

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Teilnehmer	5
Tagesordnung	5

Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung	7
Prof. Leonhardt: Begrüßungsrede	7
Prof. Kükenthal: Geschichte der Breslauer Zoologie	7
Geschäftsbericht des Schriftführers	10
Wahl der Revisoren	16
Fritz Schaudinn, Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen	16
H. E. Ziegler, Das Ectoderm der Plathelminthen	35

Zweite Sitzung.

J. W. Spengel, Über die Frage der Rechtschreibung von Tiernamen und zoologischen Fachausdrücken	43
--	----

Dritte Sitzung.

Bericht des Herausgebers des »Tierreich«	48
Wahl des nächsten Versammlungsortes.	50
H. Simroth, Neue Gesichtspunkte zur Beurteilung niederer Wirbeltiere. .	51
K. Guenther, Der Wanderflug der Vögel	67
O. Abel, Die phylogenetische Entwicklung des Cetaceengebisses und die systematische Stellung der Physeteriden	84

Vierte Sitzung.

L. Rhumbler, Mitteilungen über Foraminiferen.	97
R. Woltereck, Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren	106
R. Heymons, Die Entwicklungsgeschichte von <i>Machilis</i>	123
U. Gerhardt, Bemerkungen über das Urogenitalsystem des weiblichen Gorilla	135
F. Doflein, Die Pilzkulturen der Termiten	140
Besichtigung des Zoologischen Gartens	149

Fünfte Sitzung.

Bericht der Rechnungsrevisoren	149
C. Zimmer, Biologische Notizen über Schizopoden	149

	Seite
R. Woltereck, Zur Kopffrage der Anneliden	154
R. Hertwig, Über das Problem der sexuellen Differenzierung	186
H. Simroth, Bemerkungen zu einer Theorie des Lebens	213

Demonstrationen.

F. E. Schulze, 1) <i>Xenophyophora</i> ; 2) Stereoskopische Photographien; 3) Eigentümliche Umbildungen und Corrosionen an den Kieselnadeln der Spongien	233
F. Schaudinn, <i>Spirochaete pallida</i> in verschiedenen syphilitischen Ge- weben des Menschen und bei mit Syphilis geimpften Affen.	233
O. Abel, Fossile Flugfische	233
J. W. Spengel demonstriert die von Prof. F. Richters hergestellten Präparate von <i>Bunonema</i>	233
F. Winter, Tafeln der deutschen Süßwasserfische	233
M. Braun, Röntgenaufnahmen von Cetaceen	233
H. E. Ziegler, 1) Wandtafeln; 2) Repertorium zur Aufbewahrung von Broschüren	233
Kükenthal, Zwei Bälge von <i>Hylobates</i>	233
U. Gerhardt, Urogenitalsystem eines weiblichen Gorilla	233
Heine, Projektionsapparat	233
L. Rhumbler, Dimorphismus und Schutzfärbung der Schalen von <i>Fora- minifera</i>	233
R. Woltereck, 1) Zur Entwicklung der Siphonophoren und Narcomedusen; 2) Annelidenlarven im Hinblick auf die Kopffrage	233
Wiskott, Eine sehr umfangreiche Serie von äußerem Hermaphroditismus bei Schmetterlingen	233
Hotta, Beiträge zur Morphologie des Dilatorator iridis der Anthropoiden	233

Anhang.

Verzeichnis der Mitglieder	234
--------------------------------------	-----

Beilage.

Orthographie zoologisch-anatomischer Fachausdrücke.

Pilzkultur durch Termiten noch Rätsel genug übrig; aber sie hilft vielleicht einen Teil der Probleme zu enthüllen und weist uns auf den sicheren Boden der Naturgesetze.

An diesem Nachmittag fand eine Anzahl von Demonstrationen statt (vgl. unten S. 232).

Nach Schluß der Sitzung erfolgte eine Besichtigung des reichen Tierbestandes des Zoologischen Gartens unter der bewährten Führung des Direktors Herrn GRABOWSKY.

Fünfte Sitzung.

Freitag den 16. Juni 9—1 Uhr.

Bericht der Rechnungsrevisoren; die Versammlung erteilt dem Schriftführer Entlastung.

Vortrag des Herrn Dr. ZIMMER (Breslau):

Biologische Notizen über Schizopoden.

Eins der klassischen Beispiele für Bipolarität der Art ist *Lophogaster typicus* M. SARS, ein Schizopode aus der Familie der *Lophogastridae*. Ursprünglich von der norwegischen und britischen Küste bekannt, wurde er von der Challengerexpedition in der Nähe des Kaps der guten Hoffnung erbeutet. Aus den tropischen Meeren ist er bisher nicht bekannt geworden. Auch sonst finden wir unter den Schizopoden noch bipolare Arten. So ist *Boreomysis scyphops* G. O. SARS in seinen typischen Exemplaren durch den Challenger von den Crozetsinseln und einem Punkte östlich davon bekannt geworden und später durch die Norske Nordhavsexpedition im arktischen Gebiet, nordwestlich von Finmarken, wiedergefunden worden. Und *Amblyops crozetii* G. O. SARS wurde bei den Crozetsinseln gefunden und später von der schwedischen Polarexpedition des Jahres 1900 zwischen Grönland und Jan Mayen nachgewiesen.

Freilich müssen wir uns vorsichtig ausdrücken und nur sagen, daß die drei Arten »nach unsern jetzigen Kenntnissen« bipolar sind. Sie stammen aus nicht unbeträchtlichen, zum Teil sogar sehr bedeutenden Tiefen: *Amblyops crozetii* aus Tiefen von 2000—3200 m, *Boreomysis scyphops* von 2000—3800 m Tiefe. Die Tiefenverbreitung von *Lophogaster typicus* ist zwar im allgemeinen geringer — 80 bis 100 m — doch ist er auch aus Tiefen von 3200 m bekannt.

Wollen wir aus der Verbreitung anderer, häufiger gefundener Formen der größten Tiefe Schlüsse ziehen, so müssen wir als hochgradig wahrscheinlich annehmen, daß die Bipolarität jener drei Schizopodenarten nur scheinbar ist und sie in der Tat kosmopolitisch sind.

Im allgemeinen werden wir ja auch keine bipolaren Arten erwarten können und müssen uns begnügen, bipolare Gattungen nachzuweisen. Und diese finden wir unter den Schizopoden.

Wenn wir den Grad der Ähnlichkeit in der Fauna von Arktis und borealem Gebiet einerseits, Antarktis und notialem Gebiet andererseits prüfen wollen, so dürfen wir natürlich nicht von dem wohldurchforschten nördlichen Gebiet ausgehen; wir müssen vielmehr das weniger gut bekannte südliche als Grundlage nehmen und untersuchen, welche der hier gefundenen Gattungen sich auch im Norden finden und welche für den Süden eigentümlich sind.

Im antarktischen und notialen Gebiet kennen wir nun 17 Schizopodengattungen. Von diesen 17 Gattungen sind nicht weniger als 15 auch von der nördlichen Erdhälfte bekannt. Von den übrigen zwei Gattungen ist *Benthophausia* in einer Art in der tropischen Atlantis und in der subantarktischen See nahe den Crozetsinseln gefunden. Eine kosmopolitische Verbreitung, auch in den nördlichen Meeren, ist sowohl nach der großen Entfernung der beiden Fundstellen, als auch nach der pelagischen Lebensweise des Tieres höchst wahrscheinlich. Die Gattung *Chalaraspis* ist bisher nur in einem einzigen Exemplar aus der enormen Tiefe von 3600 m gefangen worden. Über ihre wirkliche Verbreitung ist uns also nichts bekannt.

Die beiden Gattungen, die nicht aus den nördlichen Meeren bekannt sind, fallen also weiter nicht schwer ins Gewicht.

Betrachten wir die 15 gemeinsamen Gattungen noch etwas genauer. Sie verteilen sich auf die pelagisch lebende Familie der Euphausiiden, die benthonischen Familien der Eucopiiden und Lophogastriden und die Familie der Mysiden, die sowohl pelagische wie benthonische Gattungen umfaßt. Von den 15 Gattungen sind acht pelagisch und sieben benthonisch.

Von den acht pelagischen ist eine bipolar, während die übrigen sieben auch in den tropischen Meeren vorkommen. Wie schon zu erwarten, zeigt sich also hier eine vorherrschend kosmopolitische Verbreitung. Von den benthonischen Gattungen sind zwei kosmopolitisch (d. h. auch aus den tropischen Meeren bekannt) und fünf bipolar. Die beiden kosmopolitischen Gattungen stammen bis auf eine Art aus 500 m Tiefe aus Tiefen von über 1000, teilweise bis nahe an

4000 m Tiefe. Also auch hier zeigt sich die weite Verbreitung der Gattungen größter Tiefe. Von den bipolaren Gattungen stammen einige auch aus solchen gewaltigen Tiefen, andre wieder aus geringeren, keine jedoch aus dem ganz flachen Wasser. Ob sie wirklich bipolar sind, oder ob auch sie in den tropischen Meeren vorkommen, das festzustellen bleibt späteren Funden vorbehalten. Allgemein müssen wir aber sagen, daß die Ähnlichkeit der nördlichen und südlichen Schizopodenfauna außerordentlich weit geht.

Einige interessante Punkte ergeben sich noch, wenn wir die Tiefenverbreitung der Familie Mysidae betrachten. Vorauszuschicken sind einige kurze Bemerkungen über ihren Bau. Während die Weibchen sämtlicher Gattungen rudimentäre Abdominalfüße, Pleopoden, haben, sind sie bei den Männchen einer Reihe von Gattungen wohlentwickelt, mit zwei Ruderästen versehen und durchaus zum Schwimmen eingerichtet. Bei einer zweiten Reihe zeigen jedoch auch die Männchen mehr oder weniger rückgebildete Pleopoden, die denen der Weibchen gleichen und nicht mehr als Schwimmorgane geeignet sind. Meist ist das vierte Paar stark verlängert und griffelförmig ausgebildet. Ich fasse die ersten Gattungen als Gruppe A, die zweiten als Gruppe B zusammen.

Betrachten wir nun die Tiefenverbreitung der Mysiden. Wir finden hier zunächst Arten des flachsten Wassers, die in einer Tiefe von 0—100 m, selten tiefer, vorkommen.

Eine zweite Gruppe kommt von etwa 60 m Tiefe bis zu 1000 m vor. Nun folgt eine Tiefenzone, aus der keine Schizopoden bekannt sind und dann finden sich wieder einzelne Arten aus einer Tiefe von über 2000 m.

Betrachten wir nun die Gruppen A und B nach ihrer Tiefenverbreitung, so zeigt es sich, daß mit wenigen Ausnahmen die Gruppe A die Arten der größeren bis größten Tiefe umfaßt, während die Gruppe B die Formen des flachsten Wassers einschließt. Wir müssen uns nun den Unterschied im Bau der Pleopoden aus der Lebensweise zu erklären suchen. Die Gruppe A hat eine ziemlich große »bathymetrische Energie«; Exemplare derselben Art finden sich z. B. sowohl in einer Tiefe von 60 m wie in einer solchen von 600 m. Das Leben der Art spielt sich somit auf einem ziemlich großen Flächenraum ab. Dem Männchen werden also beim Aufsuchen des Weibchens geeignete Lokomotionsorgane, in unserm Falle Schwimmpleopoden von Nutzen sein.

Bei der Gruppe A ist die Fläche, auf der die Art lebt, bedeutend geringer. Bei derselben Individuenzahl werden also die Tiere schon an und für sich enger beisammenleben, als die der Gruppe A.

Dann kommt noch dazu, daß die Arten bedeutend häufiger sind als die des Abyssals, da ja das Litoral mit seinen besseren Lebensbedingungen viel mehr Individuen ernähren kann. So finden wir auch nur bei der Gruppe B jene gewaltigen Schwarmbildungen, wie bei *Mysis oculata* u. a. Bei Gruppe B wird somit das Männchen nicht so weit nach dem Weibchen zu suchen haben; es kann also eher die Schwimmpleopoden entbehren, die ihm an und für sich schon von nur geringem Nutzen wären: Denn bei der Wellenbewegung des Wassers im Litoral kommt die geringe Eigenbewegung, die sich das Tier allenfalls durch Schwimmpleopoden geben kann, wenig in Betracht.

Nun wären noch die langen griffelförmigen Pleopoden des Männchens in der Gruppe B zu erklären. Offenbar dienen sie zum Festhalten des Weibchens zur Begattung. Eine solche Verankerung der Geschlechter ist ja gerade hier im unruhigen Wasser der Litoralzone von Nutzen, während sie im ruhigen Wasser des Abyssals nicht so notwendig ist. Eine Stütze findet diese Annahme noch in folgendem: Bei einer Gattung der Gruppe B sind bei dem Männchen sämtliche Pleopoden ganz rudimentär, also auch der vierte nicht griffelförmig ausgebildet. Es ist das die Gattung *Heteromysis*. Und bei dieser leben die Tiere in leeren Muschel- und Schneckenschalen. In diesem ruhigen Wohnorte können die Männchen ein Haltorgan ohne weiteres entbehren.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß auch die pelagischen Gattungen der Mysiden zur Gruppe A gehören.

Diskussion:

Herr F. E. SCHULZE

machte darauf aufmerksam, daß in tiergeographischen Fragen, besonders bei Tiefseetieren, negative Befunde einstweilen nur wenig Bedeutung haben.

Herr Dr. THIELE:

Da *Lophogaster typicus* im Mittelmeer und den warmen Teilen des Atlantischen Ozeans vorkommt (vom Challenger bei 35° südl. Br. und 18° 36' östl. L. gefunden), so kann man ihn schon jetzt nicht gut als bipolar bezeichnen.

Zum Vergleich mit der Verbreitung der Schizopoden ist es von Interesse, daß nach unsrer jetzigen Kenntnis die Gattung *Nebalia* in zwei einander sehr nahe verwandten Arten über die Meere der ganzen Erde verbreitet ist, vom hohen Norden bis zum äußersten Süden. Die Südpolarexpeditionen haben die *Nebalia longicornis*

magellanica, die mir zuerst aus der Magellanstraße bekannt wurde, vom Gaußberg und der McMurdo-Bai (Discovery) mitgebracht, während die Gattung *Nebaliella* mit zwei wenig verschiedenen Arten nur aus dem Süden bekannt ist, da die eine von ihnen von den Kerguelen und Neuseeland, die andre vom Gaußberg und aus der Cumberland-Bai (Süd-Georgien) vorliegt. Wahrscheinlich sind die genannte *Nebalia* und die Gattung *Nebaliella* rings um den Südpol verbreitet.

Herr Dr. ZIMMER

hält das Vorkommen einer Form im Mittelmeer nicht für einen Beweis ihres Vorkommens im tropischen Gebiet, glaubt aber auch, daß *Lophogaster typicus* im tropischen Gebiet nicht fehlt.

Herr Dr. DOFLEIN:

An die Anschauungen von Herrn SCHULZE über die geringe Bedeutung negativer Befunde in der Tiergeographie muß ich mich auf Grund von Erfahrungen, welche ich im letzten Jahr in Japan machen konnte, durchaus anschließen. Ich war aufs äußerste überrascht, dort z. B. an der Westküste rein arktische Formen in Mengen festzustellen; unter diesen befand sich z. B. *Chionoecetes opilio* FABR., welche Krabbe so massenhaft vorkommt, daß sie z. B. in Kioto in großen Quantitäten auf den Markt gebracht wird, trotzdem war sie bisher aus Japan nicht »bekannt«. Ebenso fand ich an der Ostküste eine Reihe von Formen, welche bisher nur in europäischen Gewässern und im Atlantischen Ozean gefunden worden waren. Wenn das in einem relativ so gut durchforschten Gebiet, wie Japan, der Fall ist, wie muß es sich erst in den weniger gut bekannten Meeresgebieten bewahrheiten.

Vortrag des Herrn Prof. JAEKEL (Berlin) über:

Astrechinus pentagonus.

(Manuskript nicht eingegangen.)

Diskussion:

Herr ZIEGLER:

Die Verwandtschaft dieser interessanten Form mit den Echiniden ist einleuchtend; es besteht ja schon eine äußerliche Ähnlichkeit mit irregulären Seeigeln, welche auch oft an der Oralseite abgeflacht sind und in fünf Ecken ausgehen. Schwieriger ist es, die Verwandtschaft mit den Seesternen zu erkennen und ich möchte deshalb nochmals nach den Asteriden—Charakteren fragen.

Herr JAEKEL

betont Herrn Ziegler gegenüber, daß die bei jüngeren Echiniden vortretende Pentagonalität und ventrale Abflachung sekundär sind und andre Bedeutung haben, als die Pentagonalität der hier besprochenen Form. Diese geht ebenso wie die ventrale Abflachung den alten Echiniden schnell verloren, dürfte hier also primär sein. Die Asteridenverwandtschaft ist bei *Astrechinus* nur insofern ausgeprägt, als die Asteriden unter allen Echinodermen mit offenen Ambulacralrinnen die nächsten Vergleichspunkte in ihrer Organisation mit *Astrechinus* bieten.

Herr HERTWIG

fragt an, ob die als Ambulacralfurchen gedeuteten radialen Stränge nicht auch eine andre Deutung zulassen würden, z. B. daß unter ihnen erst die durch anderweitige Strukturen verdeckten Ambulacralia zu suchen seien.

Herr JAEKEL erwidert darauf, daß eventuelle innere Skelettelemente an den Radialfurchen des Steinkernes sichtbar sein müßten, und meint, daß es auch wohl unwahrscheinlich wäre, daß dieser Echinidentypus sich in der Richtung der Asteridenorganisation durch Bildung innerer Ambulacralstücke spezialisiert hätte.

Vortrag des Herrn Prof. JAEKEL (Berlin):

Über das System und die Stammesgeschichte der Fische.

(Manuskript nicht eingegangen.)

Vortrag des Herrn Dr. WOLTERECK (Leipzig):

Zur Kopffrage der Anneliden.

(Neue Beobachtungen zur Metamorphose der HATSCHESKENSCHEN *Polygordius*-Larve, insbesondere über die Genese der Hohlräume, Nephridien und Blutgefäße der Kopffregion.) Mit Demonstrationen.

Einleitung.

Die »Kopffrage« der Anneliden, soweit sie uns hier beschäftigen soll, heißt: Wie verhält sich **ontogenetisch** der Kopflappen und die Mundregion der Anneliden zu den Körperregionen der *Trochophora*? Und wie verhalten sich die inneren Organe dieser Wurmbezirke zu den entsprechenden Organen der Larve?

