq 3n \dots & & & & & & \\ k=0 & k=1 & k=2 & k=3 & \dots & & \end{array}$$

Als einfaches Beispiel erwähnen wir den Fall einer Kreisbahn des zweiten störenden Planeten ( $h$ ). Es ist dann  $v = k(n - n')$ . Die Anzahl der Kurven ist dieselbe, wie diejenige der  $kn$  Kurven. Im Falle eines weit entfernten oberen zweiten Planeten, verlaufen sie in unmittelbarer Nähe der letzteren.

Es verdienen zwei Umstände besonderer Beachtung.

1. Der ganze Raum vom Zentralkörper ( $\odot$ ) bis zu  $k = 0$  scheint von den Kurven überall dicht erfüllt zu sein.

2. Ausserhalb desselben Raumes giebt es keine Resonanzkurven.

Indessen darf man nicht vergessen, dass sich zugleich auch die Saecularstörungen im gewöhnlichen Sinne darin geltend machen, und es wäre vor allem dieselben von den übrigen zu trennen.

### § 3. Die Bedeutung der Diskontinuitätskurven für die Bewegungsverhältnisse. Konvergenziragen.

Um die Bedeutung der Diskontinuitätskurven hervor treten zu lassen, resumieren wir ihre Herleitung. Wir haben

anfänglich irgend eine strenge Lösung des asteroidischen Restreint vorausgesetzt und suchten dieselbe auf den Fall  $e_1 \neq 0$  ( $\mu' \geq 0$ ) analytisch fortzusetzen.

Die Punkte der ganzen Ebene gruppieren sich — etwa nach dem Vorbilde des Studiums einer Flüssigkeitsbewegung in der abstrakten Hydrodynamik auf Grund der Eulerschen Differentialgleichungen — in zwei Arten 1. Punkte rein periodischer Instantanoscillationen, 2. semisaeculärer Oscillationen (Terme à la Poisson).

Es ergab sich also neben dem impliciten Resultat des Fortbestehens des periodischen Charakters vieler Bewegungen auch ein negatives, die Punkte der nicht periodischen Instantanoscillationen ordnen sich in unsere Resonanzkurven. Bemerkenswert erscheint jedenfalls, dass die Kurven nicht in einzelne Punkte degenerieren, sondern geschlossene Äste im rotierenden Koordinatensystem bilden.

Ihre Bedeutung würde nun insofern eine Diskontinuität darstellen, als sie aussagen, dass die Instantanoscillationen einer strengen Restreintlösung eine gewisse Grenze überschreiten.

Beim Herannahen an eine Resonanzkurve werden nämlich die anfänglich kleinen und Entwicklungen nach der Distanz  $\xi, \eta$  zulassenden Schwingungsamplituden grösser und grösser. Wird jedoch der Konvergenzradius der Entwicklungen nach der Distanz überschritten, so können wir über deren Verlauf gar nichts aussagen, also insbesondere nicht, dass die ursprünglich kleinen Amplituden über alle Grenzen wächsten.

Der Grund liegt einfach darin, dass nach Überschreitung des Konvergenzradius die Integrationsmethode nicht mehr zulässig ist. In der Tat giebt die exakte Stelle einer solchen Kurve nur zu einem semisaecularen Terme (à la Poisson) Veranlassung. Praktisch würde es bedeuten, dass die ursprüngliche synodische Bahn saeculare Änderungen erleidet.

Während eine Entwicklung nach  $t$  im allgemeinen nach Cauchy verbürgt, zeigt es sich höchstens, dass eine konvergente Fourier-Entwicklung nicht möglich ist. Man darf daher nicht etwa die Punkte als gewisse Instabilitätszentren (Ejektionscentren) auffassen, doch sehen wir bald ein, dass

dieselben auch zur Instabilität oder Stabilität im Sinne von Poincaré Veranlassung geben können.

Der Grund der Unmöglichkeit einer konvergenten Fourierentwicklung liegt zweifellos in dem Mechanismus der Gruppierung der einzelnen Terme einer unendlichen Reihe — welche nach Riemanns Untersuchungen nicht in allen Fällen ganz beliebig sein darf.

Die Ursache der Saecularterme liegt vor allem in der Art der Integration. Man erinnert sich unwillkürlich der kleinen Divisoren der klassischen Störungstheorien, und der schon seit Laplace und Lagrange datierenden Beweise des Poissonschen Satzes über die Stabilität. Das Erscheinen der Terme à la Poisson hat bekanntlich schon d'Alembert in seiner »*Theorie de la lune*«, *Opuscles mathematiques* V. 1768 zu der Bemerkung veranlasst, dass die verschiedenen Methoden, die damals zur Integration der Differentialgleichungen, insbesondere derjenigen des Dreikörperproblems bekannt waren, teils Nachteile, teils Unvollkommenheiten besäßen, deren Beseitigung »un objet digne d'occuper les mathématiciens« wäre.