Während über die phylogenetische Wertigkeit der einzelnen Ab-

schnitte der Kopfgegend, und über deren Homologien mit entsprechenden Körperteilen anderer Tiergruppen gestritten wird, herrschte über diese Seite der Frage im wesentlichen Einigkeit, seit HATSCHKE für

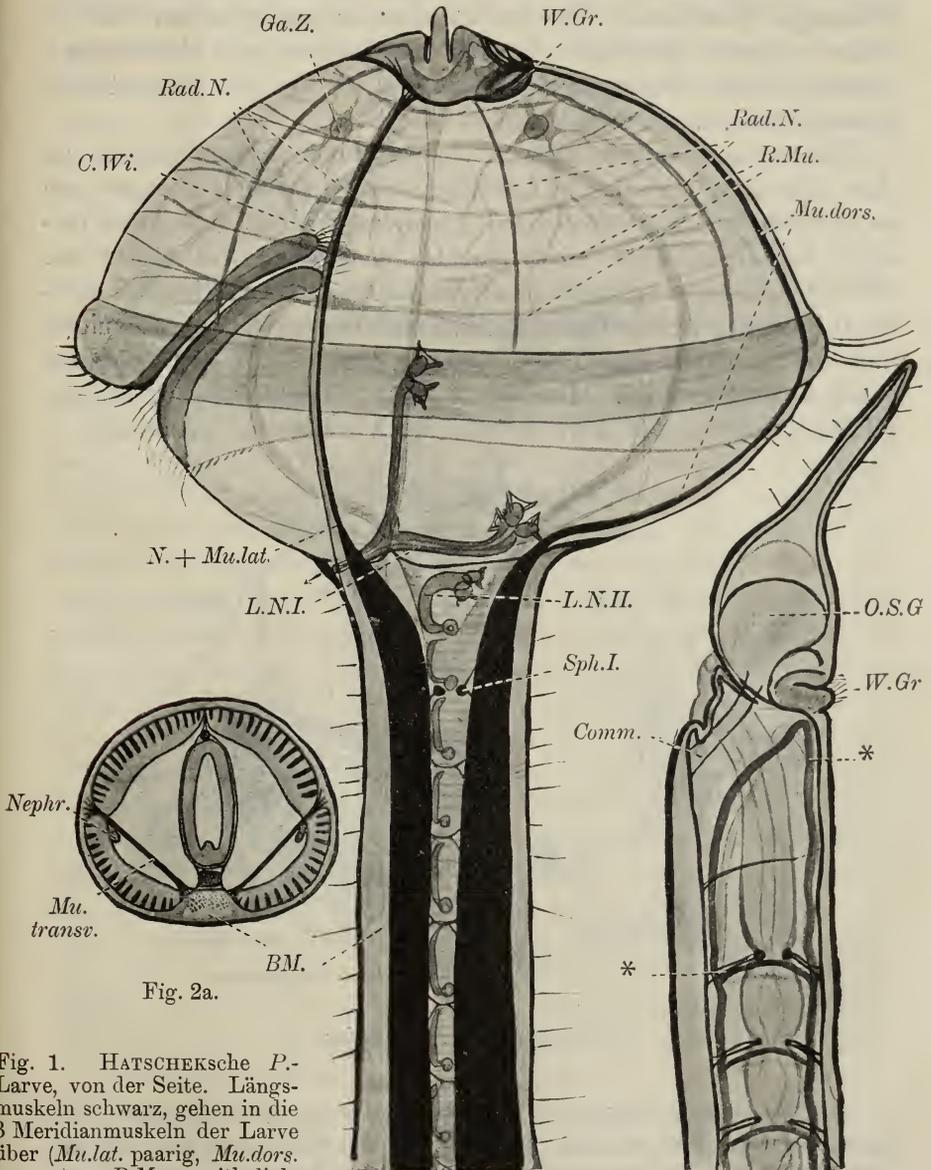


Fig. 2a.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 1. HATSCHKEsche *P*-Larve, von der Seite. Längsmuskeln schwarz, gehen in die 3 Meridianmuskeln der Larve über (*Mu.lat.* paarig, *Mu.dors.* unpaar). *R.Mu.* epitheliale Halbringmuskeln. *Rad.N.* die 4 Radiärnerven einer Seite, das zweite Paar zugleich Commissur (*N.lat.*). *Ga.Z.* die 2 epithelialen Ganglienzellen einer Seite. *W.Gr.* Wimpergrube. *C.Wi.* Wimperreuse am Mageneingang. *L.N.* Proto-nephridien. *Sph.* Darmsphincter. *B.M.* Bauchmark.

Fig. 2. Vorderende des Wurms. Fig. 2a. Querschnitt eines Rumpfabschnitts.

Polygordius gezeigt hat, daß die obere Hemisphäre der Larve (bis zum Prototroch) zum Kopfbzapfen oder Prostomium wird, während die unterhalb des Wimperreifens gelegene Larvenregion zur Umgebung des Mundes zusammenschrumpft. Seit die bekannten Abbildungen HATSCHÉKS, die das Zusammenschrumpfen der »Kopfbhase« zeigen, Gemeingut unsrer Handbücher und Vorlesungen geworden sind, schien es eine Kopffrage in der hier aufgestellten Fassung nicht mehr zu geben.

Seit einigen Jahren habe ich, auf Grund meiner Befunde an eben derselben einfachsten Annelidenform *Polygordius*, gegen jene so einleuchtende Darstellung der Annelidmetamorphose Revision einlegen müssen. Zuerst zeigte die Durcharbeitung der bisher nur flüchtig bekannten gefalteten »Nordseelarve«, die ich jetzt Endolarve¹ nenne, eine völlige Unabhängigkeit des Wurmprostomiums und -peristomiums vom Larvenepithel, das bei der Metamorphose gänzlich zerstört wird. Das Prostomium entsteht lediglich aus der »Scheitelplatte«, das Peristomium als Vorderende (»Außenblatt«)

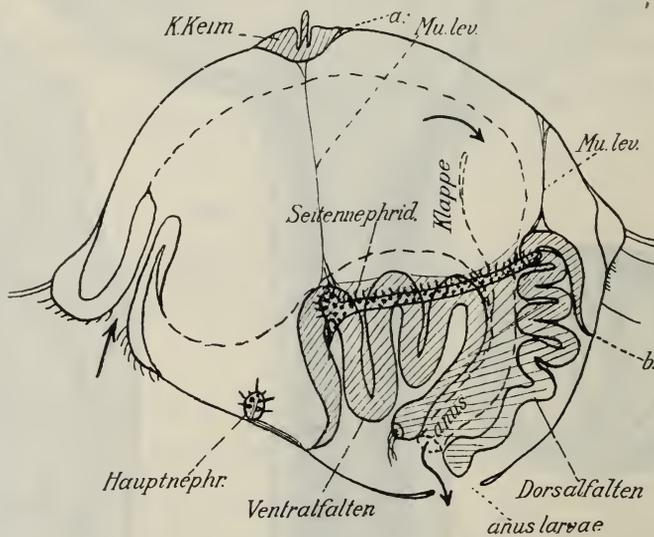


Fig. 3.
Endolarve von *Polygordius*

¹ »Nordseelarven« erhielt ich neuerdings auch aus dem Schwarzen Meer (durch die Güte Prof. SALENSKYS), ferner in riesiger Form aus dem südlichen Atlantik (im Material der Valdivia-Expedition); im Mittelmeer entwickelt sich *P. appendiculatus* durch diese Larvenform. »Mittelmeerlarven« andererseits fanden sich auch im Nordatlantik und im Indik. Es ist also besser und deutlicher, von Endolarven (Fig. 3) und Exolarven (Fig. 1) zu sprechen, nachdem schon früher die Rumpfanlage als endogen und exogen unterschieden war.

der gefalteten Rumpfanlage (Fig. 3). Scheitelplatte (= Kopfpapfenanlage) wie Rumpfanlage werden, wie sich weiterhin zeigte, als bilaterale Neubildungen im Anschluß an je ein terminales Wimperorgan der jungen Larve angelegt (Fig. 4).

Gleichzeitig gelang es, die Herkunft dieser Neubildungen von zwei Wimperorganen auch für die HATSCHKEsche Larve des Mittelmeeres (Fig. 1), die ich jetzt Exolarve nennen will, nachzuweisen. Ich konnte später die Bildung des »Kopfkeims« und »Rumpfkeims« ab ovo zellgenealogisch verfolgen, sie verläuft bei beiden Larventypen vollständig identisch.

Und durch die Beobachtung, daß auch die HATSCHKEsche Larve nicht zum Annelidkopf wird, sondern bei der schließlichen Metamorphose ebenso bis auf jene beiden Anlagen vernichtet wird, wie die gefaltete Larve, war die Kette geschlossen: der Auffassung, wonach die Trochophora zum Wurm Kopf wird, war für *Polygordius*, ihre Hauptstütze, die Grundlage entzogen.

In einer theoretischen Studie² habe ich dann die Verhältnisse anderer Annelidenlarven, soweit es die wenigen über die schließliche Kopfbildung bekannten Tatsachen erlauben, unter dem neuen Gesichtspunkt betrachtet; das Resultat ist eine recht weitgehende Ähnlichkeit der ontogenetischen Verhältnisse der Anneliden mit der von vornherein richtiger verstandenen Nemertinenentwicklung. Die Entwicklung durch »Cenoplasmie«, wie ich die Ablösung der larvalen Gewebe durch imaginale Neubildungen nannte, geht durch alle Zwischenstufen in die direkte Entwicklung (»Orthoplasmie«) der Oligochäten usw. über. Die Zwischenstufen sind aber weniger dadurch bezeichnet, daß spezifisch larvale Gewebe nachträglich zu imaginalen umgeprägt werden (»Metaplasmie«), als vielmehr dadurch, daß die Ausbildung der Larvenorgane (Hemisphären-Epithel, Radiärnerven, Ganglienplexus, Nephridien, Wimperorgane usw.) mehr und mehr unterdrückt wird. Ein charakteristisches Zwischenstadium ist die durch Brutpflege verkümmerte *Capitella*-Larve, bei der von den eigentlichen Larvenorganen nur noch der (nach EISEN später abgeworfene) Prototroch übrig geblieben ist. Das, was oberhalb dieses Wimperkranzes liegt, ist nicht der *Polygordius*-Episphäre, sondern nur mehr der »Scheitelplatte« (i. e. Kopflappen-Keim) homolog zu setzen.

Weiterhin führte ich aus, daß wir allen Grund haben, trotz oder gerade wegen der veränderten Sachlage, auf den ancestralen Charakter der (doch auffällig an Ctenophoren erinnernden) Trochophora

² Zool. Anzeiger. XXVIII. Nr. 8—9. Hier sind die übrigen einschlägigen Arbeiten zitiert.

nicht zu verzichten, indem wir sie zwar nicht mehr als Rekapitulation des pelagischen »Trochozoon«, wohl aber der pelagisch-ctenophorenartig gebliebenen Larve eines kriechenden, selbst mehr turbellarienartigen »Urbilateriums« betrachten können. Ich habe dort den Versuch gemacht, gerade in den Hauptcharakteren der Annelid-Ontogenese, der Zweikeimigkeit und Cenoplasie, den Schlüssel für ihre Erhebung über das Niveau der Turbellarien-Organisation zu finden. Ein derart zuerst pelagisch, dann benthonisch lebendes Geschöpf, das etwa einmal zu Ende des Larvenlebens in den Meeresboden eindrang, konnte einfach dadurch den Erwerb jener »Hauptcharaktere« anbahnen, daß es seinen äquatorialen, achtteiligen Wimperreif abwarf. Wenn der entstandene Epitheldefekt von beiden Seiten her durch einfaches, glattes Gewebe ersetzt (vernarbt) wurde, wenn dieses Narbengewebe — das benthonisch brauchbarer war als Trochzellen — und das Abwerfen jener (nach Beendigung ihrer Tätigkeit) erblich fixiert wurde, und wenn endlich der Gürtel von abgeworfenem und regeneriertem Epithel im Lauf der Generationen polwärts ausgedehnt wurde, so war damit der Weg zum Abwerfen des ganzen Larvenepithels und zur Ausbildung von zwei Polkeimen gewiesen und die eminent wertvolle Unabhängigkeit des ererbten, pelagisch differenzierten, vom benthonisch zu differenzierenden Material gewährleistet. So konnte eine Annelidorganisation erworben werden und dennoch z. B. ein Ctenophoren-Nervensystem — ganz unabhängig von jener — für die pelagische Larvenzeit erhalten bleiben.

* * *

Ehe es angebracht ist, diesen Möglichkeiten, die es immerhin lohnend — und vielleicht klärend — war, einmal dort zu erörtern, weiter nachzugehen, müssen wir aber das embryologische Rüstzeug noch weiter prüfen und vermehren. Und gerade die Archanneliden fordern, durch ihre wirklich einfache (in nichts rudimentäre) Organisation und durch die sinnfälligen Ctenophorenanklänge ihrer Larven, eine völlige Aufhellung ihrer Ontogenese.

Die Lücke, die ich heute ausfüllen möchte, betrifft die Einzelheiten der Kopfbildung bei der HATSCHESKESCHEN *Polygordius*-Larve, insbesondere das Verhältnis der inneren Kopforgane zu den Larvengeweben.

Und um Forscher, wie HATSCHEK und EDOUARD MEYER, der ebenfalls den *Polygordius*-Kopf als geschrumpfte Larve auffaßt, zu widerlegen, bedarf es in der Tat einer eingehenderen Schilderung, als ich sie früher gegeben habe.

Die Präparate, welche Ihnen beweisen sollen, daß die Larvenblase

in der Tat nicht in den Wurmkopf eingeht, werden gleichzeitig zeigen, wie unumgänglich der Fehler für HATSCHKEK war, der die Metamorphose im wesentlichen am Lebenden beobachtete. Denn in dem Maße, wie die Epithelzellen der Episphäre und Hyposphäre verschwinden, wird der Trochgürtel enger und dabei allmählich breiter. So entsteht in der Tat der Eindruck einer geschrumpften Kopfblase.

Der zweite Akt der schließlichen Metamorphose aber, das Abwerfen der Trochregion, ist bei im Aquarium gehaltenen Larven oft gestört und verläuft dann bruchstückweise und undeutlich, so daß nur die genaue histologische Untersuchung den wahren Sachverhalt aufdecken kann.

Daß in späterer Zeit auch EDOUARD MEYER, trotz histologischer Untersuchung, dem gleichen Fehler verfiel, erklärt sich daraus, daß ihm einmal die entscheidenden Metamorphosestadien offenbar nicht zur Verfügung standen, andererseits daraus, daß er (wie alle übrigen Annelidenembryologen) keinen Grund hatte, an der Richtigkeit der HATSCHKEKschen Angaben in diesem Punkt zu zweifeln, auf ihre Nachprüfung Wert zu legen.

Solcher Zweifel konnte erst durch das Studium der Endolarven geweckt werden, bei denen das gesamte Larvenepithel wie eine leere Tonne vom Wurm verlassen wird.

Und drei Umstände ließen es höchst unwahrscheinlich erscheinen, daß die Exolarven von *P. triestinus* und *neapolitanus*, die HATSCHKEK, FRAIPONT und MEYER untersuchten, sich von den Endolarven so prinzipiell unterschieden, daß sie den Wurm Kopf durch Metaplasie erzeugten, während er in jenen, den Larven von *P. lacteus* und *appendiculatus*, offensichtlich durch Cenoplasie entsteht.

Es ist einerseits durch die eingehende Untersuchung von F. HEMPELMANN, dem ich mein morphologisches Material von *P.* übergeben habe, in Bestätigung meiner kurzen Angabe festgestellt, daß *P. lacteus* und *neapolitanus* identisch sind, soweit die ausgebildeten Würmer in Betracht kommen. Man wird sie daher wohl auch, trotz der verschiedenartigen Larven, als eine Species bezeichnen müssen. Keiner der von FRAIPONT aufgezählten Speciesunterschiede trifft in Wirklichkeit zu, wie F. HEMPELMANN im einzelnen zeigen wird.

Damit stimmt weiterhin gut überein, daß die Larven von Neapel und Helgoland bis zu einem bestimmten Stadium (Fig. 4, 14) nicht nur gleich, sondern (abgesehen von der Zeitdifferenz in einer einzigen Zellteilung) Zelle für Zelle identisch aufgebaut sind (Fig. 12—14).

Und endlich kommt hinzu, daß Kreuzungsversuche zwischen beiden »Arten«, (obwohl die Laichzeit der Mittelmeerform im Frühjahr, die der Nordseeform im Hochsommer liegt), leicht gelangen.

Leider ließen sich die so erhaltenen Larven noch nicht über das kritische Stadium hinaus am Leben erhalten.

Wenn alles das, oder auch nur ein Teil davon, schon früher bekannt gewesen wäre, so würde die Lehre von der »schrumpfenden Kopfblase« nicht jetzt noch zu bekämpfen sein.

* * *

Endlich ist die Abgrenzung der Kopf- und Rumpfreigion der Anneliden als Vorfrage zu erledigen.

Auf diesem Gebiet herrscht bekanntlich Uneinigkeit, doch leiden alle Einteilungen des Annelidenkörpers an dem gemeinsamen Grundfehler, daß sie Wurmabschnitte mit den äußeren Larvenabschnitten identifizieren, aus denen sie hervorgehen sollen. Gemeinsam ist weiterhin der Begriff und die Abgrenzung des Prostomium, das beim Wurm den präoralen Kopfzapfen, bei der Larve die ganze obere Hemisphäre bis zum Prototroch hinab, vorstellen soll. In der Beurteilung der Mundregion ergeben sich dagegen Differenzen. HATSCHEK stellt die Mundregion des Wurmes (= Untere Hemisphäre der Larvenblase) als »Metastomium« dem Prostomium gegenüber, und faßt beide Regionen zusammen als »Prosoma« auf, dem, als einem primären Individuum (Trochozoon) die Glieder des Rumpfes (»Metasoma«) als terminal geknospte Individuen gegenüberstehen.

Die meisten übrigen Forscher, am ausgesprochensten RACOVITZA und EISEG, vereinigen das Mundsegment des Wurmes mit den folgenden Segmenten zum »Soma« und unterscheiden als dritte Hauptregion das circumanale »Pygidium«, das durch einen sekundären Wimperkranz — es können sich an vielen Stellen der Trochophora und insbesondere der Rumpfanlage sekundäre Wimperkränze bilden — vom Soma abgeschlossen ist.

Demnach soll der Annelidkörper (und damit auch die Trochophora) in drei Hauptregionen zerfallen, die bei der Larve durch Wimperkränze getrennt sind: Prostomium, Soma und Pygidium.

Von dem erwähnten Grundfehler der Auffassung abgesehen, erscheint mir diese Dreiteilung deshalb unbedingt verwerflich, weil sie den wichtigsten Grundzug der Anneliden-Entwicklung verschleiert, die Zweiteiligkeit der Anlage, die, für das Nervensystem wenigstens, schon längst als ein Hauptcharakteristikum der Gliederwürmer anerkannt ist.

Mit voller Schärfe sehen wir die zwei Einheiten des Annelidkörpers bei der jungen *Polygordius*-Larve vor uns, in der, um je ein polares Wimperorgan gruppiert, zwei ursprünglich gleichartige Anlagebezirke und Nervencentren sich gegenüberstehen, aus deren einem nur

Fig. 4.

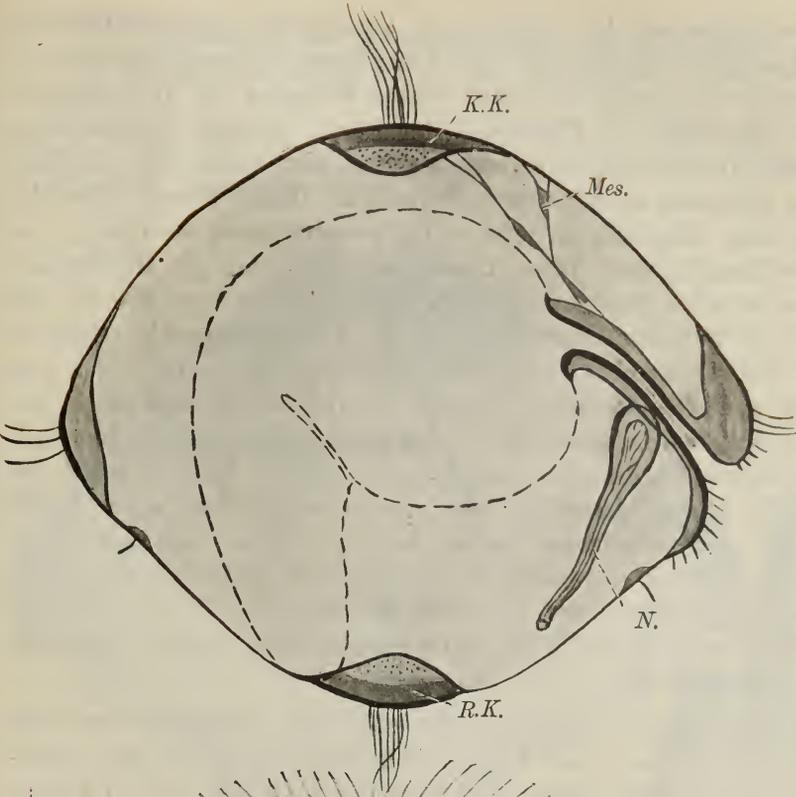


Fig. 4a.

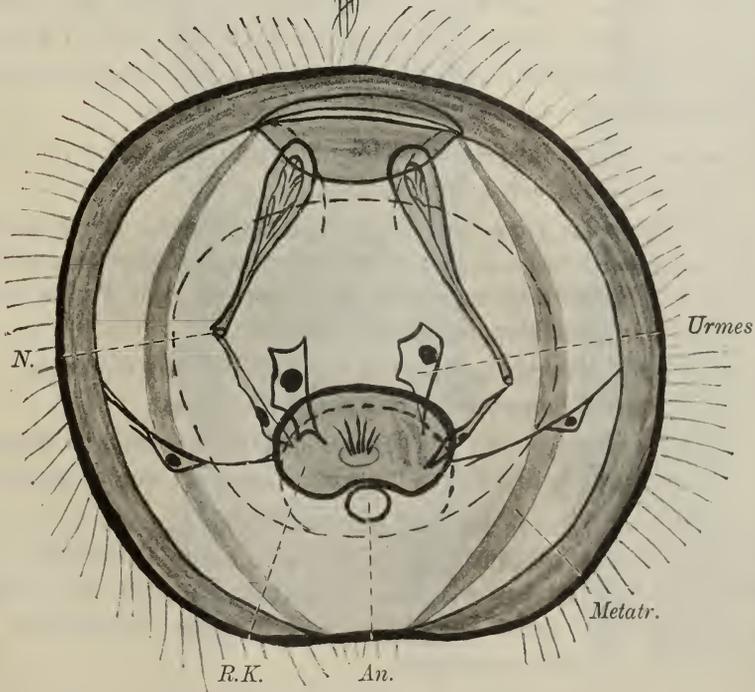


Fig. 4. Junges Trochophora-Stadium (allen *P.*-Arten gemeinsam) mit gleichzeitigem Wimperorgan, Nerven- und Bildungszentrum am oberen und unteren Pol. *K.K.* Anlage des Cerebralganglion. *R.K.* Anlage des Gesamtrumpfs mit Bauchmark. *N.* Archinephridien. — Fig. 4 a von unten gesehen. *An.* After.

der Kopzapfen mit dem Gehirn wird, während der andre den Gesamtrumpf einschl. Mundsegment und Aftersegment hervorbringt (Fig. 4).

Die Grenze zwischen diesen beiden Einheiten des Wurmkörpers bildet nun nicht der Prototroch der Larve, sondern vielmehr das gesamte larvale Epithel, das beseitigt wird, wenn, bzw. ehe jene beiden Einheiten miteinander verschmelzen. Beim Wurm liefert die Ebene oder Ringlinie, in welcher die Verschmelzung stattfindet, die vordere Rumpfgrenze. Diese Abgrenzung dürfte nun für alle Trochophoren zutreffen, immer läßt sich konstatieren, wie von oben her die Zellen der Scheitelplatte, von unten die Abkömmlinge des »Somatoblast« auf Kosten des dazwischen gelegenen Larvenepithels sich vermehren und einander näher kommen, worauf sie sich schließlich vereinigen, nachdem die spezifisch larvalen Epithelzellen, insbesondere auch die Wimperzellen, irgendwie »geschwunden« sind — leider ist auf diesen Punkt bei andern Anneliden noch sehr wenig geachtet worden, man begnügte sich im allgemeinen mit der Feststellung, daß das larvale Epithel schließlich nicht mehr da ist, ohne viel zu fragen, ob es umgebildet, abgeworfen oder resorbiert sein möge.

Als Resultat unsrer Betrachtung gewinnen wir folgende Einteilung des Annelidkörpers:

I. Kopzapfen (= Prostomium), entsteht ausschließlich aus dem Kopfkeime der Larve (»Scheitelplatte«); bei dem metamorphosierten Wurm nicht aus einem präcerebralen und postcerebralen Abschnitt bestehend, sondern durch die Gehirnbasis, seitlich durch die Flimmergruben, abgeschlossen.

II. Gesamtrumpf, entsteht ausschließlich und einheitlich aus dem Rumpfkeim der Larve, umfaßt:

- a) Schlundregion, mit dem ersten Segment = Peristomium, und weiteren, von den folgenden verschiedenen Segmenten (bei *Polygordius* nur noch eins, das mit dem Peristomium das »Schlunddoppelsegment« bildet).
- b) Rumpfhauptregion, die Gesamtzahl der typischen (bei *P.* streng homonomen) Segmente umfassend.
- c) Afterregion (= Pygidium), das unsegmentierte Rumpfeinde, durch die Neubildungszone unscharf von b getrennt.

Der Ausdruck »Kopf« ist am besten zu vermeiden, um nicht neue Mißverständnisse zu begünstigen, Kopzapfen oder Prostomium (in beschränktem Sinn) ist besser. Als »Kopfreion« läßt sich jedoch nach wie vor die ganze Umgebung des Mundes (Kopzapfen + Schlundregion) bequem bezeichnen.

I. Entstehung des Ectodermepithels der Kopfregion
bei der Hatscheksehen Larve von *Polygordius* (Exolarve).

Hier sind nur einige, in meiner früheren Mitteilung (Int. Zool. Congr. Berlin 1901) in Aussicht gestellte Details nachzutragen. Die herrschende Auffassung wurde bereits skizziert.

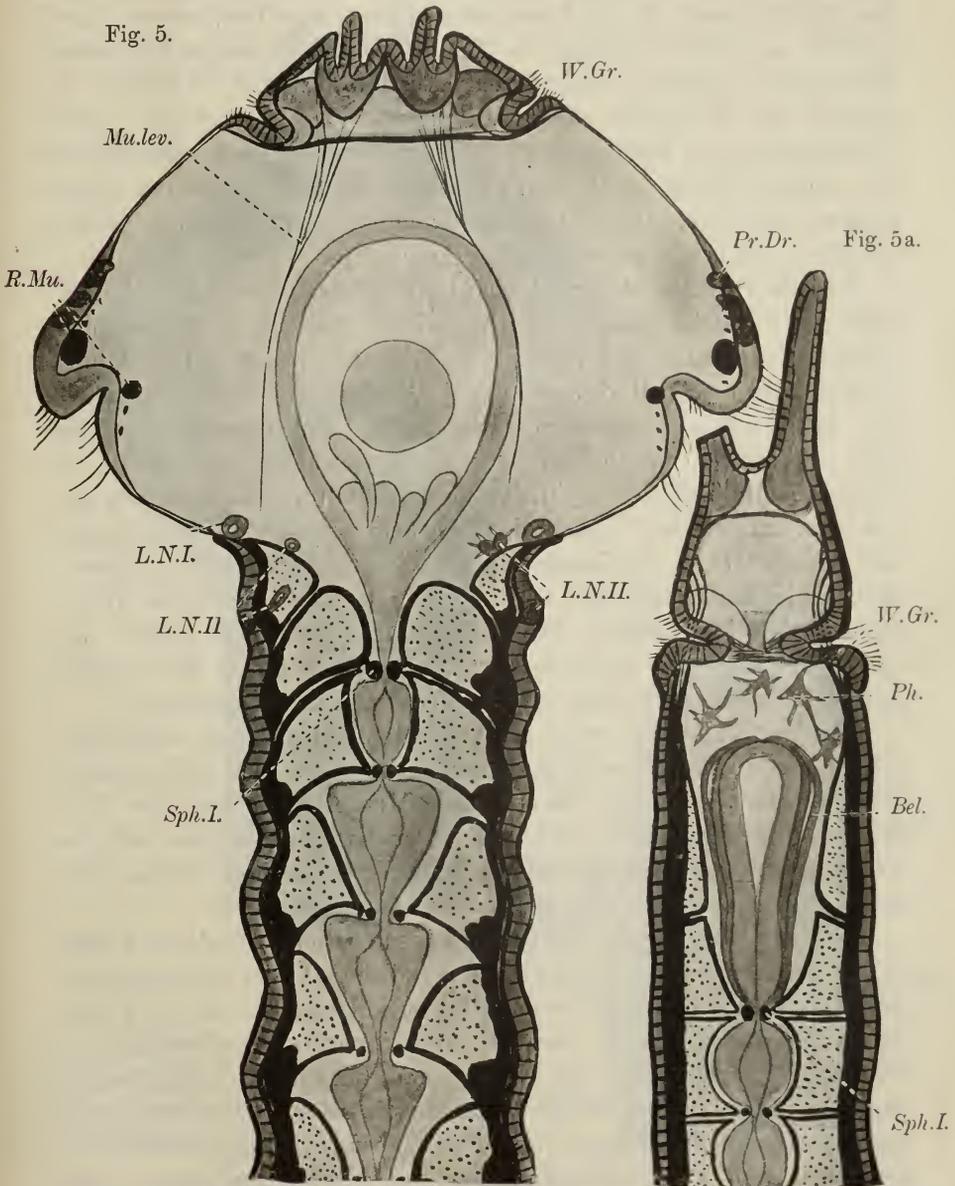


Fig. 5 u. 5a. Frontalschnitt durch ältere Exolarve und metamorphosierten Wurm.
R.Mu. Ringmuskeln der Troche. *Sph.I.* Erster Darmsphincter.

Die tatsächliche Eliminierung des gesamten spezifischen Larvenectoderms (dem also die Rumpfanlage wie die »Scheitelplatte« nicht zuzurechnen sind) erfolgt in zwei Akten.

1) Es handelt sich darum, Episphäre, Hyposphäre und die Region der Troche (Prototroch, Intertrochalregion und Metatroch) zu entfernen. Die Trochregion bleibt während des ersten Aktes intakt, ja der Gürtel nimmt, da die Larve währenddessen an Durchmesser stark einbüßt, an Breite erheblich zu (Fig. 6). Die Epithelzellen der beiden Hemisphären dagegen verschwinden allmählich, so daß schließlich die Ränder der Trochzone (oben Drüsengürtel des Prototroch, unten Wimperzellen des Metatroch) direkt an die deutlich markierten Ränder der »Scheitelplatte«, z. B. seitlich an das Flimmerepithel der Riechgruben anstoßen, und unten das Rumpfectoderm, dessen Grenze ebenfalls deutlich markiert ist, berühren.

Diesem Verschwinden geht eine Umwandlung der flachen Epithelzellen in kubische Elemente vorher, deren Plasma ein eigentümlich glasiges Aussehen gewinnt, während die schon vorher extrem dünnen Kernplättchen schnell degenerieren. Wieweit diese Zellen schließlich nach außen abgestoßen oder im Inneren resorbiert werden, läßt sich schwer entscheiden; auf der Hyposphäre scheint oft ein beträchtlicher Teil des Epithels durch Abfaltung nach außen abgeworfen zu werden, indem der Retractor zwischen Scheitelplatte und Rumpfanlage die letztere in die Larve hineinzieht, während gleichzeitig der Ringmuskel unter dem Metatroch (Fig. 5) die Hyposphäre stark kontrahiert. Dadurch entsteht eine nach außen vorspringende Ringfalte, deren Ränder verschmelzen und so das gefaltete Epithel ausschalten können (Fig. 6 links, punktiert angedeutet).

Bei den Endolarven wird das Gesamtepithel der Epi- und Hyposphäre abgeworfen, ohne daß vorher in der Form der Epithelzellen, Drüsen, Ganglienzellen, Nerven und Muskeln die geringste Veränderung wahrnehmbar würde. Bei der Exolarve werden mit der Veränderung der Epithelemente auch diese übrigen Bestandteile der Hemisphären allmählich zerstört.

2) Wenn Kopflappen und Rumpfanlage nur noch durch die Trochregion getrennt sind, setzt der letzte plötzliche Akt der Metamorphose ein. Durch eine Kontraktion der Ringmuskulatur, welche der Trochregion von innen anliegt, und gleichzeitige bruske Anspannung der fünf Längsmuskeln, die im Epithel und im Blastocöl Kopflappen und Rumpf verbinden, werden einerseits die Ränder der beiden Anlagen aneinander gezogen; andererseits aber wird der bewimperte Zellgürtel vom Prostomiumrand und von seiner Unterlage — eben jener Ringmuskulatur — losgerissen, so daß er nur noch am unteren

Rande festhaftet (Fig. 7) und nun wie ein Fallschirm den jungen Wurm umgibt, der, nach dem plötzlichen Aufhören der Wimperbewegung, nunmehr rasch zum Meeresboden herabsinkt. Soweit es im Bereich des Mundes liegt, wird das abgeworfene Gewebe sogleich verschluckt, der größte Teil aber geht, wenn er schließlich den letzten Zusammenhang mit dem Wurm verloren hat, ungenützt zugrunde.

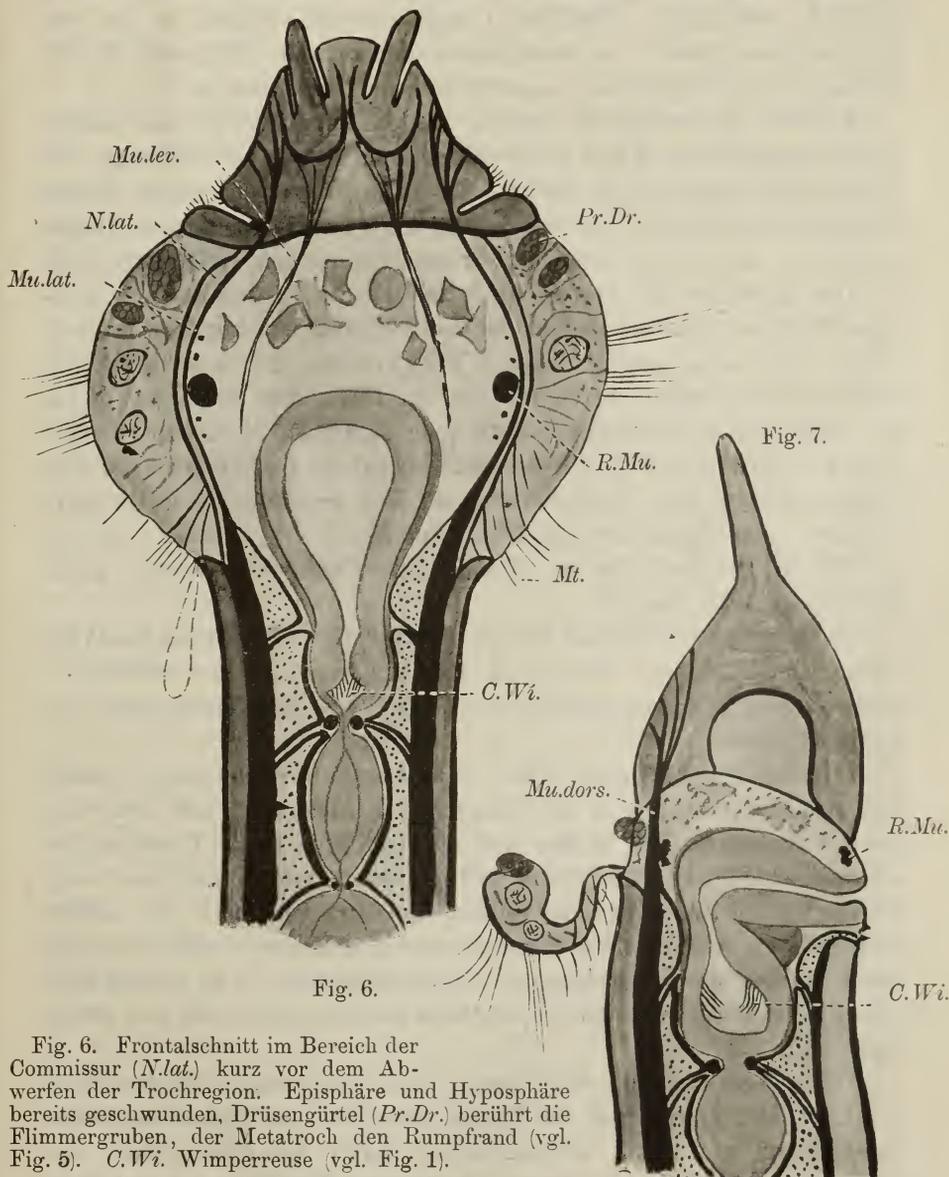


Fig. 6.

Fig. 6. Frontalschnitt im Bereich der Commissur (*N.lat.*) kurz vor dem Abwerfen der Trochregion. Episphäre und Hyposphäre bereits geschwunden, Drüsengürtel (*Pr.Dr.*) berührt die Flimmergruben, der Metatroch den Rumpfrand (vgl. Fig. 5). *C.Wi.* Wimperreue (vgl. Fig. 1).

Fig. 7. Sagittalschnitt, Schluß der Metamorphose. Der Trochring umgibt den Kopf als ein (nur am Munde unterbrochener) Kragen oder Fallschirm. Blastocöl von Detritus erfüllt. Trochringmusk. nach maximaler Kontraktion in Auflösung begriffen.

II. Entstehung des definitiven Schlundes, Schicksal des Larvenmagens.

Ich habe früher beschrieben, wie der larvale Mund und Schlund von *Polygordius lacteus* von zwei seitlichen Schlundtaschen her erneuert wird, deren frisches Zellmaterial das larval funktionierende Epithel verdrängt. Ähnliche Cenoplasie des Schlundes ist von KLEINENBERG, EISIG u. a. beschrieben worden und trifft auch für die Exolarve von *Polygordius neapolitanus* und *triestinus* zu.

Die zur Metamorphose bereite, »reife« Larve besitzt also bereits einen restaurierten Mund und Schlund, und dieser ist bestimmt, den definitiven Ösophagus zu bilden, der beim Wurm die ersten beiden Segmente durchzieht, um an dem ersten, besonders starken Darm-sphincter, zwischen zweitem und drittem Segment zu enden (Fig. 7, 2).

Das Ende des Schlundes wird bei der Larve durch einen kräftigen Wimperkranz bezeichnet, der den Eingang zum kugligen Larvenmagen reusenartig umgibt. Diesen Wimperkranz, der ganz unverkennbar von den übrigen zarten und kurzen Darmcilien absticht, finden wir nach der Metamorphose vor jenem starken Sphincter wieder; hier am Abschluß des Schlunddoppelsegments ist also das Schlundende mit dem Entoderm des gegliederten Rumpfdarmes verschmolzen (vgl. Fig. 1 mit 7).

Wo bleibt aber der zwischen beiden Punkten gelegene, große Kugelmagen der Larve?

Auch er wird, wie das larvale Epithel, in zwei Akten beseitigt, einem allmählichen — während die Hemisphären eliminiert werden —, und einem plötzlichen Schlußakt — kurz ehe die Trochregion abgeworfen wird.

1) Sobald der Rumpf seine volle Länge erreicht hat, werden Wandzellen in Menge in das Magenlumen abgegeben und zwar nur an der Stelle, wo der Magen sich trichterförmig in die Rumpfanlage hineinzieht (Fig. 5). Hier bildet sich ein kompakter Kranz birnförmig in das Lumen hineinragender Zellen, die dann eine nach der andern sich loslösen und zu einer centralen körnigen Masse — mit Kernen in allen Stadien der Verdauung — zusammenfließen. Von diesem körnigen Zelldetritus sind alsbald sämtliche Darmsegmente, bis zum After, ausgefüllt.

Diese Zellabstoßung wird durch einen sonderbaren Mechanismus erreicht: Der Darm liegt im Rumpf zwar von der Splanchnopleura umschlossen und wird intersegmental durch die Sphincteren eingeschürt, aber er ist nirgends mit seiner Umhüllung verwachsen und kann durch das wechselnde Spiel der intestinalen Ring- und

Längsmuskulatur — die letztere wurde erst von F. HEMPELMANN an reifen Exemplaren aufgefunden — hin- und hergeschoben werden.

Zur Zeit der Darmmetamorphose nun wird der Darm immer weiter in den Rumpf hineingeschluckt, wobei der caudale Magenabschnitt und die darauffolgenden Entodermzellen einer so starken Zerrung unterliegen, daß sie und — besonders auffällig — ihre Kerne zeitweise zu langen dünnen Fäden ausgezogen erscheinen. Gleichzeitig nehmen die folgenden Darmkammern an Volum stark zu, bis sie die Segmente, unter Verdrängung der Cölmhohlräume, prall ausfüllen. Der kuglige Magen leistet nun dem Einziehen Widerstand und an der Stelle, wo die kombinierte Zug- und Konstriktionswirkung am stärksten die Zellwände trifft, weichen daher viele Zellen nach innen aus und werden zuerst ins Darmlumen ausgekeilt und dann förmlich abgeklemmt.