Trotzdem nun — die ursprünglich aufgestellte Frage vermittelt unserer Methode nicht vollständig beantwortet erscheint — lässt sich doch das positive Resultat in Bezug auf eine analytische Fortsetzung der strengen Lösung des Problems restreint auf den Fall  $e \geq 0$  ( $\mu' \geq 0$ ) so aussagen:

1. Die synodische periodische Ausgangsbahn wird von keiner Resonanzkurve durchsetzt. Als typisches Beispiel dient am besten eine Lagrangese  $L_4$  Bahn.

Es sind dann zwei Möglichkeiten:

a) die Amplituden der erzwungenen Schwingungen bleiben im Convergenzbereich der Reihen, die Existenz einer periodischen analytischen Fortsetzung ist erwiesen;

b) die Amplituden treten durch Herannahen an irgend eine Resonanzkurve aus dem Convergenzbereich heraus.

In diesem Falle ist es nicht ohne weitere Untersuchung möglich zu entscheiden, ob die Bahn periodisch bleibt. Wir wissen nur, dass die Amplituden im allgemeinen gross-saecular werden. Die Entwicklungen sind divergent.

2. Die synodische Bahn wird von einer Resonanzkurve durchsetzt.

In diesem Falle können die Amplituden durch beliebig kleine Annäherung an die Resonanzkurve beliebig gross gemacht werden, sie wären somit anscheinend unendlich gross. Dies ist nach dem oben gesagten unmöglich, sicher bleibt nur, dass sie aus dem Konvergenzbereich heraustreten. Das ist natürlich wieder das Merkmal der Reihendivergenz, und zwar, wie man sich leicht überlegt, unabhängig von der Wahl der Coordinaten (speciell elliptische, oder Poincarésche Elemente etc.).

Als Beispiel des Falles 2. dient am besten der Hecubafall (siehe weiter).

Wir resumieren daher:

Das Kurvensystem schneidet aus einer streng periodischen synodischen Bahn des Restreint gewisse singuläre (kritische Punkte) heraus. Diese haben die Bedeutung: Die Erreichung der analytischen Fortsetzung ist von der Restreintlösung aus unmöglich, ohne auf divergente trigonometrische Reihen zu stossen. Die wirklichen Bewegungsverhältnisse — dürften sie nun stabil bleiben oder instabil werden — liegen von der periodischen Ausgangslösung weit entfernt. Die Excentricität allein verursacht Saecularstörungen. Zum Beweise der Nichtexistenz einer analytischen Fortsetzung ist unser singulärer Durchsetzungspunkt notwendig, aber nicht hinreichend.

Dadurch ist nicht gesagt, dass eine andere Anordnung des Integrationsprocesses solche singulären Punkte nicht vermeiden könnte. Natürlich verfährt man da am zweckmässigsten so, dass man statt die Restreintlösung fortzusetzen, gleich in erster Näherung von einer periodischen Lösung für den erweiterten Fall  $e_2 \geq 0$  ausgeht, falls die letztere existiert.

Als typisches Beispiel dient die Gruppe der  $L_4$  Bahnen. Hier existieren zweifellos Durchsetzungspunkte mit  $k=1$  und zwar nicht direkt der Lagrangeschen  $L_4$  Lösung, sondern der variirten Charlier Houghschen oder

der Brownschen (E. W. Brown Monthly Notices LXXI p. 438, p. 492) periodischen Familie. Die singulären Punkte verursachen dann die Kalamität der kleinen Divisoren, und doch weiss man, dass in diesem Falle die streng periodische Lagrangesche Ellipse und deren Anschlussbahnen bestehen (vgl. Astron. Nachr. Bd. 194 Nro. 4644). Es ist dabei von der letzteren auszugehen. Ähnliches gilt von den meisten periodischen Lösungen erster Sorte. Poincaré selbst hatte geglaubt (vgl. Simonin Sur l'orbite d'Hecube Thèse Paris 1897 p. 19), dass ihre analytische Fortsetzung existiert und in der ad 1. a) angedeuteten Weise erreichbar ist. Dies ist nach unserer Diskussion kaum stichhaltig, in dem sich eine neue Art von Diskontinuitäten herausstellte und überhaupt die Frage der Existenz solcher Lösungen offen erscheint.

Ein Beispiel liefert die Arbeit des Herrn Kepinski »Über die periodischen Lösungen jupiternaher Planetoiden«, Astron. Nachr. Nro. 4636.

Der Verfasser bemerkt darin: »Die vorgenommenen Rechnungen brachten speciell für den Typus  $\frac{3}{2}$  (Hilda) die Unmöglichkeit der analytischen Lösung des asteroidischen Falles (bei Annahme einer von Null verschiedenen Jupiter-excentricität) zutage«. Nach brieflicher Mitteilung handelte es sich um die Chicago Bahn (334).