Dadurch schrumpft der Magen mehr und mehr zusammen, so daß er schließlich in der bis auf die Trochregion reduzierten Larvenblase Platz hat.

2) Nun setzt, kurz ehe die Wimperzone abgeworfen wird, der zweite Akt ein. Die übrig gebliebene Magenkuppel wird zerstört, und die zerstreuten Magen­zellen werden von den jetzt zahlreichen Phago­cyten des Blastocöls aufgelöst, die wahrscheinlich auch für die vorher­gegangene Zertrümmerung der Magenwand verantwortlich zu machen sind. Während dieses Vorgangs ist der segmentierte Darm durch den ersten Sphincter abgeschlossen, und erst, nachdem das Schlundende mit dem Darmstumpf verwachsen ist, wird die Kommunikation wieder freigegeben.

Diese gewaltsame Ausschaltung des Magens der Exolarve steht in einem interessanten Gegensatz zu der Metamorphose von *Polygordius lacteus* und *appendiculatus* (Fig. 3). Während im ersteren Fall für den entstehenden Wurm zu viel Darm vorhanden ist, hat hier die Endolarve einen viel zu kurzen Darmkanal, wenn der in ihr aufgefaltete Wurm plötzlich zur etwa zehnfachen Länge des Larvenmagens sich streckt. Nur durch eine extreme Abflachung der vorher hoch zylindrischen Magen­zellen und rapide Aufteilung gewisser vielkerniger Elemente kann das Larvenentoderm dem gestellten Anspruch genügen, zumal der Enddarm, der innerhalb der Rumpffalten liegt (Fig. 3), an der Streckung nicht einmal teilnimmt. Er bekommt seine Lage in den letzten Rumpffsegmenten angewiesen, wohin er bei den Exolarven schon während der Ausbildung des Rumpfpfapfens gerät.

III. Entstehung der inneren Auskleidung und der Hohlräume der Kopfreion.

a) Prostomium.

Wir haben zunächst die Verwirrung zu beseitigen, die in der Frage der »Kopfhöhle« und des Kopfmesoderms entstanden ist durch die irrige Identifizierung:

Prostomium (Wurm-Kopflappen) = Scheitelplatte + Epispähre der Larve, also

hintere Prostomiumgrenze des Wurmes = Prototroch.

Danach müssen die Autoren einen cerebralen (Scheitelplatte) und einen postcerebralen Abschnitt des Wurm-Prostomiums und dementsprechend eine prä- und eine postcerebrale »Kopfhöhle« unterscheiden.

Am klarsten kommt das bei EISE³ zum Ausdruck, der aber ganz richtig erkannt hat, daß die präcerebrale Höhlung des Prostomiums kein Cölom und ihre Auskleidung lediglich mesenchymatisch ist. (Unrichtig ist es aber, diesen Hohlraum als »Blastocöl« zu bezeichnen; mit der Furchungshöhle kann der Raum, der vor der Gehirnanlage gelegen ist, nichts zu tun haben. Bei *Polygordius* ist leicht zu konstatieren, daß es sich um sekundäre Spalträume, Schizocöl handelt.)

E. MEYER⁴ hat auf die präcerebralen Hohlräume des Prostomiums bei *Polygordius* nicht geachtet oder keinen Wert darauf gelegt, sondern nur die vermeintliche postcerebrale Höhlung desselben (in Wirklichkeit das Peristomium) im Sinne gehabt, wenn er sagt, daß die primäre Kopfhöhle des Prostomiums »durch die Ausdehnung der Wandung des ersten Rumpfsomitpaares nach vorn . . . vollständig verdrängt« wird.

Bei *Polygordius* liegt nun in Wirklichkeit die Sachlage so, daß wir nur den aus der Scheitelplatte hervorgehenden Kopfzapfen als Prostomium ansprechen dürfen, mit den Grenzen: unten Mund, seitlich Wimpergruben, im Innern Gehirnbasis. Die so umgrenzte Fläche ist die Verlötungsebene bei der Metamorphose, alles, was mehr caudad liegt, entstammt dem Rumpfkeim und darf nicht mit zum Prostomium gerechnet werden. Daher gibt es denn auch nur einen Hohlraum im Prostomium, das präcerebrale Schizocöl mit seinen Mesenchymzellen.

(Später, beim heranwachsenden Wurm, entsteht ein Spaltraum zwischen Mund und Gehirn, verursacht durch die Streckung des Kopfzapfens und eine präoral einschneidende Epithelfalte: aber das ist eine durchaus sekundäre Bildung, die der Schlundregion des Rumpfes, zu der auch ihr Hohlraum gehört, zuzurechnen ist.)

³ Mitt. Neapel. XIII. Bd.

⁴ Mitt. Neapel. XIV. Bd.

b) Peristomium und Schlunddoppelsegment.

Als Schlunddoppelsegment bezeichne ich die beiden vordersten Segmente von *Polygordius*, deren Somiten bei der Larve vollständig, bei dem ausgebildeten Wurm aber, wie F. HEMPELMANN fand, nur in der neuralen Segmenthälfte deutlich gesondert sind. Von den übrigen Somiten unterscheiden sie sich außerdem dadurch, daß sie den Schlund um-

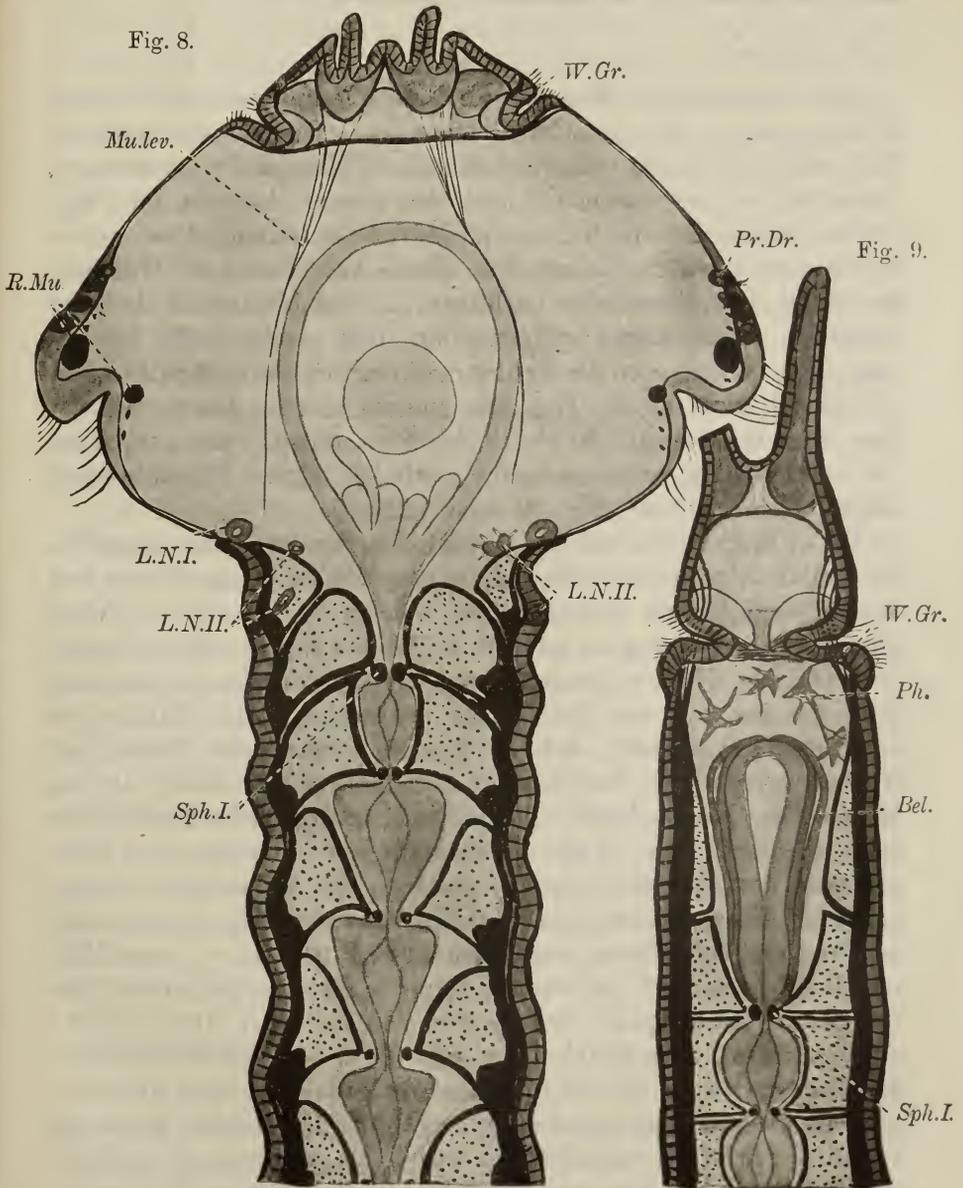


Fig. 8 u. 9. Verhalten des Cöloms (punktiert) und Blastocöls (grau) der Kopfregion vor und nach der Metamorphose. *Ph.* Mesenchymzellen im Blastocöl. *Bel.* Mesenchym., doppelwandiger Belag des Schlundes. *Sph.I.* Erster Darmsphincter.

geben, und zwar nicht direkt, wie jene den entodermalen Darm, sondern so, daß zwischen Splanchnopleura und Schlund ein (Blastocöl-) Raum frei bleibt, der trichterförmig von vorn nach hinten sich allmählich verengert, bis er an der Grenze zum dritten Segment durch den ersten Darmsphincter abgeschlossen wird. Zwischen den beiden ersten Segmenten fehlt demgemäß der sonst jedem Dissepiment zukommende Schließmuskel ganz (Fig. 8, 9).

1. Cöloin.

Am wichtigsten ist aber die vordere Abgrenzung des ersten Somitpaares, das also dem »Peristomium« der Autoren angehört. Wir sind damit mitten in das viel diskutierte Kapitel der sogenannten »Kopfhöhle« gekommen, die nach den meisten Autoren, für *Polygordius* insbesondere nach EDOUARD MEYER, vollständig dem ersten Somitpaar angehört. Er sagt, daß »durch Ausdehnung der Wandung des ersten Rumpfsomitpaars nach vorn . . . das Blastocöl vollständig verdrängt« werde, indem bei Larven mit stark geschrumpfter Larvenblase diese Wandungen die Prototrochregion überschreiten und sich endlich dicht an die Hirnbasis anlegen sollen. MEYER zeichnet dazu einen Querschnitt oberhalb des Prototrochs mit zwei ziemlich unregelmäßig, teils von Epithel, teils von dünnen Plasmabrücken umgrenzten »Somiten« (Fig. 29 seiner Arbeit).

Da es mechanisch, wie wir gleich sehen werden, ganz unmöglich ist, daß die Somiten je die Region der bestehenden Wimperkränze und ihrer Ringmuskulatur überschreiten, so kann es sich nur um Zellen der zertrümmerten Magenwand (vgl. S. 167 und Fig. 6) und um Phagozyten handeln, deren wechselnde Gruppierung in der Tat auf einzelnen Schnitten das Bild von Hohlräumen vortäuschen kann. Infolge des herrschenden Vorurteils, daß die Region oberhalb der Troche zur Kopfwandung werde, lag dann die Deutung dieser Bilder als ins Blastocöl des Larvenkopfes« kuppelförmig vordringender Somithöhlen außerordentlich nahe. Auch die ebenfalls von HATSCHKE u. a. übernommene und ebenfalls irriige Vorstellung, daß die vorderste Somithöhle mit einem vorgewölbten Epithel rostrad abschloß, das eine Aufquellung und Ausdehnung nach vorn zu gestatte, hat zu jenem Mißverständnis wesentlich beigetragen. In der Tat nämlich endet das vorderste Somitpaar der Larve rostrad mit drei scharf zugespitzten, dem Epithel anliegenden, soliden Fortsätzen, die ihrerseits in die beiden Lateralmuskeln und den unpaaren Dorsallängsmuskel übergehen. Die ersteren gehen als Fortsätze der beiden ventralen, der letztere als gemeinsamer Ausläufer der beiden dorsalen Längsmuskelbänder des Rumpfes zur Kopfanlage

hinauf, deren Epithel sie so mit den zugehörigen Rumpfteilen verknüpfen (vgl. Fig. 1, 6—9).

(Für die Endolarven habe ich diese Verhältnisse und ihre Bedeutung für die Metamorphose bereits früher ausführlich geschildert, bei den Exolarven liegen sie natürlich — bis auf Einzelheiten — ebenso. Trotzdem sind sie bei diesen auch noch in einer neuen Arbeit von JANOWSKY⁵, einem Schüler HATSCHEKs, völlig verkannt worden. JANOWSKY spricht noch, wie einst HATSCHEK, von einem »Vorwachsen der Längsmuskelbänder« in die Kopfblase und zeichnet auf seinem Übersichtsbilde, wie diese Felder, am Rumpfrand breit endend, drei sekundäre Fortsätze nach oben entsenden, ohne zu sehen, daß sie sich verjüngen und von vornherein gänzlich in jene drei Larvenmuskeln übergehen, wie ich es 1900⁶ beschrieben hatte.)

Bei der Metamorphose kontrahieren sich diese drei langen Muskeln allmählich so stark, daß sie die Längsmuskelbänder selbst und mit ihnen das Mesoderm des ersten Segments in direkte Berührung mit dem Kopfpapfen bringen — und dieses ist das wichtigste Agens der Metamorphose. Das erste Somitpaar wird also nicht durch Aufquellen und Vordringen, sondern durch Muskelzug, und nicht in breiter Fläche, sondern nur mit schmalen, randständigen Spitzen an das (wirkliche) Prostomium, den Scheitelplatte-Kopflappen, herangebracht.

Auf diese Weise wird allerdings auch die Prototrochregion überschritten, wenn man so will; aber das geschieht erst, wenn es keinen Prototroch mehr gibt, im Verlauf des Schlußakts der Metamorphose (S. 164). Vorher, solange der Prototroch mit den dicht darunterliegenden Ringmuskeln verbunden ist, ist es ganz unmöglich, denn jene Ringmuskeln liegen an der Innenseite der als Somitfortsätze gekennzeichneten drei Längsmuskeln und pressen diese, wie ein solider Ring, der in eine weiche Blase zur Spannung eingelegt ist, fest an das Epithel an (Fig. 6, 8). Ein Passieren dieser Muskelringe wird für das solide Mesoderm der Somitspitzen erst möglich, wenn die Muskulatur vom Epithel — oder besser das Epithel von den Muskeln — gelöst ist. Nun kann, außerhalb des dicken Muskelringes, der jetzt, der Phagocytose verfallen, frei im Blastocöl liegt, das Mesoderm — mit dem damit festverbundenen Ectoderm — völlig an das Prostomium herangezogen werden.

2. Blastocöl.

Das Mesoderm des ersten Somitpaares berührt immer nur den seitlichen und oberen Rand des Kopflappens, speziell der Gehirnbasis. Die

⁵ Arb. Zool. Inst. Wien. XV. Bd. 1904.

⁶ Und zwar bereits für beide Larventypen. Habilit.-Schr. Leipzig. S. 24—25.

eigentliche Fläche des Gehirns bleibt mesodermfrei und stellt die Basis eines trichterförmigen Raumes dar, der, den Schlund umgebend, von hier bis ans Ende des zweiten Segments zieht (Fig. 9). Dieser Raum, von der Splanchnopleura des Schlunddoppelsegments umgrenzt, ist Blastocöl und geht einerseits in den Darmblutsinus der Larven über, von dem ihn der erste Sphincter abschließen kann, andererseits aber, in der Medianlinie, in den dorsalen und ventralen Septenspalt, der die beiden Somitenkolonnen trennt (Fig. 9). Endlich setzt er sich natürlich in den — allerdings selten deutlichen — Spaltraum des unvollkommenen ersten Dissepiments fort. Während der Metamorphose ist das immer kleiner werdende Blastocöl von Phagocyten und zertrümmerten Darmzellen, Muskelzellen usw. in wachsendem Maße ausgefüllt.

3. Schizocöl.

Von geringerer prinzipieller Bedeutung ist eine weitere Komplikation im Bereich des Schlunddoppelsegments. Der in dem Blastocöltrichter des metamorphosierenden Wurmes liegende Schlund ist von einem seitlichen dichtzelligen Belag begleitet, der EDOUARD MEYER sehr wohl bekannt war und von ihm richtig als mesenchymatische Anlage der Schlundretractoren angesprochen wurde. In der Tat entsteht er schon bei der jungen Larve aus den primären Mesenchymzellen (Fig. 12, 14). Gegen Ende der Larvenperiode wird er zweischichtig und während der Metamorphose kann man jederseits vom Schlund ein deutliches halbmondförmiges Lumen auf den Schnitten bemerken. Dieser Hohlraum ist also, um die Komplikation der »Kopfhöhlen« voll zu machen, Schizocöl. Die äußere Schicht wird zu den Retractoren, die nach oben, unten und vor allem nach den Seiten hin ausstrahlen und besonders in der Seitenlinie des Wurmes, zwischen dem neuralen und hämalen Abschnitt der Somiten, bis zum Ectoderm, an dessen Cuticula sie inserieren, vordringen. Mit dem andern Ende ihrer Fasern dringen sie, das Schizocöl durchsetzend, tief zwischen die Schlundzellen ein. Dabei wird die äußere Belagschicht aufgefasert, und das Schizocöl verschmilzt mit dem Blastocöl.

Die innere Schicht des Belages wird — jedenfalls der Hauptsache nach, vielleicht bildet aber auch sie Muskelfasern — zu einem dichten System von feinen Längsfasern, das F. HEMPELMANN bei dem erwachsenen Wurm auffand. Er konstatierte, daß diese dem Schlund seitlich anliegenden Fasern in jeder Beziehung den Nervenfasern des Bauchmarks genau gleichen. Das ganze Bild entspricht vollständig dem von GOODRICH beschriebenen Schlundnervensystem von *Saccocirrus*.

Zum Schluß muß ich über das Schlunddoppelsegment noch bemerken, daß sein erster Abschnitt, das eigentliche Peristomium, bis-

her übersehen worden ist; EDOUARD MEYER scheint dieses faktisch erste Somitpaar zwar auf Frontalschnitten — die für diese Verhältnisse am günstigsten sind — vor sich gehabt zu haben (seine Fig. 27), in dem Sagittalschnitt aber, auf den er sich im Text bezieht (seine Fig. 28), ist als erstes das zweite Segment abgebildet. Das geht mit Sicherheit daraus hervor, daß er es von einem dicht anliegenden dunklen Ring, den er als Ringgefäß bezeichnet, der aber nichts anderes sein kann, als der erste Sphincter, abgeschlossen sein läßt — die Ringgefäße entstehen viel später und haben mit der Darmschnürung nichts zu tun. (Ohne Eisenhämateinfärbung — die es damals noch nicht gab! — ist das sichere Unterscheiden von Muskeln, Gefäßen usw. bei unserm Objekt allerdings fast unmöglich.)

IV. Entstehung der Nephridien der Kopfregion.

Diesem Mangel einer scharf differenzierenden Färbung und auch wohl dem Mangel an genügend Metamorphosestadien, — am meisten aber der Voreingenommenheit durch die herrschende Identifizierung von Larve und Kopf — ist auch die irrtümliche Beschreibung der Nephridien zuzuschreiben, die EDOUARD MEYER, von dessen ausgezeichnete Beobachtungsgabe z. B. die große *Lopadorhynchus*-Arbeit zeugt (die mit der — mehr beiläufigen — *Polygordius*-Mitteilung verbunden ist), für *Polygordius* gegeben hat.

MEYER schreibt nämlich seinem »ersten Somitpaar« (daß es faktisch das zweite darstellt, ist relativ nebensächlich) die zweiästige, sogenannte »Kopfniere« (HATSCHEK) zu, das bekannte, erste Protonephridienpaar der Trochophora (Fig. 10). Das war die Konsequenz des andern Irrtums, wonach das erste Somitpaar den Kopf ausfüllen sollte.