Ich bin zwar nicht im Besitze der benutzten Lösung erster Sorte, die in gewöhnlichen Verzeichnissen angegebenen Bahnen (334) geben für  $a=0.7509$  (in Einheiten der grossen Achse der Jupiterbahn) und für  $e=0.015$ . Es waren jedoch die Oscillationen der fixierten synodischen Bahn in der Excentricität gross genug, um das Oval  $k=2$  oder  $k=1$  zu erreichen.

Genauere Zahlen liegen vor für die commensurablen Fälle Hecuba  $\left(\frac{2}{1}\right)$ , Hestia  $\left(\frac{3}{1}\right)$ , Hilda  $\left(\frac{3}{2}\right)$  und Thule  $\left(\frac{4}{3}\right)$ .

Für die periodische Lösung erster Sorte vom Hecubatypus findet Simonin in der zitierten Arbeit p. 47.  $n=613''574$ . Nach Schwarzschilds Untersuchungen (»Über die periodischen Bahnen von Hecubatypus«, Astron. Nachr. Bd. 160 Nro. 23,

3839) gehört dazu die mittlere Excentricität 0'03. Nach Simonin, l. c. p. 55, unterliegt jedoch die synodische Bahn starken Oscillationen in der Excentricität mit der Amplitude = 0'15. Man findet so für den Minimalabstand von der Sonne 0'526 für den Maximalabstand 0'712. Es existieren somit singuläre Punkte infolge der Durchsetzung mit  $k=2$ ,  $q_1=0'646$ .

Da die Oscillationen der periodischen Bahn durchweg gross genug in der Excentricität ausfallen, so liefern uns schon die osculierenden Bahnen, wenn nicht strenges, so doch genähertes Bild der Verhältnisse.

Man findet so im Hestiafalle (46)  $\frac{3}{1}$  einen singulären Punkt auf der Kurve  $k=3$ ,  $q_1=0'486$ . Denn für die Ep. 1900 März 5.0 (vgl. Charlier Mechanik des Himmels Bd. I p. 444) ist in unseren Einheiten  $a=0'485$ ,  $e=0'17$ , daher  $a(1+e)=0'568$ ,  $a(1-e)=0'402$ .

Im Hildafalle (153)  $\left(\frac{3}{2}\right)$  giebt ähnlich schon die osculierende Bahn (Ep. 1901 Jan. 19,0 l. c. Charlier Verzeichnis Band I p. 450) eine starke Annäherung an  $k=1$ ,  $q_1=0'9..1$ ; noch sicherer ist aber die Durchsetzung mit der Kurve  $k=2$ ,  $q_1=0'646$ .

$$a=0'762, e=0'17, a(1+e)=0'891, a(1-e)=0'640$$

Ähnliche Verhältnisse findet man im Falle der Thulebahn (279)  $\left(\frac{4}{3}\right)$ , wo die Collision  $k=1$ , stattfindet.

Nach Charlier l. c. p. 456 Band I ist für die Ep. 1891 Febr. 20. 0

$$a=0'819 \quad e=0'082 \quad a(1+e)=0'886.$$

#### § 4. Stabilitätsfragen.

Vom bisher praecisierten Standpunkte dürfte das Kurvensystem, sowie dessen Verallgemeinerungen einiges Licht auf verschiedene Konvergenzfragen der Störungstheorie zulassen. Ich glaube zu dieser Frage seinerzeit zurückzukommen. — Es giebt aber auch eine indirekte Betrachtungsweise,

welche enger an Stabilitätsschlüsse anknüpft. Statt einer synodischen Bahn kann man nämlich das Verhältnis der Kurven zu den sogenannten Hillschen Grenzovalen studieren, welche von Darwin für den Fall  $e_{\perp} = 0$  aus dem Jakobischen Integral der lebendigen Kraft gewonnen und sorgfältig diskutiert worden sind (Acta math. XXI. Periodic orbits).

Was bedeutet nun ein Durchsetzungspunkt unserer Kurven mit einem Hillschen Oval von Nullgeschwindigkeit?

Im allgemeinen stellte es sich in allen Fällen heraus: rechterseits unserer Bewegungsgleichungen erscheinen Komponenten periodischer störender Kräfte, so dass die Zeit explicite auftritt. Die Bewegungsgleichungen, welche von der Form sind

$$\ddot{x} - 2ny = \frac{\partial \Omega(t)}{\partial x}$$

$$\ddot{y} + 2nx = \frac{\partial \Omega(t)}{\partial y}$$

liefern sofort das Integral

$$\dot{x}^2 + \dot{y}^2 = 2\Omega - C - 2 \int \frac{\partial \Omega}{\partial t} dt = 2\Omega - k$$

$$k = C + 2 \int \frac{\partial \Omega}{\partial t} dt.$$

Die Quadratur ist im allgemeinsten Falle nicht durchführbar, es hört in den meisten Fällen das Jakobische Integral auf zu existieren. Dann haben natürlich die Hillschen Grenzovale keinen Sinn.