Das zweite Protonephridienpaar (Fig. 10) rechnet er dementsprechend zum zweiten (eigentlich dritten) Somitpaar.

a) Schicksal des ersten Protonephridienpaars.

In Wirklichkeit wird das zweiästige Nephridium (»1. Paar«), das sich von allen folgenden durch seine rein mesenchymatöse Natur (vgl. unten) und die ventral von Lateralmuskel und Commissurnerv gelegene Ausmündungsstelle unterscheidet, bei der Metamorphose aufgelöst, (wobei noch nicht sicher ist, ob seine Zellen zugrunde gehen — wie es den Anschein hat — oder ob sie noch als Phagocyten oder excretorische Mesenchymzellen Verwendung finden).

b) Zweiteiligkeit, Entwicklung und Schicksal des »zweiten Protonephridienpaars«.

Dieses besteht aus zwei genetisch und morphologisch ganz

verschiedenen Komponenten, nämlich aus dem im Blastocöl liegenden mesenchymatischen Teil und dem das erste Somitpaar und das zugehörige Rumpfepithel durchsetzenden segmentalen Teil.

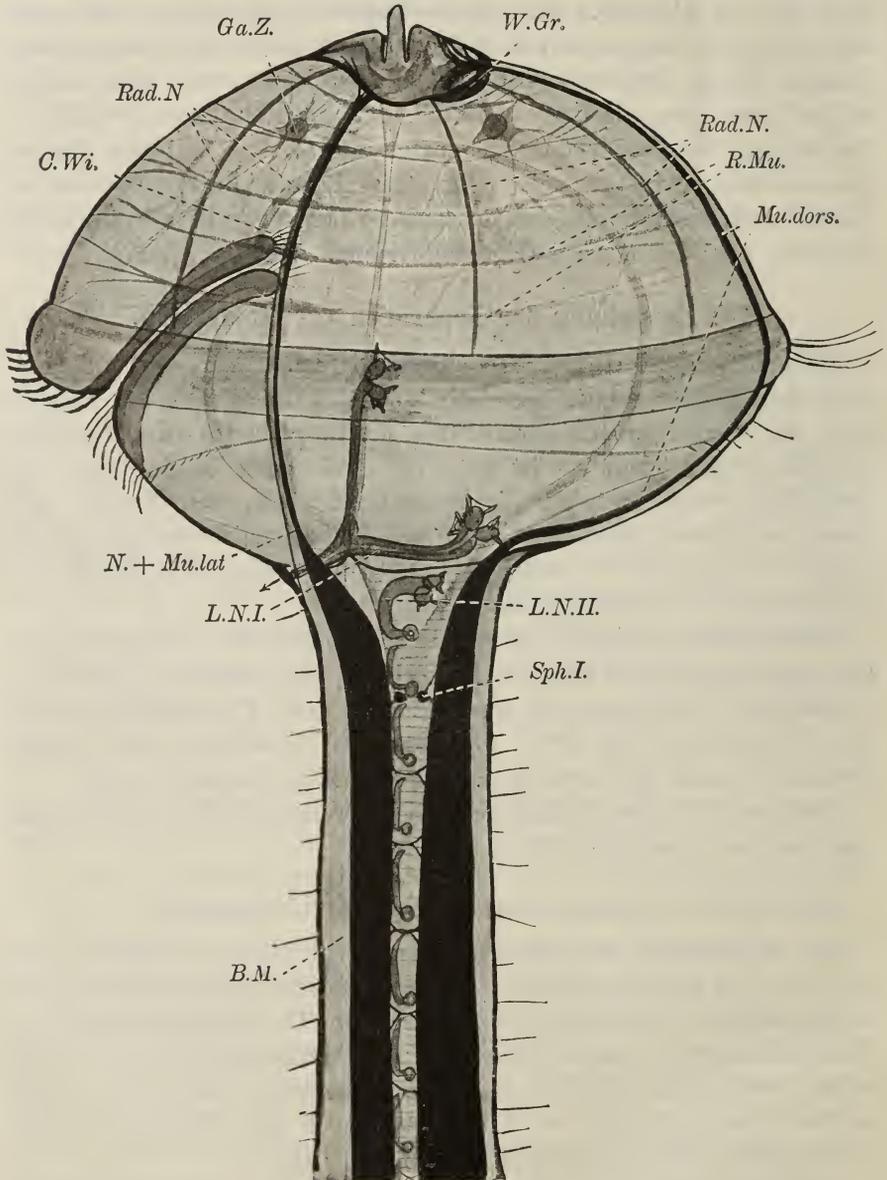


Fig. 10. Nephridien der Exolarve, von der Seite gesehen. Die Ausmündung des zweiästigen Nephridiums (*L.N.I.*) durch einen Pfeil bezeichnet. Das zweite N. besteht aus den Köpfchenzellen, dem Segmentkanal und der Endblase, die folgenden N. nur aus den beiden letzteren Teilen.

Der erstere Abschnitt wird von zwei Köpfchenzellen, die mit Flimmertuben besetzt sind, und einer Basalzelle gebildet. Diese Zellgruppe liegt dem Mesodermbelag des Rumpfanfangs von innen an (Fig. 11). Der segmentale Abschnitt besteht aus einer blasig erweiterten Ectodermzelle mit dem Excretionsporus, und aus einem kurzen Zellstrang, der das Mesoderm durchsetzt und mit jener

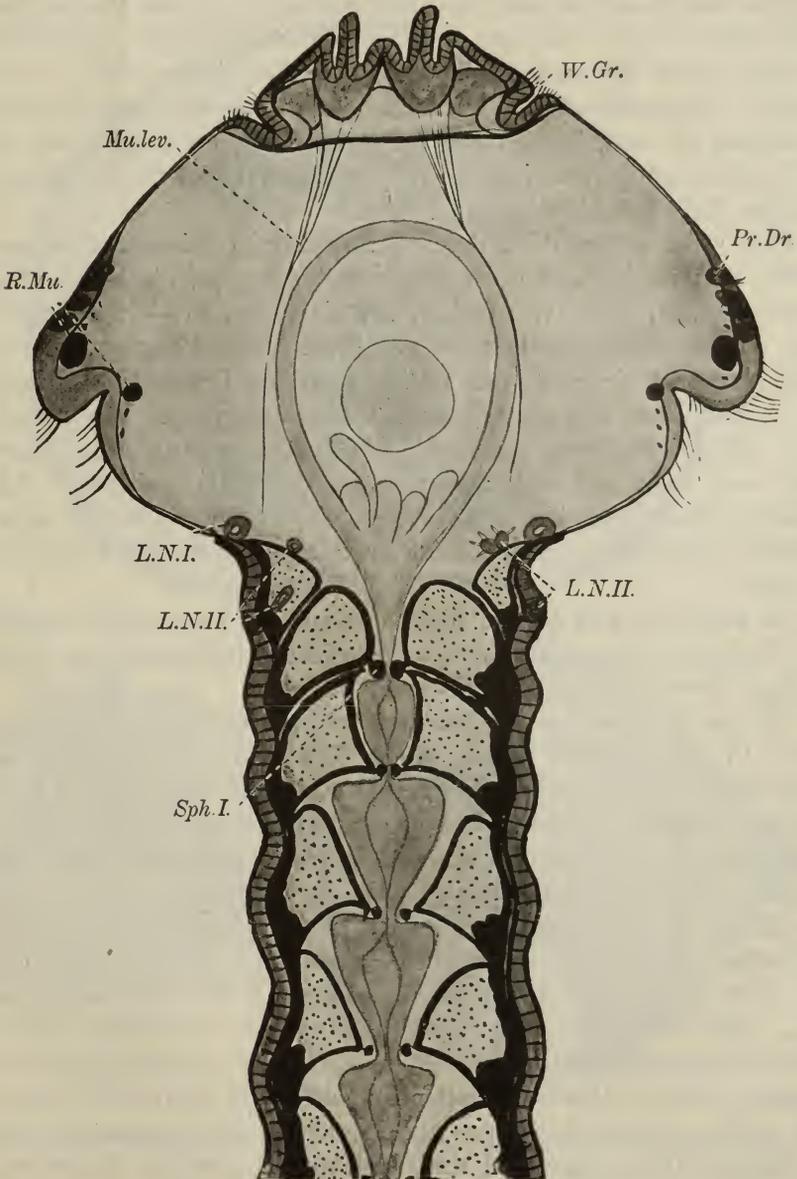


Fig. 11. Nephridien der Kopfregion, im Frontalschnitt. *L.N.I.* Seitenast des zweiästigen N., quer getroffen. *L.N.II.* rechts Köpfchenzellen im Blastocöl und Endblase im Ectoderm, links Segmentalgang im ersten Somiten.

Basalzelle sich verbindet. Dieser Kanal unterscheidet sich im übrigen in nichts von den Nephridialgängen und -Endblasen der übrigen Segmente, nur ist sein Durchmesser — oft ziemlich beträchtlich — größer.

Die Entwicklung dieses kombinierten Nephridiums zeigt folgendes: Zuerst treten, nahe dem Rande des noch ungegliederten Rumpfpfanzens, dem Mesodermbelag von innen angelagert, ein paar Mesenchymzellen auf, die sich einerseits zu Köpfchen und Basalzelle, anderseits zu einer freien Mesenchymzelle differenzieren, die — meist in der Einzahl — konstant mit den Köpfchen durch wechselnde Pseudopodien verbunden ist, und, ähnlich wie bei Rotatorien (und ebenso, wie ich es für die Endlarven-Nephridien beschrieben habe) für die Zufuhr körniger Excretstoffe zu sorgen haben.

Erst wenn schon die Köpfchen ihre kurzen Flimmertuben ausbilden, tritt im Ectoderm, ein Stück weiter caudal, die blasenartige Poruszelle auf, nicht viel früher, als die genau so — am Dorsalrand der Bauchlängsmuskeln — gelegenen übrigen Segmentalporen. (Wie diese, ist sie stets einer rötlich gefärbten Drüsenzelle benachbart.) Man kann nun am Lebenden beobachten, wie diese Terminalblase sich in einen Strang auszieht, der in dorsalwärts offenem Bogen nach vorn zieht und sich hier mit der Basalzelle verbindet. Auf Schnitten findet man ihn (nicht leicht!) in das Mesoderm des ersten Somiten eingelagert, doch scheint er rein ectodermalen Ursprungs zu sein.

Es würde zu weit führen, hier näher auf das komplizierte Kapitel der Nephridien einzugehen, eine ausführliche Schilderung ihrer Morphologie durch F. HEMPELMANN steht bevor.

Für uns ist hier nur der Nachweis wichtig, daß dieses sogenannte zweite Protonephridium nur zu einem Teil dem ersten Nephridium gleichwertig ist, in einem zweiten Teil aber, der mit dem andern sekundär sich verbindet, ein echtes Segmentalnephridium darstellt. Es ist also auch nicht im Sinne E. MEYERS, LANGS u. a. für die »Einheitstheorie« der Proto- und Metanephridien zu verwerten, wie das durch die Kette: Protonephridium I = II, Protonephridium II = Metanephridium, ergo Protonephridium I = Metanephridium — geschehen ist. Wir wissen zwar durch die Forschungen E. MEYERS, GOODRICHS u. a., daß das Offen- oder Geschlossensein der Nephridien allein keinen so prinzipiellen Unterschied involviert, aber zwischen Excretionsorganen, die, aus Mesenchymzellen aufgebaut, im Blastocöl liegen, und solchen, die aus Ectoderm- und Mesodermzellen zusammengesetzt in die Somiten eingelassen sind, bleibt m. E. ein sehr tiefgreifender Unterschied bestehen.

Das Schicksal der zweiten Nephridien entspricht ihrem Aufbau, der mesenchymatische Abschnitt teilt bei der Metamorphose das Geschick des zweiästigen Excretionsorgans (1. Paar), der segmentale Abschnitt wird zum ersten Nephridienpaar des Rumpfes, wobei es den Anschein hat, daß dieses eines Nephrostoms dauernd entbehrt.

Fig. 12.

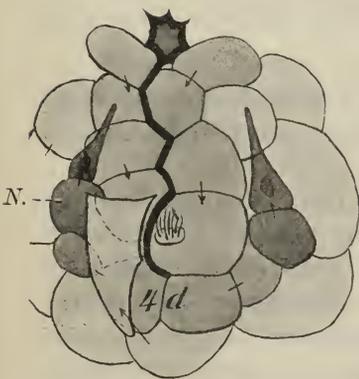
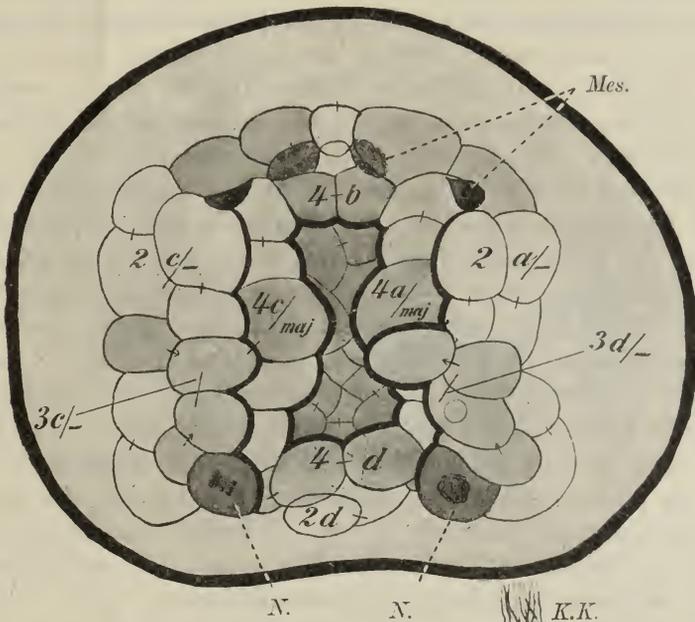


Fig. 13.

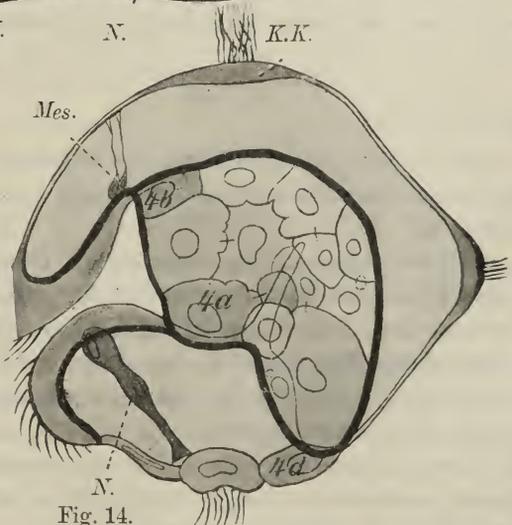


Fig. 14.

Fig. 12—14. Entstehung des Mesenchyms (*Mes.*) und der Archinephridien (*N.*) im 3. Quartett des A- und B-, bzw. C- und D-Quadranten. (Vgl. »Prakt. Analyse der P.-Entw.«, Arch. Entw.-Mech. Bd. 18.)

c) Erste Anlage der Larvennephridien (Archinephridien).

Noch ein Wort zur Begründung des Ausdrucks: mesenchymatische Nephridien.

Auch die erste Anlage dieser Organe, wie ich sie im Anschluß an die cell-lineage beschrieben habe, berechtigt zu dieser Bezeichnung.

Während im A- und B-Quadranten des gefurchten Eies bestimmte Zellen des dritten Quartetts als Urmesenchymzellen ins Blastocöl auswandern, um sich seitlich oberhalb der Schlundanlage festzusetzen, dringen entsprechende Zellen im dritten Quartett des C- und D-Quadranten in das Blastocöl vor, um sich seitlich unterhalb der Schlundanlage anzuheften. Es sind zwei Zellen jederseits (Fig. 12, 13), die vordere wird zur Terminalzelle, die hintere zum Ausführungsgang eines primitiven Nephridiums, das die erste Etappe in der wechselreichen Ontogenese der *Polygordius*-Nieren darstellt und das ich als »Archinephridium« bezeichnet habe. Diese »erste Generation« der Nephridien wird bei beiden Larventypen in ganz identischer Weise (aus den gleichen Furchungszellen usw.) gebildet, ihr Material liefert — nach einer Funktionsunterbrechung — einerseits die Zellen für die beiden vielzelligen Köpfchen der Endolarven-»Hauptnephridien« (Fig. 15), andererseits aber wirken sie bei den Exolarven am Aufbau der so gänzlich von jenen verschiedenen zweiästigen Organe mit. Es würde zu weit führen, darauf näher einzugehen. Jedenfalls scheint mir der »mesenchymatische« Charakter der Blastocölnephridien (I. und II. Paar) aus diesen Befunden unwiderleglich hervorzugehen.

d) Homologien der Larvennephridien bei der Exo- und Endolarve.

Es ist jetzt auch möglich, die seltsame Verschiedenheit der *Polygordius*-Nephridien zweiter Generation bei Exo- und Endolarven aufzuhellen.

Bei den letzteren (Fig. 15) fand ich 1) ein Paar »Hauptnephridien«, jedes bestehend aus einem vielzelligen Köpfchen an der ventralen Larvenwand, mit einem Flimmertubus auf jeder Zelle (Solenocyte). Diese Nephridien münden vermittels eines einzelligen, dem Epithel anliegenden Ausführungsganges an derselben Stelle aus, wo auch die zweiästigen Nephridien der Exolarve münden, nämlich ventral vom Austritt des Seitennerven (Commissur) und Seitenmuskels aus der Rumpfanlage. Sie entsprechen denn auch ontogenetisch allein jenem I. Paar Protonephridien der HATSCHESKESchen Larve.

2) Außerdem fand ich die — wie ich seitdem sah — sekundär auftretenden »Seitennephridien«, bestehend aus je einem vielzelligen,

mit Flimmertuben besetzten Strang, welcher der seitlichen Umschlagskante der Rumpf-Primärfalte, von außen also das Mesoderm berührend, aufliegt. (Wenn wir die Falten uns gestreckt denken, so würden die Seitennephridien dem Mesodermbelag des Rumpfschlauchs am Ende der Schlundregion anliegen.) Von diesem dorsoventralen Strang biegt am Ventralende ein kurzer Flimmergang ab, der am Rand des ventralen Außenblattes caudad verläuft und das Rumpfectoderm durchbrechend in den »Periproctraum«, der die Rumpffalten umgibt, ausmündet.

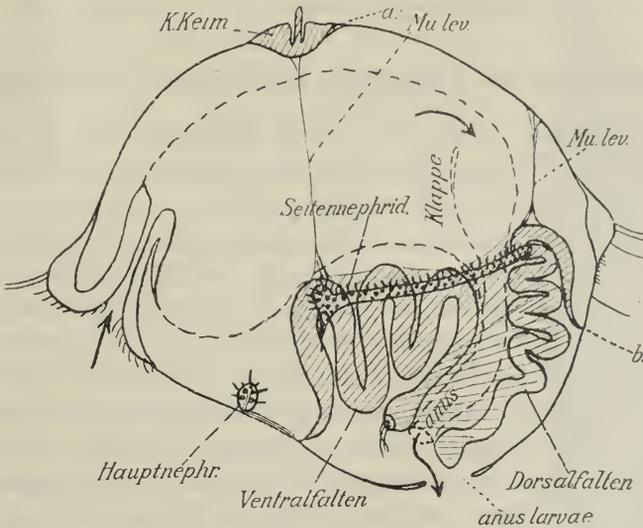


Fig. 15. Nephridien der Endolarve. Der Ausführungsgang der Hauptnephrid. geht nach rechts zum Ansatz der Ventralfalte, derjenige der Seitennephrid. biegt an deren linkem Ende rechtwinklig nach unten ab.

Während nun bei der Metamorphose die Hauptnephridien und die Dorsoventralstränge der Seitennephridien zertrümmert werden, scheint der Ausführungsgang, wie eine Durchsicht meiner Schnitte ergab, ganz oder zum Teil erhalten zu bleiben, indem er vom Mesoderm, dem er vorher nur anliegt, umschlossen und zum Peristom-Nephridium (das beim eben metamorphosierten Wurm unverkennbar an der entsprechenden Stelle liegt), umgebildet wird.