Jedoch im Falle kleiner periodischer störender Kräfte kann man die Existenz des vis viva Integrales annehmen. Man erinnere sich an die bekannte Arbeit von Callandreau. Sur la theorie des comètes périodiques An. Paris XX. Es wird in der Tat das Jakobische Integral fortbestehen, nur die Jakobische Konstante wird eine verwickelte periodische Funktion der Zeit. Wir resumieren daher das Resultat:

1. es entstehen periodische Oscillationen oder gar saeculare Änderungen der Grenzovale,

2. das Jakobische Integral existiert nicht, von der Stabilität lässt sich nichts nach demselben schliessen.

Man kann daher höchstens von instantanen Grenzkurven sprechen, welche für gewisse Osculationsepoche gelten. Mit der Zeit übergeht die Konstante  $k$  zu grösseren oder kleineren Werten, nach denen übrigens bei den Darwinschen Stabilitätsschlüssen die Kurven geordnet sind.

So kann aber z. B. sehr leicht vorkommen, dass zwei getrennte Kurvenzweige, welche zu derselben Konstante gehören — einer um die Sonne, der andere um Jupiter geschlossen — während der Oscillationen auf kürzere oder längere Zeit zusammenwachsen. Ursprünglich liessen beide Stabilitätsschlüsse zu, über einen Planeten oder Satelliten. Das Zusammenfliessen ermöglicht aber manchmal den Übergang eines Satelliten in einen Planeten und umgekehrt.

Sobald nun irgend eine Resonanzkurve ein für die untersuchte Bewegung geltendes Grenzoval durchsetzt, bedeutet es entweder:

Dasselbe hört auf zu existieren oder bleibt nicht mehr geschlossen, oder meistens — im Falle unserer verhältnissmässig kleinen untersuchten störenden Kräfte:

Die Schwingungsamplituden des resultierenden Ovals liegen weit entfernt von der ungestörten Ausgangslage, so dass man nach demselben sogar von der Stabilität kaum etwas schliessen kann.

Während aber Entwicklungen der Störungstheorie divergent werden durch Überschreitung der singulären Punkte und somit der Konvergenzradien, gelten unsere Resonanzkurven für ganz bestimmt praecisierte Punkte der Ebene speciell auch für Durchsetzungspunkte mit den Grenzovalen. Ihre Lage und Aussehen dürfte daher Anhaltspunkte liefern über die Natur der grössten Oscillationen, oder wenigstens über die Richtung der Deformationen, Aufplatzen, Verlängerungen resp. saeculare Änderungen der ursprünglichen Grenzkurven. Zur Erläuterung mögen zwei Beispiele folgen.

Eine Untersuchung der Grenzkurven in konkreten astronomischen Fällen führte aus im Bull. astron. 1901 Herr

Kobb. (Sur un cas d'instabilité possible.) Er fand unter anderem, indem er auf Bahnexcentricität Rücksicht nahm, dass der Asteroid Thule (279) keine um die Sonne geschlossene Grenzcurve besitzt.

Nach der gewöhnlichen Anschauungsweise liege er somit ausserhalb der Stabilitätsgrenze. Indessen vermutet man auf den ersten Blick, dass die gemeinten Grenzkurven von unserer Kurve  $a = \frac{1}{1000}$ ,  $k = 1$ , und der Satellitenkurve  $k = 2$  durchsetzt werden. Quantitativ bestätigt man dies am besten aus den streng durchgerechneten Hillschen Ovalen, welche Herr Henry B. Hedrick in der Arbeit von Brown (On a new family of periodic orbits in the Problem of three bodies Monthly Notices LXXI. 5. 438 et seq. Plate 7) angiebt.

Nach dem gesagten ist es daher möglich, dass eine um die Sonne geschlossene Grenzkurve, während der untersuchten Epoche eben stark deformiert, bis an die Stelle der nicht geschlossenen Instabilitätskurven — nach denen Herr Kobb urteilte — hinreichte.

Auch die Hillschen Ovale der Planeten der Jupitergruppe sind von  $k = 1$  durchsetzt (vgl. § 1. § 2). Ob in diesem Falle ein Übergang vom oscillierenden Satelliten zum Planeten oder Trabanten möglich ist, muss natürlich erst eine strenge quantitative Untersuchung ergeben. Im übrigen sind es vor allem schon diejenigen von Brown gezeichneten Ovale (Hedrick l. c.), welche den minimalsten C-Werten entsprechen.

Da nach dem gesagten dieselben starken Oscillationen unterliegen, ist es in diesem Falle — wo es um das äussere der Ovale geht — nicht schwer sich eine Idee von der stufenweisen Transformation der ursprünglichen Bahn zu machen. Im besonderen kann man urteilen, dass die ursprünglich kleinen Abweichungen vom Librationscentrum — wenn sie auch mit der Zeit enorm wächsten, zu den ursprünglichen kleinen Abweichungen wiedergelangen können. Anders gesagt: Kurven des minimalen C erscheinen zu einer gewissen Zeit irrtümlich als Kurven, welche zu grösserem C gehören.

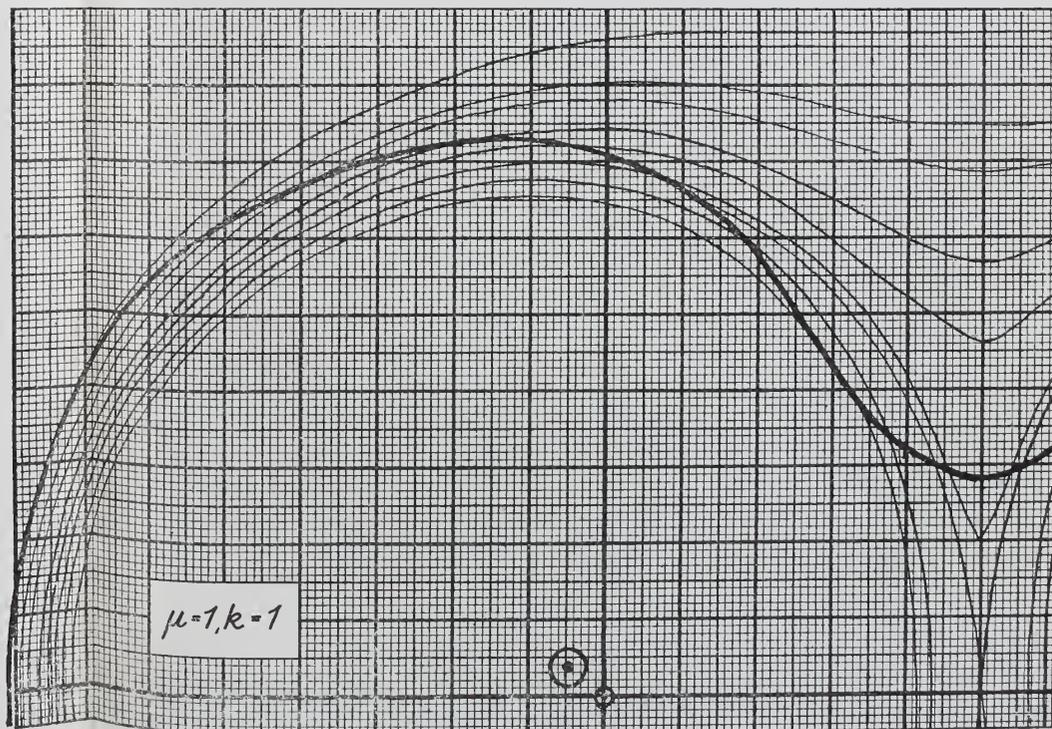
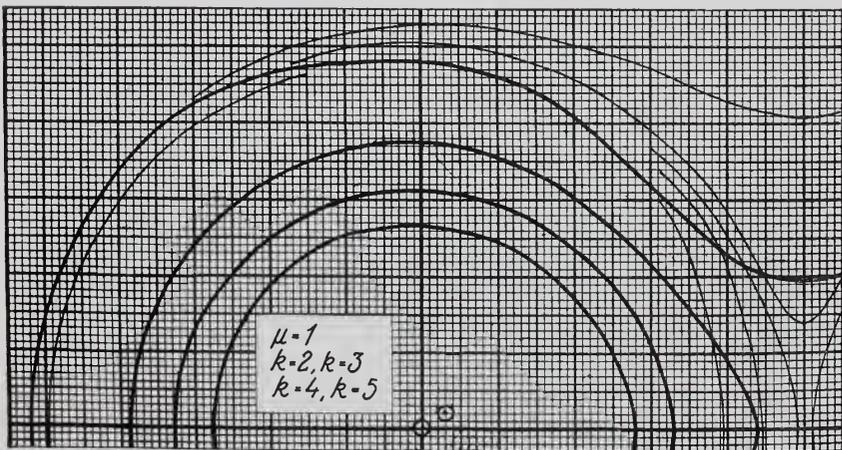
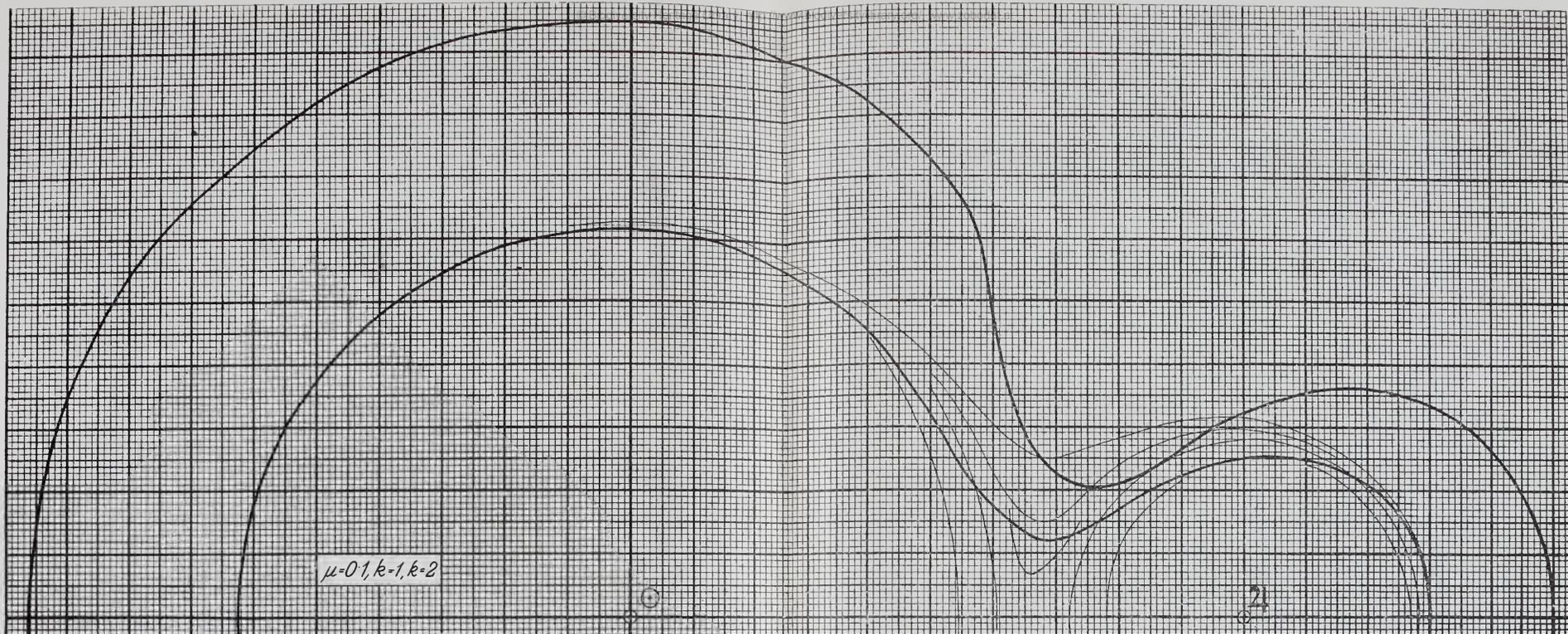
Wenn man allgemein den Verlauf der Hillschen Grenzkurven und der ihnen entsprechenden Resonanzkurven studiert, so sieht man schon aus der reichlichen Fülle der  $k$  Kurven, weshalb und wie häufig fast alle an die gerade interessantesten Hillschen Grenzovale sich anknüpfenden Stabilitätsschlüsse unter solchen Umständen werden.