Nachprüfung der Einzelheiten an frischem Material wäre erwünscht. Es ist jedoch schon hinreichend deutlich, daß die »Seitennephridien« der Endolarven das zweite kombinierte Nephridienpaar der Exolarven vertreten, wobei nun aber auf seiten der ersteren der mesenchymatische Anteil ungemein verstärkt erscheint, während die definitive Ausbildung des segmentalen ausführenden Abschnittes bis zur Metamorphose verschoben wird. Das merkwürdigste an diesem Ausführungsgang ist der Umstand, daß er bei der Larve —

wenn wir die Faltung aufgehoben denken — kopfwärts, beim Wurm aber afterwärts flimmert.

[Sowohl das Überwiegen des larvalen Abschnittes (gegenüber der Exolarve) als auch die verspätete Fertigstellung des imaginalen Teils entsprechen durchaus dem Gesamtcharakter der Endolarve, wie er sich z. B. in der unvergleichlich reicheren Ausbildung des larvalen Nerven- und Muskelsystems einerseits, in der erst am Schluß der Metamorphose möglichen Fertigstellung der Somiten, Sphincteren usw. anderseits deutlich genug ausspricht.]

V. Entstehung der Blutgefäße, insbesondere der Kopfregion.

Die Blutgefäße lassen sich leider durchaus nicht in das klare und einheitliche Bild einfügen, das LANG neuerdings in seiner großen Arbeit⁷ über das Hämocöl entworfen hat.

a) Rumpfhauptregion. Hier passen sie, wie bereits bekannt war, ihrer Lage nach vollständig in die Hämocöltheorie, da die medianen Längsgefäße in den medianen Septenspalten liegen, während die Ringgefäße den Dissepimenten folgen. Aber die Angabe in FRAIPONT's großer *Polygordius*-Monographie, auf welche LANG sich beruft, und der sich auch E. MEYER anschließt, daß nämlich die Längsgefäße keine eigne Wandung hätten, ist unzutreffend. Auch die *Polygordius*-Längsgefäße haben deutliche eigne Wandungen, wie die morphologische Untersuchung F. HEMPELMANN'S in Übereinstimmung mit meinen ontogenetischen Befunden ergab. In dem drei- bzw. vierkantigen Blastocölraum, der dorsal und ventral vom Darm von Darmwand und Mesenterien-Cölthel gebildet wird (Fig. 2a), fand H. das runde Gefäß derart angeordnet, daß es nur an einigen Punkten jene Blastocölwandungen berührt. Es wird von dünnen Zellen mit spärlichen, aber deutlichen kleinen Kernen gebildet, ohne eine Spur epithelialer Regelmäßigkeit. Diese Zellen halte ich nun mit Bestimmtheit für Mesenchym; ihr Verband wird, wie H. weiter fand, in geschlechtsreifen Segmenten aufgelöst, so daß das Blut dann in einen geräumigen Darmblutsinus einströmen kann.

Ich selbst sah anderseits in den Mesenterialspalten metamorphosierender Würmer — vor Auftreten der Längsgefäße — typische Mesenchymzellen in unregelmäßiger Anordnung, während in den Dissepimenten nichts davon wahrgenommen werden konnte. Ich habe dasselbe Verhalten früher bei Endolarven beschrieben, bei denen es den Anschein hatte, als ob nicht nur die Längsgefäße, sondern auch

⁷ Jenaische Ztschr. 38. Bd.

die muskulösen Mesenterien unter Mitwirkung dieser Mesenchymzellen entstanden, so zwar, daß der ursprüngliche cöltheliale Bestandteil der Mesenterialblätter gegenüber deren mesenchymatischen Belag stark zurückträte, vielleicht schwände. Bei der Exolarve bekommt man ungleich einfachere und klarere Bilder, die deutlich zeigen, wie die Mesenterien zunächst in durchaus typischer Weise entstehen. Nur ist dann sehr schwer zu entscheiden, inwieweit der Muskelbelag dieser Epithelien von ihnen selbst produziert wird und inwieweit er mesenchymatischer Herkunft ist. Sicher aber bleibt das Cölthel der Mesenterien erhalten, und ich glaube jetzt, daß es auch bei der andern Entwicklungsform bestehen bleibt.

Noch sicherer aber ist, daß dieses Cölthel nicht die Wandung der Längsgefäße abgibt; auch von einer Abspaltung oder Auswanderung von Cölthel-Elementen in das Spalt-Blastocöl war niemals eine Spur zu bemerken, so daß in der Tat nur die Entstehung der Längsgefäße aus den von vornherein im Blastocöl vorhandenen Mesenchymelementen übrig bleibt. Über die intersegmentalen Ringgefäße läßt sich noch nichts so bestimmt aussagen, doch ist ihre Wand ebenso gebaut und mit (nach HEIDENHAIN-Behandlung geschwärzten) verzweigten Ringfasern oder Leisten versehen wie die der Längsgefäße. Ich halte es für wahrscheinlich, daß sie von Mesenchymzellen gebildet werden, die vom Mesenterial-Blastocöl her einwandern. Um ein halbseitiges Ringgefäß zu bilden, genügen sehr wenige solcher Zellen.

b) Schlundregion. Ich habe vorhin beschrieben, wie die medianen Blastocölrinnen der Mesenterien im Bereich des Schlunddoppelsegments in einen trichterförmigen Raum einmünden, der an der Gehirnbasis breit endigt (Fig. 16). Es hat sich vielleicht schon manchem die Frage aufgedrängt: Wo bleiben da, bei dem Auseinanderweichen der beiden Mesenterialblätter und ihrer Loslösung vom Darmkanal, die Blutgefäße und die Hämocöltheorie? In der Tat ist es unmöglich, die hier vorliegenden Verhältnisse auf irgend eine Weise mit der Auffassung LANGS zu vereinigen.

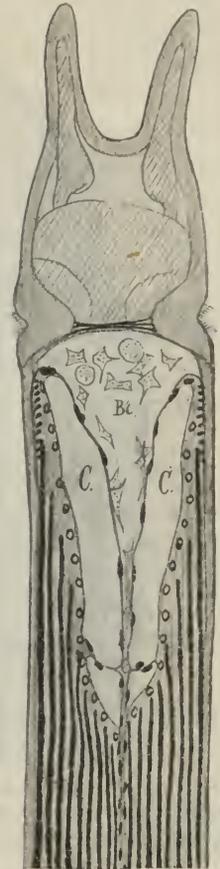


Fig. 16. Eben metamorphosierter *P.* Dorsal vom Darmkanal geführter Frontalschnitt. *C.* Cölom des ersten Segments. *Bl.* Blastocöl mit Mesenchymzellen.

Das ventrale Längsgefäß gabelt sich beim Eintritt in das Schlunddoppelsegment in zwei schräg nach oben steigende Seitenäste, die in eine entsprechende, aber mehr rostrad gelegene Gabelung des Dorsalgefäßes übergehen (Fig. 17). Die Seitenäste verlaufen — ich beziehe mich wieder auf die Detail-Untersuchung von F. HEMPELMANN —

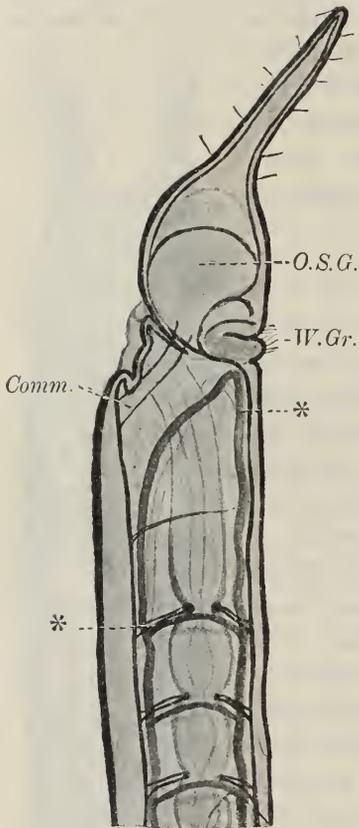


Fig. 17. *P.* mit fertigen Blutgefäßen, bei * Gabelung des medianen Dorsal- bzw. Ventralgefäßes.

im Blastocöl, an der Innenfläche der glattgespannten Splanchnopleura, die durch meine ontogenetischen Befunde als solche sichergestellt wurde.

Ich konstatierte bei metamorphosierenden Würmern, daß auch an diesen Cölothelflächen sich Mesenchymzellen ansammeln (vgl. das demonstr. Präparat Fig. 16), und sah einmal einen solchen Komplex an der Stelle der späteren Dorsalgabelung, der eine quergelagerte Lakune umschloß. In dieser Lakune befand sich eine geronnene Flüssigkeit von der charakteristischen Färbbarkeit des Blutes. Es ist also in hohem Grade wahrscheinlich — wenn auch nicht sicher —, daß ich es mit einem Stadium der Blutgefäßbildung zu tun hatte. Wie sollten auch hier auf andre Weise Blutbahnen gebildet werden, wo von einem Aneinanderlegen von Cölothelblättern keine Rede sein kann?

c) Prostomium. Endlich füge ich noch einen morphologischen Befund hier an, den wiederum F. HEMPELMANN — an der neuen Triestiner *Polygordius*-Species — machte. Diese Art, die sich zwar in ihrer Larve und Entwicklungsform gar nicht von *P. neapolitanus* unterscheidet, zeigt als ausgebildete Form sehr ausgeprägte Sondercharaktere. (Vgl. das genau umgekehrte Verhältnis zwischen *P. neapolitanus* und *P. lacteus*!) Am abweichendsten ist ihr Blutgefäßsystem gestaltet, und von ihm wiederum muß uns hier am meisten interessieren, daß (bei dieser Art allein) rechts und links eine Blutgefäßschlinge in den Kopfzapfen und speciell in das Schizocöl vor dem Gehirn eindringt. Diese Gefäße, die sich in nichts von den übrigen unterscheiden, können nur von eindringendem Blastocöl-Mesenchym oder von Schizocöl-Mesenchym — das erstere glaube ich

eher — ihre Wandung erhalten, denn mit dem Cölothel kommen sie überhaupt nicht in Berührung.

* * *

Für *Polygordius* trifft also — das wird auch LANG gegenüber der Summe von ontogenetischen und morphologischen Befunden zugeben — die Hämocöltheorie nicht zu. Das Cölothel bezeichnet zwar durch die Spalträume, die es für das Blastocöl übrig läßt, die Bahnen für die meisten Blutgefäße, deren Wandungen aber liefern Mesenchymzellen, die sich zu dünnwandigen Röhren zusammenschließen.

Damit ist die Hämocöltheorie noch nicht »widerlegt«. Wir sehen hier, daß die, Blastocöl umschließenden, Cölothel-Spalt-rinnen das primäre Hohlraumsystem bilden. Um darin aber das »Blut« (zunächst = Blastocölflüssigkeit) in Bewegung zu bringen, könnten die kontraktilen Elemente dem Cölothel so gut entnommen werden, wie hier den amöboiden Blastocölzellen. Ist es denn überhaupt nötig, daß alle Anneliden, Mollusken e tutti quanti dieselben kontraktilen Elemente benutzen? Woher wissen wir, daß nicht nur die Blutgefäßbahnen, sondern sogar die kontraktilen und sonstigen Wandungen derselben einheitlich entstanden sind?

LANG's Thesen haben den eminenten Wert, in einem gänzlich zersplitterten Forschungsgebiet Übersichtlichkeit geschaffen zu haben und sind schon deshalb als ein tüchtiger Schritt vorwärts zu begrüßen. Einerseits ermöglichen sie einen Überblick über die ganze riesige Literatur, anderseits geben sie zahlreiche Anregungen zu fördernder Fragestellung nach allen Seiten. Aber sie sind einseitig und dogmatisch und wollen schon zu viel wissen.

Und wir wissen auf diesem Gebiet viel zu wenig, physiologisch wie morphologisch, um in absehbarer Zeit allgemeingültige Antworten erwarten zu dürfen.

Physiologisch: (z. B.) wie verhält sich das »Blut« von *Polygordius*, das keine Spur von Zellen oder geformten Teilen enthält, zu dem »Blut« mit solchen? Gibt es vielleicht zwei von Grund aus verschiedene Arten von Blut? Eines, das von Mesenchymzellen umschlossen wird, die es (von allen geformten Teilen gereinigt) aus dem Blastocöl in ihr Lumen hinein diffundieren lassen. Und eines, das vom Cölothel umschlossen wird und eigentlich nichts ist als Blastocölflüssigkeit, die denn auch genug freie Zellen enthalten kann. Und sind nicht diese Blutzellen jenen Wandzellen vergleichbar? Wie verhält sich die chemische Rolle der mesenchymatischen(?) Blutzellen im einen Falle, der mesenchymatischen Wandzellen im andern Falle, zu derjenigen der mesenchymatischen Wanderzellen im Blastocöl einer

Trochophora? Über alles das — als ein Beispiel genommen — wissen wir gar nichts Bestimmtes. Vielleicht würden Formen wie *Polygordius*, bei denen sozusagen ein Gefäßsystem (das mesenchymatische) im andern (dem cölothelialen) liegt und auch das dritte Hohlraumssystem, das Cölom, ansehnlich entwickelt und durch die Septenschlitze zu einer Einheit verbunden ist, für physiologische Untersuchung besonders wichtig sein.

Auch morphologisch wissen wir in Wirklichkeit weniger, als wir zu wissen glauben. LANG berichtet über eine Unsumme von (in der Mehrzahl ältern) Beobachtungen und Behauptungen. Aber wie viele Angaben (vor allem, daß etwas nicht vorhanden sei) würden der Prüfung mit modernen optischen und chemischen Differenzierungsmitteln Stich halten? Wenn man sich wiederholt überzeugt, wie die besten Beobachter durch mangelnde Differenzierungsmöglichkeit in feinem und gröbern Dingen irreführt worden sind, wird man skeptisch gegen die alten Karminfärbungen usw. und gar gegen die Beobachtung am Lebenden mit älteren Mikroskopen und ohne Nachprüfung auf Schnitten.

Man kann ruhig sagen, daß, nachdem LANG die Wildnis gelichtet hat, für das Gebäude einer Theorie der Blutbahnen noch fast alles, embryologisch ganz gewiß, zu tun übrig bleibt — an Untersuchungen und Nachuntersuchungen.

* * *

Unsre Aufgabe war, das Verhältnis der Annelidorgane, zumal der Kopfregion, zu den Larvenorganen zu prüfen.

Dieses Verhältnis ist bei *Polygordius* gewissermaßen umgekehrt, als man es sich bisher vorstellte. Das Larvenepithel, das bestehen bleiben und die Kopfwand bilden sollte, wird wie bei Nemeriten- und Echinodermlarven entfernt, das larvale Blastocöl, das vom Cölom verdrängt werden sollte, bleibt bestehen und erfüllt umfangreiche Hohlräume des ausgebildeten Tieres. Die Excretionsorgane der Larve sollten den ersten Rumpfsomiten zuzurechnen sein, sie gehen aber zugrunde; die Blastocöl-Mesenchymzellen sollten zum Aufbau des Wurmes nichts beitragen, sie bilden die Wandungen seiner Blutgefäße aus. Was ist nun zu tun?

Der Versuch, die Archanneliden und ihre Entwicklung in die Kuriositäten- und Abnormitätenkammer zu verweisen, muß aussichtslos erscheinen. Mögen sie nun »Vorfahren« der Chätopoden sein oder nicht, jedenfalls bleibt ihr Organismus Prototyp des Annelidenbauplans, ihre Larve Prototyp der (achtstrahlig-bilateralen) Trochophora.

Es ergeben sich also folgende Aufgaben (oder Wünsche). Die Entwicklung dieser Geschöpfe, die so viel Aufschlüsse versprechen, möge von vielen Seiten und immer eindringender untersucht werden. Insbesondere muß die zellgenealogische Analyse, die bis in die funktionierenden Organe des jüngsten Trochophorastadiums bereits gelang, immer weiter getrieben werden, als exakteste Grundlage jeder Organbeurteilung.

Dann werden sich unter den zahllosen Chätopoden sicherlich Vergleichsobjekte finden lassen, welche ein ebenso tiefes Eindringen in die Organogenese gestatten (weiter als die bisherigen cell-lineages, die bei der Gastrulation enden).

Vor allem aber ist es wichtig, dem Schlußakt der Annelid-Metamorphose, der Bildung des Epithels und der Organe der Kopfregion eingehende Studien zu widmen. Sobald erst das bisherige Vorurteil, der Wurm Kopf müsse durch Umbildung der Larve entstehen, gefallen sein wird, wird sich auf diesem Gebiet sicherlich viel Neues ergeben. Wenn bei *Polygordius*, einem relativ so günstigen Objekt, noch ein Forscher wie EDOUARD MEYER, unter dem Einfluß jenes Vorurteils den wahren Sachverhalt so sehr verkannte, ist es in hohem Grade wahrscheinlich, daß bei den kompakten kleinzelligen Larven anderer Anneliden solche Verkennungen in noch weiterem Umfang aufzuklären sind. Auf dieses Untersuchungsgebiet hinzuweisen und zum Anstellen oder Veranlassen derartiger Arbeiten anzuregen, war der Hauptzweck meines Vortrags. Die unmodern gewordene Embryologie bedarf besonderer Anregungen.

Nachtrag.

In der S. 171 zitierten *Polygordius*-Arbeit von JANOWSKI finde ich einige Irrtümer, die ich nicht unwidersprochen lassen möchte.

Daß er das Verhältnis der larvalen und der Rumpflängsmuskeln nicht erkannt hat, wurde schon gestreift; die ersteren hat er nicht in ihrer Kontinuität von der Scheitelplatte zum Rumpf wahrgenommen (vgl. J.s Fig. 10 und meine Fig. 1).

Die von mir als »Halbringmuskeln« bezeichneten Bildungen der Episphäre, die HATSCHKE für Nerven hielt, erklärt J. »eher für Stützsubstanzen als für Muskelzellen«, obwohl man sich sowohl bei Reizung der Larven als auch während der Metamorphose über ihre Kontraktilität Gewißheit verschaffen kann.

Während ich auf meinen Befund Wert lege, daß die *P.*-Larven 8 Radiärnerven besitzen, einschl. der Commissur, die (wie bei *Lopadorhynchus* nach MEYER) vom 2. Paar gebildet wird, findet J. 2 Radiärnerven dazu, welche noch vor meinem ersten (vordersten)

Paar verlaufen sollen. Sorgfältige Nachprüfung hat mich überzeugt, daß diese beiden Fasern, welche mir und, soviel ich mich entsinne, bereits HATSCHKE bekannt waren, epitheliale Längsmuskeln sind. Sie färben sich ganz wie die übrigen Epithelmuskeln und hängen noch dazu an ihrem Ursprung unzweifelhaft mit jenen Muskelfasern zusammen, die im Blastocöl von der Scheitelplatte zum Schlund hinabziehen. Die dem Furchungsbilde entsprechende Achtzahl der Radiärnerven ist demnach aufrecht zu erhalten und die Kommissur bleibt das zweite Paar derselben.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung: »Kopfrage« der Anneliden. Larve und Wurm. Verhältnisse bei <i>Polygordius</i> . — Abgrenzung der Regionen	154
I. Entstehung des Ectodermepithels der Kopfreion bei der Exolarve. 1. Akt; 2. Akt	163
II. Entstehung des definitiven Schlundes; Schicksal des Larvenmagens. 1. Akt; 2. Akt.	166
III. Entstehung der inneren Auskleidung und der Hohlräume der Kopfreion	168
a. Prostomium	168
b. Schlunddoppelsegment	169
1. Cölom	170
2. Blastocöl	171
3. Schizocöl	172
IV. Entstehung der Nephridien der Kopfreion.	173
a. Schicksal des ersten Protonephridienpaars	173
b. Zweiteiligkeit, Entwicklung und Schicksal des »zweiten Protonephridienpaars«	173
c. Erste Anlage der Archinephridien	178
d. Homologien der Larvennephridien bei Exo- und Endolarve	178
V. Entstehung der Blutgefäße.	180
a. Rumpfhauptregion.	180
b. Schlundregion	181
c. Prostomium	182
Nachtrag	185

Vortrag des Herrn Prof. RICHARD HERTWIG (München):

Über das Problem der sexuellen Differenzierung.