---





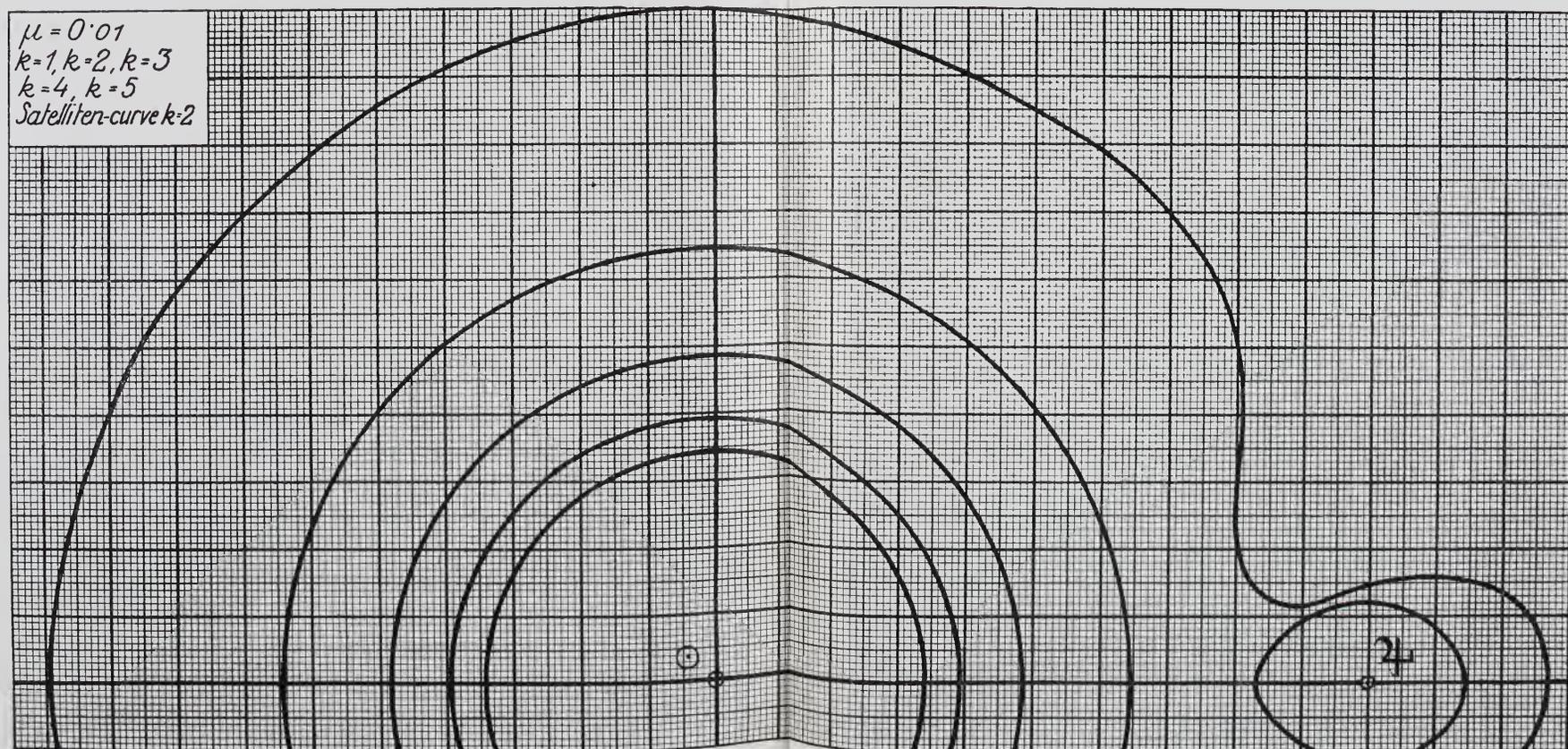
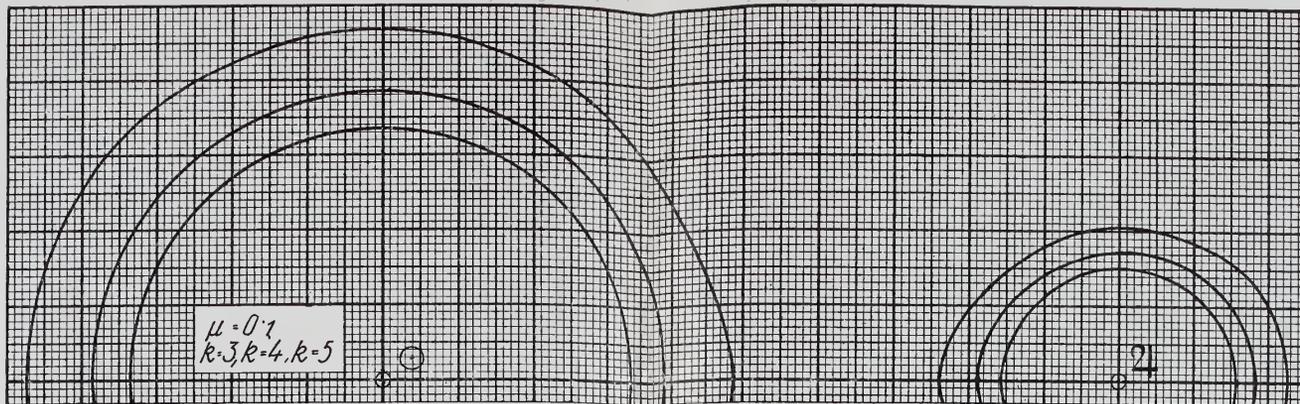