Die experimentellen Untersuchungen über die Ursachen der sexuellen Differenzierung, über welche ich hier vortragen möchte, wurden durch allgemeine Erwägungen veranlaßt, zu denen mich meine Protozoenarbeiten geführt hatten. Ich habe dieselben in zwei vor 2 Jahren erschienenen Aufsätzen zusammengefaßt, welche unter dem Titel: 1) Über die Correlation von Zell- und Kerngröße; 2) Über

das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma, im biologischen Centralblatt und in den Sitzungsberichten der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München erschienen sind. Ich rekapituliere die wichtigsten Punkte aus diesen Aufsätzen, um die Fragestellung verständlich zu machen, von der ich bei meinen Experimenten ausgegangen bin.

I. Einleitung.

Nachdem ich durch meine Züchtungsversuche an Protozoen zu dem Resultat gekommen war, daß für die Zelle ein Normalmaß des Kerns gegeben sei, daß übermäßiges Ansteigen der Kernmasse Funktionsunfähigkeit der Zelle verursache und daher bei Protozoen Reorganisationen der Zelle nötig mache, unter denen die wichtigste in der Befruchtung gegeben sei, ermöglichten mir die ausgedehnten Untersuchungen von GERASIMOFF an Spirogyren und die gelegentlich anderweitiger Untersuchungen mitgeteilten Befunde¹ BOVERIS an Seeigeleiern meinen Gedanken eine präzisere Fassung zu geben. Ich führte den Begriff der »Kernplasmarelation« ein. Derselbe sollte besagen, daß für jede Zelle ein bestimmtes Größenverhältnis von Kernmasse zu Zellmasse gegeben sei, welches man durch den Quotienten $\frac{k}{p}$ (d. h. Kernmasse durch Protoplasmanasse dividiert) ausdrücken könne. Ich nahm an, daß dieser Quotient auf korrespondierenden Phasen des Zellenlebens die gleiche Größe besitze, daß er aber entsprechend den wechselnden Funktionszuständen der Zelle in gesetzmäßiger Weise Veränderungen erfahre. Veränderungen der Kernplasmarelation hängen vor allem mit der assimilatorischen Tätigkeit der Zelle und mit der Zellteilung zusammen. Ich unterschied ein funktionelles, d. h. durch den Stoffwechsel der Zelle bedingtes Wachstum und ein Teilungswachstum des Kerns.

Alle Zellfunktionen wurzeln in letzter Instanz in der assimilatorischen Tätigkeit der Zelle, welche eine Zunahme der funktionierenden Teile der Zelle, des Protoplasma und seiner Anhänge und Bildungsprodukte verursacht. Da nach meinen Erfahrungen die Kerne stark funktionierender Zellen an Größe zunehmen, so kann die Funktion der Zelle nicht dadurch bedingt sein, daß Teile vom Kern an das Protoplasma abgegeben werden, sondern es müssen umgekehrt Teile vom Protoplasma in den Kern übertreten. Diese Vergrößerung des Kerns nenne ich sein funktionelles Wachstum; dasselbe bleibt, so lange als die assimilatorische Tätigkeit der Zelle zur Vergrößerung der Zelle, d. h. bei Proto-

¹ Dieselben sind inzwischen von BOVERI in ausführlicher Weise mitgeteilt und in ihrer Bedeutung für das Zellproblem erörtert worden.

zoen zur Vermehrung des die Lebensprozesse leistenden Protoplasma verwandt wird, hinter der Größenzunahme der Zelle zurück. So entsteht ein Mißverhältnis zwischen Kerngröße und Zellgröße, welche ich Kernplasmaspannung genannt habe. In ihr erblicke ich die Ursache zur Zellteilung. Ist ein bestimmter Grad von Kernplasmaspannung erreicht, so gewinnt der Kern die Fähigkeit auf Kosten des Protoplasma zu wachsen. Die dadurch ausgelösten Bewegungen sind es, welche zur Teilung der Zelle führen.

Vom Standpunkt der hier gewonnenen Auffassung lassen sich eine Anzahl auffälliger Erscheinungen von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus erklären. 1) Wird auf dem kritischen Stadium durch schädigende Einflüsse die Teilung der Zelle unterdrückt, d. h. die Kernplasmaspannung ausgeglichen, ohne daß es zur Teilung kommt, dann muß durch erneutes Wachstum der Zelle — entsprechend der doppelten Größe des Kerns auf das Doppelte der gewöhnlichen Teilungsgröße der Zelle — der zur Teilung der Zelle nötige Grad der Kernplasmaspannung neu erzielt werden. 2) Dient die assimilatorische Tätigkeit der Zelle nur teilweise oder überhaupt nicht zum Wachstum der Zelle, sondern vorwiegend oder ausschließlich zur Vergrößerung oder Regeneration von Plasmaprodukten (Knorpel- oder Knochengrundsubstanz, Muskel- und Nervenfibrillen usw.), so kommt es sehr langsam oder gar nicht zur Zellteilung. Daher die Erscheinung, daß mit zunehmender histologischer Differenzierung das Körperwachstum seinem Ende entgegengeführt wird. 3) Wird durch den Teilungsakt die Kernplasmaspannung nicht vollkommen ausgeglichen, so erfolgt sofort eine zweite Teilung, auf diese eventuell eine dritte, vierte usw., bis die normale Kernplasmarelation erreicht ist. So erklären sich die Erscheinungen des Furchungsprozesses. Zu Beginn desselben ist eine hochgradige Kernplasmaspannung, ein enormes Mißverhältnis von Kern- und Protoplasmanasse vorhanden. Wenn nun auch mit jeder Teilung das Kernmaterial ungefähr auf das Doppelte seiner am Beginn der Teilung vorhandenen Masse heranwächst, so bedarf es doch zahlreicher aufeinander folgender Teilungen, ehe das Mißverhältnis von Kern und Plasma ausgeglichen und damit das Ende des Furchungsprozesses erreicht wird. Soll die Zelle sich dann noch weiter teilen, so bedarf sie des Wachstums durch Ernährung. Übrigens hatte schon vor mir MORGAN — was zur Zeit als ich meine Vorstellungen ausbildete mir unbekannt war — eine ähnliche Auffassung entwickelt, daß das Ende des Furchungsprozesses erreicht sei, wenn durch successive Teilungen das Mißverhältnis zwischen Größe des Furchungskerns und Eiggröße ausgeglichen und das normale Verhältnis von Kerngröße und Protoplasmanasse wieder erreicht sei. Vorübergehend war er an diesem

durchaus richtigen Gedanken irre geworden, er ist aber in seinen späteren Publikationen wieder zu ihm zurückgekehrt. Auch DRIESCH ist der Auffassung MORGANS beigetreten.

Überblicken wir die bisherigen Erörterungen, so kann die Lehre von der Kernplasmarelation, daß für eine bestimmte Zellform ein konstantes Größenverhältnis von Kern- und Protoplasmamasse gegeben ist, und daß somit die Zellgröße durch die Kerngröße bestimmt wird, als gesichert angesehen werden. Dagegen bedarf die Art, in welcher ich die Kernplasmarelation aus dem Ineinandergreifen von zwei Prozessen, dem funktionellen Wachstum und dem Teilungswachstum des Kerns, ursächlich zu erklären versucht habe, des Beweises. Ich habe schon in einer früheren Publikation hierauf hingewiesen und zugleich die Möglichkeit ins Auge gefaßt, daß dieser Beweis durch genaue Ermittlung der Veränderungen, welche die Kernplasmarelation bei Infusorien von einer Teilung zur nächsten Teilung erfährt, bis zu einem hohen Grad der Wahrscheinlichkeit erbracht werden könne. Ich hatte schon damals einen meiner Schüler, Herrn v. WIERZBIZKI mit der Aufgabe betraut, für ein zu Messungen sehr geeignetes Objekt, die *Frondonia leucas*, die Wachstumskurven von Kern und Protoplasma für die Zeit von einer Teilung zur nächsten zu konstruieren. Da sichere Maßangaben nur an abgetötetem Material zu gewinnen sind, läßt sich eine Wachstumskurve besonders für den Kern nicht mit Hilfe eines einzigen Individuums konstruieren. Ebensowenig ist es möglich die für eine Wachstumskurve nötigen Daten zu erhalten, indem man zahlreiche aus der Teilung hervorgegangene Tiere auf früheren oder späteren Zwischenstadien abtötet und die an ihnen gewonnenen absoluten Maße direkt in die Kurve einträgt. Dazu sind aus Gründen, auf die ich sogleich zu sprechen kommen werde, die Teilungsgrößen der einzelnen Frondonien zu verschieden. Ich schlug daher Herrn v. WIERZBIZKI vor, relative Maße zu benutzen: nach der Teilung, die ja doch im wesentlichen eine äquale ist, wurde das eine Tier sofort abgetötet und Kern- und Plasmamasse bestimmt; die Größenzunahme, welche Kern und Plasma des zweiten Tieres jedesmal nach 4, 6, 8 usw. Stunden erfahren hatten, wurde in das Vielfache der Maße, welche das sofort abgetötete Tier ergeben hatte, umgerechnet, und diese relativen Größenbestimmungen zur Konstruktion der Kurve benutzt.

Auf Grund meiner Vorstellungen von dem funktionellen und Teilungswachstum des Kerns hatte ich erwartet, daß der gesamte Körper der *Frondonia* von einer Teilung zur andern eine allmähliche Vergrößerung erfahren werde, daß der Kern dagegen sich zunächst nur gering vergrößern (funktionelles Wachstum), während der

Teilungsphase dagegen rapid anwachsen werde (Teilungswachstum). In der Tat hat sich bei den Untersuchungen WIERZBIKIS herausgestellt, daß während die Frondonien von einer Teilung zur andern heranwachsen, der Kern lange Zeit über eine sehr geringe Vergrößerung erfährt und das zur Herstellung der normalen Kernplasmarelation nötige energische Kernwachstum erst in die Zeit fällt, in welcher die Teilung eingeleitet und zu Ende geführt wird. Meine Voraussetzungen sind im allgemeinen somit eingetroffen; nur hat sich außerdem noch eine neue Erscheinung herausgestellt, daß nämlich nach Ablauf jeder Teilung zunächst eine Verkleinerung des Kerns erfolgt; offenbar wird um diese Zeit das funktionelle Wachstum des Kerns behufs erneuter assimilatorischer Tätigkeit rückgängig gemacht. In der Tat entspricht auch die Größe der Kernresorption der Größe des funktionellen Kernwachstums.

Meine Untersuchungen an Protozoen haben nun zu dem weiteren Resultat geführt, daß die Kernplasmarelation nicht nur periodischen, durch den Rhythmus der Lebenserscheinungen bedingten Abänderungen unterliegt, sondern durch gewisse Einflüsse nachhaltigere Veränderungen erfahren kann. Als solche Einflüsse habe ich: 1) ununterbrochene Funktion, 2) Hunger, 3) Wechsel der Temperatur kennen gelernt.

1) Wenn man Protozoen unausgesetzt füttert und so eine ununterbrochene assimilatorische Tätigkeit unterhält, so wächst die Kernmasse im Lauf mehrerer Wochen in übermäßiger Weise auf Kosten der Protoplasmamasse, wahrscheinlich, weil die auf die Teilung folgende Reduktion der Kernmasse ungenügend ausfällt. Die Kernzunahme führt zur Zunahme der Teilungsgröße. Im weiteren Verlauf treten die Zustände der Funktionsunfähigkeit der Zelle (Aufhören der Ernährung und Teilung) ein, welche ich schon für die verschiedensten Protozoen (Paramäcien, Dilepten, Actinosphärien) beschrieben habe und für die ich den von CALKIN vortrefflich gewählten Ausdruck »Depression« angenommen habe und im folgenden beibehalten werde. Viele Protozoen gehen im Lauf der Depression zugrunde, andre bleiben erhalten, nämlich diejenigen, denen es gelingt die Kernmasse wieder zu verkleinern und so assimilationsfähig zu werden. Damit beginnt eine neue energische Assimilations- und Vermehrungsperiode. Je mehr Depressionen eine Protozoenkultur hat bestehen müssen, um so größer wird die Gefahr, daß die Depressionszustände nicht mehr rückgängig gemacht werden können und die Kultur schließlich ausstirbt.

Eine Entwicklung, wie ich sie hier geschildert habe, wollen wir eine **autogene** nennen, weil die Zelle einzig und allein aus sich heraus ihre Lebenskräfte fortbildet, und sie von der **amphigenen** Entwicklung

unterscheiden, bei welcher die Entwicklung dadurch eine Modifikation erfährt, daß eine Amphimixis, eine Verschmelzung zweier Zellorganisationen durch Befruchtung, zeitweilig eintritt. Verallgemeinern wir unsre bei Protozoen gemachten Erfahrungen auf alle Vorgänge des Zellenlebens, so können wir sagen: fortgesetzt autogene Zellentwicklung, wie sie der vegetativen (ungeschlechtlichen) und parthenogenetischen Fortpflanzung eigentümlich ist, führt zu einer Störung der Kernplasmarelation, indem die Kernsubstanz allzusehr auf Kosten des Protoplasma zunimmt.

2) Unterwirft man Protozoen dauernder Hungerwirkung, so können sie einmal sich encystieren, zweitens können sie allmählich unter gleichmäßigem Schwund von Kern und Protoplasma zugrunde gehen, drittens können sie die von mir sogenannten Hungerteilungen erfahren. In einem von mir genau verfolgten Fall (bei *Dileptus*) traten rasch hintereinander zwei Hungerteilungen ein; bei dem von meinem Schüler Herrn PRANDTL untersuchten *Didinium nasutum* scheint die Zahl der Hungerteilungen die gleiche zu sein. Nach MAUPAS' Angaben, die schon vor längerer Zeit gemacht worden sind und daher erneuter Prüfung bedürfen, soll die Zahl der »Hungerteilungen« je nach den einzelnen Arten eine verschiedene sein. Mir war ferner aufgefallen, daß hungernde Protozoen unverhältnismäßig große Kerne haben. Ich ließ daher die Verhältnisse durch meinen Schüler Herrn KASANZEFF genau untersuchen. Dabei stellte es sich heraus, daß die in Hungerteilung begriffenen Paramäcien erheblich kleiner sind als Paramäcien, welche infolge von Fütterung sich vermehren, daß dagegen die Kerne der ersten nicht nur relativ, sondern sogar absolut größer sind als die Kerne der letzteren. Hungerteilungen beruhen somit auf einer Umänderung der Kernplasmarelation zugunsten des Kerns; der Kern gewinnt die Fähigkeit erneut Stoffe dem Protoplasma zu entnehmen, ohne daß letzteres eine Zunahme seiner Masse erfahren hat.

Da Infusorien, welche den Hungerteilungen unterliegen, zur Conjugation schreiten, scheint zwischen beiden Erscheinungen ein ursächlicher Zusammenhang zu bestehen. Die Hungerteilungen stimmen in dieser Hinsicht mit den Reifeteilungen vielzelliger Organismen überein, was mich zu der Auffassung geführt hat, es möchte auch sonst Übereinstimmung herrschen, es möchten auch die Reifeteilungen unter die Kategorie von Hungerteilungen fallen, eine Auffassung, von der ich im folgenden noch die Nutzanwendung zu machen haben werde. Die Deutung, daß die Hungerteilungen speziell der Infusorien gleichzeitig die Bedeutung von die geschlechtliche Reifung vorbereitenden Teilungen gewinnen, stößt nur auf die eine Schwierig-

keit, daß für die Infusorien echte Reifeteilungen und echte Richtungskörperbildung nachgewiesen sind: die nach Beginn der Conjugation eintretenden Teilungen und teilweisen Rückbildungen der Nebenkerne. Wir würden damit anstatt einer einmaligen Reife wie sonst, eine doppelte Reifung zu verzeichnen haben. Ich vermuthe, daß diese doppelte Reifung eine Konsequenz der Duplizität des Kernapparats ist. Erst reift der Groß- und Hauptkern, dann erst kommt der Nebenkerneln an die Reihe. Diese Deutung hat für sich, daß sie die Reifungsvorgänge als notwendige Folgeerscheinungen vorangegangener Lebensprozesse auffaßt, als Vorgänge, deren Ablauf die Befruchtung herbeiführt, nicht nur als Vorgänge, welche den Zweck haben, die Kerne für die Befruchtung vorzubereiten.

3) An letzter Stelle haben wir als Einflüsse, welche die Kernplasmarelation verändern, die Einwirkungen der Temperatur zu berücksichtigen. Ich habe festgestellt, was inzwischen durch Untersuchungen im zoologischen Institut München, besonders durch die Untersuchungen des Herrn v. WIERZBIZKI weiter bestätigt worden ist, daß Steigerung der Temperatur eine Verkleinerung der Kernmasse, Herabsetzung der Temperatur eine Vergrößerung derselben zur Folge hat. Die Verkleinerung der Kerne hat wiederum zur Folge, daß die zur Teilung nötige Kernplasmaspaltung frühzeitiger erzielt wird und die Teilungsgröße der Tiere erheblich sinkt. Infusorien werden infolge der Wärmekultur kleiner; diese kleineren Tiere haben aber nicht nur absolut, sondern auch relativ kleinere Kerne als die bei gewöhnlicher Temperatur kultivierten Tiere; ihre Kernplasmarelation ist herabgesetzt. Umgekehrt nimmt bei Kälte nicht nur die absolute Kerngröße und infolgedessen die Körpergröße zu, sondern es ändert sich auch die Kernplasmarelation.

Es ist hier der Ort, auf die interessante Analogie hinzuweisen, welche zwischen der Kälteeinwirkung und der Einwirkung fortgesetzter autogener Züchtung besteht und beidesmal im Anwachsen der Kernplasmarelation zum Ausdruck kommt. Ich habe diese Analogie schon früher durch die interessanten Encystierungsvorgänge von *Actinosphaerium Eichhorni* erläutert. Actinosphären, welche monatelang bei überreichem Futter kultiviert wurden, besitzen eine übermäßig gesteigerte Kernzahl; sie haben daher bei der Encystierung zu viele Kerne, auch nachdem ein großer Teil der Kerne in der bekannten Weise aufgelöst wurde. Das hat zur Folge, daß sehr viele einkernige Primärcysten von entsprechend geringer Größe gebildet werden. Vergleicht man die Cystengrößen in den ersten Wochen einer Kultur mit denen, welche man nach monatelang fortgesetzter Kultur erzielt, so enthalten die Cysten anfänglich achtmal so viel

Masse als später. Man kann hieraus auf eine Steigerung der relativen Kernmasse auf das Achtfache schließen, ja sogar darüber hinaus. Denn bei weiter fortgesetzter Kultur sind die Kerne der kleinen Cysten absolut größer, als die der großen Cysten zu Anfang. Die Kernhypertrophie steigert sich schließlich so sehr, daß ein normaler Ablauf des Encystierungsprozesses unmöglich gemacht wird und die sich encystierenden Actinosphären in braune Pigmentmassen zerfallen. Ich habe über diese eigentümliche Vermehrung der Zahl und Verkleinerung des Volumens der Actinosphärenzysten schon früher berichtet und hervorgehoben, daß dabei die Reifeteilungen einen abnormen Verlauf nehmen und den Charakter männlicher Reifeteilungen gewinnen können. Seitdem habe ich an ausgedehnten weiteren Kulturen (im Winter 1903/4) meine Anschauungen bestätigt gefunden; ich erzielte stets durch lang fortgesetzte Kultur Verkleinerung der Cysten und Störungen der Reifungsteilungen.