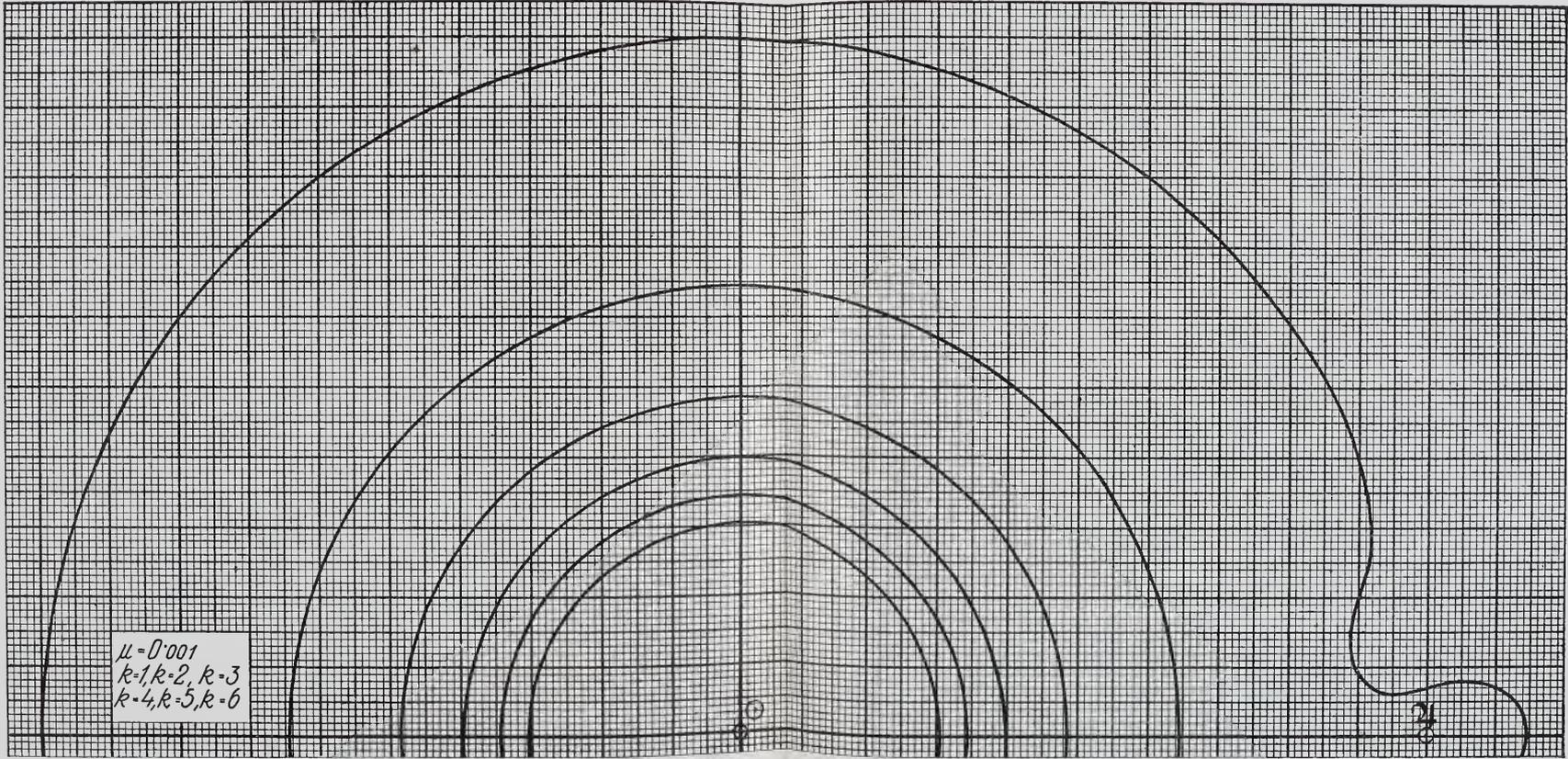
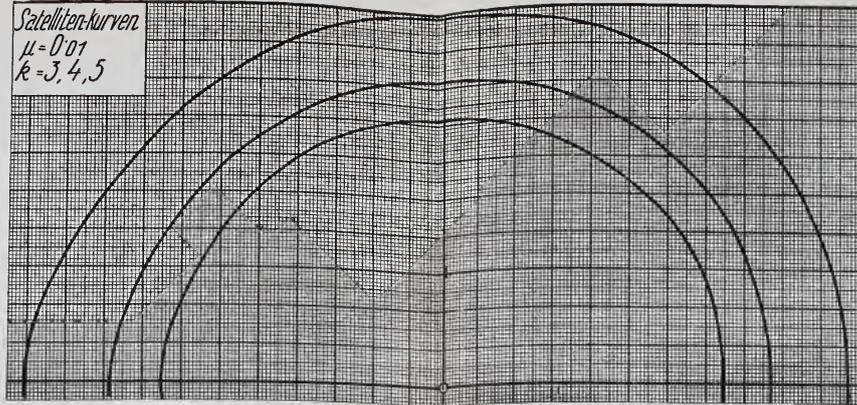








Satellitenkurven  
 $\mu = 0,01$   
 $k = 3, 4, 5$



$\mu = 0,001$   
 $k = 1, k = 2, k = 3$   
 $k = 4, k = 5, k = 6$

Satellitenkurven  
 $\mu = 0,001$   
 $k = 2, 3, 4, 5$