Daß auch Kältekulturen die Actinosphären veranlassen viele und kleine Cysten mit gesteigertem Chromatingehalt der Kerne zu bilden, haben die auf meine Veranlassung im Münchener zoologischen Institut ausgeführten Untersuchungen des Herrn SMITH bewiesen. Die dabei erzielte Veränderung der Kernplasmarelation war aber nicht so bedeutend wie die Veränderung infolge lang fortgesetzter autogener Entwicklung.

Warum ich hier so ausführlich die Bedeutung der Kernplasmarelation und der die Kernplasmarelation modifizierenden Einflüsse besprochen habe, wird sofort klar, wenn wir beachten, daß in bezug auf die Kernplasmarelation zwischen dem reifen Ei und dem reifen Spermatozoon ein enormer Unterschied existiert, wie er bei keiner andern Zellenart vorkommt. Eikern und Spermakern enthalten, wie wir aus den Untersuchungen über Befruchtung wissen, gleich viel Kernsubstanz, dagegen ist das Ei enorm reich an Zellmasse, das Spermatozoon äußerst arm. Die Kernplasmarelation ist also bei den reifen Sexualzellen im Vergleich zu andern Zellen abgeändert und zwar in den beiden Geschlechtern nach entgegengesetzten Extremen; das gleiche gilt von den Makro- und Mikrogameten einzelliger Pflanzen und Tiere.

Die eigentümliche Veränderung der Kernplasmarelation bei den Sexualzellen läßt sich aus ihrer Funktion bei der Befruchtung und der auf die Befruchtung folgenden Embryonalentwicklung verständlich machen. Um Befruchtung und Embryonalentwicklung zu ermöglichen, müssen drei Bedingungen erfüllt sein: 1) daß die Sexualzellen leicht zusammentreffen, 2) daß das Paarungsprodukt die zur Entwicklung nötige Bildungsmasse besitzt, 3) daß Amphimixis eintritt, d. h. Vereinigung von zwei gleich-

großen, von verschiedenen Individuen stammenden Kernen. Diese drei Erfordernisse sind nur zu erzielen, wenn unter Wahrung gleicher Kerngrößen der Protoplasmagehalt im einen Fall im Interesse größerer Beweglichkeit verringert, im andern Fall im Interesse günstiger Nahrungsbedingungen gesteigert wird. In dieser Arbeitsteilung der Zellen unter Wahrung der Kerngleichheit, und in der hiermit zusammenhängenden Veränderung der Kernplasmarelation ist das einzige zurzeit uns bekannte allgemein wiederkehrende Kriterium der Sexualität gegeben. Wir haben zunächst keine Ursache anzunehmen, daß der geschlechtlichen Differenzierung noch irgend eine weitere tiefere Ursache zugrunde liegt; wohl aber haben wir Veranlassung anzunehmen, daß sich im Anschluß an die hervorgehobene verschiedene Zellregulation all die Unterschiede entwickelt haben, welche in sehr vielen Fällen einen so gewaltigen Unterschied männlicher und weiblicher Individuen veranlassen.

Machen wir nun von den gewonnenen Anschauungen Nutzanwendung auf die Erörterung des Sexualitätsproblems, der Frage nach den das Geschlecht bestimmenden Faktoren, so haben wir alle Ursache, diese Faktoren unter den Einflüssen zu suchen, welche umgestaltend auf die Kernplasmarelation einwirken. Einen Teil derselben haben wir durch Experimente an Protozoen kennen gelernt; es waren langdauernde autogene Entwicklung, Hungerwirkung, Beeinflussung durch Temperaturen. Ich habe nun in den letzten Jahren angefangen teils selbst, teils mit Hilfe meiner Schüler die Bedeutung dieser Faktoren für das Sexualitätsproblem experimentell zu prüfen. Diese Experimente sind es, über welche ich hier berichten möchte.

II. Derzeitiger Stand des Sexualitätsproblems.

Zunächst einige orientierende Worte über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems! Ich glaube denselben am besten zu charakterisieren, wenn ich es als die herrschende Auffassung bezeichne, daß das Geschlecht der Nachkommenschaft ausschließlich von mütterlicher Seite bestimmt wird, daß durch die Beschaffenheit des Eies schon vor der Befruchtung über das Geschlecht entschieden ist, daß es spezifisch männliche und weibliche, d. h. zu Männchen und zu Weibchen prädestinierte Eier gibt. Für diese Auffassung haben sich in der Neuzeit mit aller Bestimmtheit LENHOSSEK, BERNHARD SCHULTZE, ferner auch, wenn auch weniger entschieden, OSCAR SCHULTZE, BEARD u. a. ausgesprochen. Dieser Standpunkt wurde durch einige zwar sehr markante, in ihrer Beweiskraft aber weit überschätzte Tatsachen, sowie durch den Mißerfolg durch äußere Einwirkungen das Geschlecht zu bestimmen veranlaßt;

er war nur möglich, indem man die merkwürdige selbst von den Gegnern der DZIERZON-SIEBOLDSchen Theorie nicht bestrittene Tatsache, daß unbefruchtete Bieneneier stets Männchen liefern, befruchtete dagegen Weibchen (nach der herrschenden Auffassung ausschließlich, nach DICKELS Angaben nur vorwiegend), unberücksichtigt ließ, oder durch ganz willkürliche und unhaltbare Hypothesen mit der herrschenden Auffassung in Einklang zu bringen suchte.

Der für eine gedeihliche Entwicklung der Forschung nicht gerade günstigen neueren Auffassungsweise des Sexualitätsproblems gegenüber, möchte ich betonen, daß das Problem nach den Darlegungen, welche ich in der einleitenden Betrachtung gegeben habe, kein einheitliches ist, weder einheitlich in bezug auf die geschlechtsbestimmenden Ursachen noch in bezug auf den Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung. Allen Formen der geschlechtlichen Differenzierung gemeinsam ist nur eine bestimmte Form der Zellregulation. Die Ursachen, welche diese Zellregulation bewirken, können dagegen sehr verschiedener Natur sein. Autogene und amphigene Entwicklung, bei letzterer die von der verschiedenen Differenz der Sexualzellen bestimmten Grade, Einflüsse der Ernährung und Temperatur, vielleicht noch andre uns unbekanntere Momente können diese Regulationen modifizieren. Vielfach wird es sich um ein gleichgerichtetes, in andern Fällen um ein nach entgegengesetzten Richtungen zielendes, konkurrierendes Wirken der genannten Faktoren handeln, so daß das Geschlecht schließlich die Resultante verschiedenartiger geschlechtsbestimmender Faktoren sein würde. Was nun den Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung anlangt, so genügt schon der Hinweis auf die Existenz hermaphroditer Tiere, um den Beweis zu führen, daß in vielen Fällen das befruchtete Ei geschlechtlich noch nicht bestimmt ist. Man müßte sich denn zu der ganz willkürlichen Vorstellung entschließen, das befruchtete Ei sei selbst hermaphrodit, und damit ohne jeden Grund Differenzierungen, welche erst im Laufe der Entwicklung auftreten, in das Ei zurückverlegen. Wir können zunächst nur sagen, das befruchtete Ei hat eine besondere Konstitution, welche unter gewöhnlichen Bedingungen einen männlichen oder weiblichen oder hermaphroditen Organismus liefern wird. Dagegen ist es noch gar nicht ausgemacht, ob ein für bestimmte Bedingungen der Weiterentwicklung weiblich prädestiniertes Ei nicht durch starke Einflüsse geschlechtlich umgestimmt werden kann. Ich halte dies sogar für das Wahrscheinlichere und werde dafür Gründe beibringen können, wenn auch voraussichtlich der Grad sexueller Vorbestimmtheit je nach den Organismen ein sehr verschiedener sein wird.

Wenn wir einmal tiefer in das Sexualitätsproblem eingedrungen sein werden, wird sich voraussichtlich im einzelnen durchführen lassen, was jetzt schon in großen Zügen durchgeführt werden kann. daß der sexuelle Charakter eines Individuums zu sehr verschiedenen Zeitpunkten festgelegt wird, sehr spät bei Hermaphroditen, bei denen erst innerhalb der Geschlechtsdrüsen die geschlechtliche Differenzierung eintritt, in andern Fällen schon im frisch befruchteten oder sogar im unbefruchteten Ei. Je früher die sexuelle Differenzierung eintritt, um so mehr muß der spezifische Geschlechtscharakter in allen Zellen des Körpers zum Ausdruck kommen, so daß in vielen Fällen wohl alle Gewebe in mehr oder minder auffälliger Weise den Stempel des Geschlechts tragen werden. Es wird nur der Verfeinerung der Untersuchungsmethoden, vielleicht auch nur der richtigen Fragestellung bedürfen, um hierüber Aufschlüsse zu erzielen.

Wie hat nun die Ansicht, daß das Geschlecht stets schon im unbefruchteten Ei prädestiniert ist, eine so weite Verbreitung finden können? Bei meiner Auffassung ist das leicht verständlich, denn aus derselben ergibt sich mit Notwendigkeit, daß dem Ei, wenn auch kein in allen Fällen ausschlaggebender, so doch ein dominierender Einfluß zugeschrieben werden muß, und zwar ein so dominierender, daß er unter gewissen Bedingungen allein entscheidend wird. Folgende Erwägungen werden das Gesagte ohne weiteres klar machen. Geschlechtsbestimmend wirkt nach meiner Ansicht die jeweilige Kernplasmarelation. Diese hängt von Masse und Beschaffenheit des Kerns und von Masse und Beschaffenheit des Protoplasma ab. Nun liefert das Ei für den jungen Keim sämtliches Protoplasma und die Hälfte der Kernsubstanz, der Samenfaden dagegen nur die Hälfte der Kernsubstanz. Somit fällt dem Ei bei der Bestimmung der Kernplasmarelation der Löwenanteil zu, indem es von den die Sexualität bestimmenden Faktoren den einen ganz, den andern zur Hälfte liefert. Es wird Fälle geben, in denen das Ei eine starke Reduktion seines Protoplasmakörpers und damit eine so energische Regulierung der Kernplasmarelation nach der männlichen Seite hin erfahren hat, daß die Qualität des Spermakerns gar nicht mehr in die Wagschale fällt. Das gilt speziell von den Eiern, welche immer als Beweise für die ovarielle Bestimmung des Geschlechts herangezogen werden, z. B. für die Eier von *Dinophilus apatris*, bei denen die männlichen Eier geradezu rudimentär sind und etwa $\frac{1}{6}$ so groß sind, als die weiblichen Eier. Nach allem, was wir über Befruchtung wissen, müssen die Kerne dieser Kleineier ebenso groß sein, wie die der Großeier; die verschiedene Größe der Eier muß daher in ganz ener-

gischer Weise die Kernplasmarelation und damit das Geschlecht beeinflussen².

Daß es auch bei andern Tieren Fälle gibt, in denen die Eigröße als solche schon geschlechtsbestimmend wirkt, wird durch Beobachtungen an Insekten wahrscheinlich. BROCADELLO und JOSEPH konnten, der eine für *Bombyx mori*, der andre für *Ocneria* feststellen, daß beim Sortieren von Gelegen in größere und kleinere Eier 88—92 % der kleineren Eier Männchen und anderseits 88—95 % der größern Eier Weibchen lieferten.

Sehr bedeutende Größendifferenzen finden sich auch bei den Eiern der Batrachier, manchmal schon innerhalb eines und desselben Geleges, noch häufiger zwischen Eiern verschiedener Gelege. Bei *Rana esculenta* fand ich, um hier nur extreme Unterschiede hervorzuheben, bei einem Weibchen die Eier etwa 1,1 mm groß, bei einem andern Weibchen 1,8 mm. Meine Erfahrungen an Batrachiern, auf die ich in der Folge noch zurückkommen werde, warnen jedoch zur Vorsicht, aus der Eigröße ohne weiteres Rückschlüsse auf eine sexuelle Prädestination zu machen. Die Eigrößen, wie überhaupt die Zellgrößen, werden noch durch anderweitige Momente bedingt, so z. B. durch die Temperatur. Es gibt Eier, welche für Entwicklung bei niedriger Temperatur eingestellt sind, andre wieder für Entwicklung bei höherer Temperatur.

In vielen Fällen, vielleicht sogar in der Mehrzahl, scheinen die Eier eines und desselben Tieres annähernd die gleiche Größe zu haben; diese werden sich rücksichtlich ihrer sexuellen Tendenzen in einer Art labilen Zustands befinden. In solchen Fällen wird dann das Hinzutreten oder das Ausbleiben des Samenkerns (Parthenogenese) und in ersterem Fall die Beschaffenheit des Samenkerns geschlechtsbestimmend wirken können. Für ein sicheres Beispiel der Art halte ich die schon besprochenen Eier der Bienen.

² Derartige kleine Eier entwickeln sich zu rudimentären Männchen, Männchen von geringer Körpergröße und ohne Darm. Ich glaube hierin die Konsequenz exzessiver männlicher Differenzierung des Eies erblicken zu müssen. Sinkt die Plasmamasse eines Eies unter ein bestimmtes Maß, so müssen Hemmungsbildungen eintreten. Dann kommt nach dem, was wir oben über den Causalnexus von Kernplasmarelation und Furchungsprozess kennen gelernt haben, der letztere zu früh zum Stillstand; es kann daher das zur Entwicklung aller Organe, vor allem das für die Gastrulation nötige Zellmaterial nicht mehr geliefert werden, und so entstehen rudimentäre Tiere.

III. Experimentelle Untersuchungen.

1. Daphniden.

Ich wende mich nun zur Besprechung der im Münchener zoologischen Institut ausgeführten Experimente und beginne dabei mit Untersuchungen über die Daphniden. Für diese glaubte WEISMANN in seinen epochemachenden Untersuchungen nachgewiesen zu haben, daß sie eine cyklische Fortpflanzung besitzen, die durch Veränderung der äußeren Bedingungen nicht modifiziert werden könne. Nach seinen Angaben folgt eine bestimmte Anzahl parthenogentischer Generationen aufeinander, ehe eine Geschlechtsgeneration von Männchen und Weibchen auftritt. Die Zahl der einen derartigen Cyclus bildenden parthenogenetischen Generationen ist für die einzelnen Arten in verschiedener Weise normiert; Arten, welche häufig wiederkehrenden Schädlichkeiten ausgesetzt sind, sind polycyklisch, sie haben in einem Jahre mehrere nur wenige parthenogenetische Generationen umfassende Cyklen; andre Arten sind monocyklisch und produzieren sehr viele parthenogenetische Generationen, ehe sich die nur einmal im Jahre auftretende Geschlechtsgeneration entwickelt. Diese Regelung der Fortpflanzung hätte sich somit zwar im Anschluß an die durch die Existenzbedingungen gestellten Anforderungen ausgebildet, wäre aber allmählich von den äußeren Existenzbedingungen unabhängig geworden und würde jetzt nur noch durch innere Vorgänge im Organismus aufrecht erhalten.

WEISMANNS Angaben sind wiederholt angefochten worden; wiederholt wurde behauptet, daß das Auftreten von Männchen eine Folge schlechter Ernährung sei, sowie auch bei *Hydatina* und *Hydra* nach NUSSBAUM die Bildung des männlichen Geschlechts durch Hunger ausgelöst wurde. Da mir die zurzeit vorliegenden Arbeiten nicht beweiskräftig erschienen, veranlaßte ich meinen Schüler, Herrn ISSAKOWITSCH, die Geschlechtsverhältnisse der Daphniden neu zu untersuchen und dabei hauptsächlich die Einwirkung der Temperatur zu kontrollieren. Zum Versuch wurden Exemplare von *Simocephalus retulus* angewandt, welche in einem lange Zeit von mir kontrollierten Zuchtglas plötzlich in größerer Zahl neu auftraten, sich somit entweder unmittelbar aus Ehippien entwickelt hatten, oder höchstens die zweite oder dritte parthenogenetische Generation eines aus einem Winterei entwickelten Cyclus darstellten. Es wurden von Herrn ISSAKOWITSCH zahlreiche Kulturen angesetzt, zum Teil bei 24° C., zum Teil bei 16°, zum Teil bei 8° und zwar alle mit reichlichem Futter versehen. Ferner wurde wiederholt die Nachkommenschaft eines Wärmeweibchens in zwei gleich starke Kulturen abgeteilt, die

eine Hälfte in der Wärme fortgezüchtet, die andre Hälfte bei einigen Versuchen in das Zimmer, bei andern in die Kälte übertragen. Die Resultate, über die Herr ISSAKOWITSCH selbst ausführlicher berichten wird, waren ganz unzweideutig. Die Wärmekulturen ergaben viele aufeinander folgende Generationen parthenogenetischer Weibchen, nur selten hier und da einmal isolierte Männchen. Die Kulturen erschöpften sich schließlich und starben aus.

Wurden die Daphniden dagegen bei 16° oder 8° gezüchtet, oder aus der Wärme in diese niederen Temperaturen übertragen, so bildete sich die Geschlechtsgeneration aus und zwar bei der Kältekultur sofort, bei Anwendung von 16° dagegen erst, nachdem zuvor noch einige parthenogenetische Generationen aufgetreten waren. Auch die weiteren Würfe der in kühlere Temperaturen übertragenen Muttertiere änderten ihren Charakter; die ersten Würfe bestanden noch aus parthenogenetischen Weibchen; später traten Männchen und Wintererier auf. Die Succession der letzteren beiden Arten von Eiern war eine sehr interessante: zuerst bildeten sich im allgemeinen Eier, aus denen Männchen hervorgingen, erst dann Wintererier; doch konnten sich auch sofort nach der Übertragung in Kälte Wintererier entwickeln. Aus den Versuchen geht unzweifelhaft hervor, daß die cyklische Fortpflanzung der Daphniden durch Temperatureinflüsse abgeändert wird, indem Herabsetzung der Temperatur zunächst die Entstehung von Männchen, im weiteren Verlauf die Bildung von Wintererieren begünstigt. Ob es sich hierbei um einen unmittelbaren Einfluß der Temperatur auf die Geschlechtszellen handelt, wie ich es für wahrscheinlich halte, oder ob die Temperatur nur insofern von Wichtigkeit ist, als sie die Ernährungsbedingungen verändert, wie Herr ISSAKOWITSCH auf Grund gewisser Beobachtungen und Erwägungen, die er selbst später mitteilen wird, annimmt, möge dahingestellt bleiben. Keinenfalls handelt es sich aber um eine reine Temperatur- oder Hungerwirkung, sondern wie die Kulturen bei mittleren Temperaturgraden (16°) beweisen, spricht auch die Beschaffenheit des Geschlechtsapparats ein Wort mit. Fortdauernde Parthenogenesis ist eine autogene Entwicklung und in diesem Sinne der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Protozoen vergleichbar. Folgen viele parthenogenetische Generationen aufeinander, so läßt sich nach den bei Protozoen gemachten Erfahrungen erwarten, daß vermöge der autogenen Entwicklung die Kernmasse in den Zellen allmählich eine Zunahme erfahren, die Kernplasmarelation daher eine Modifikation nach der männlichen Seite hin erleiden wird. Vielleicht kann diese Umformung der Zellen durch einen entgegengesetzt wirkenden Faktor, wie die Wärme, dauernd zurückgedrängt werden. Gesellt sich dagegen

zur Wirkung autogener Entwicklung noch die gleichgesinnte Wirkung niedriger Temperatur, so entstehen männliche Eier. Daß bei starker Erniedrigung der Temperatur sofort Männchen gebildet werden, könnte als Beweis gelten, daß die Temperatur, sofern sie nur genügend erniedrigt wird, allein schon ausreicht, um einen sonst durch kombinierte Wirkung innerer und äußerer Ursachen erreichbaren Zustand hervorzurufen.

Der von mir gegebenen Erklärung scheint nun zu widersprechen, daß eine weitere Steigerung der den Geschlechtsapparat umstimmenden Faktoren erneut weibliche Eier, die Wintereier erzeugt. Denn aus den befruchteten Wintereiern entwickeln sich erwiesenermaßen Weibchen, welche zu parthenogenetischer Entwicklung befähigt sind. Hier ist aber zu berücksichtigen, daß die Wintereier in anderer Weise entstehen als parthenogenetische und männliche Eier. Während diese aus einer Vierergruppe (1 Ei + 3 abortive Eier) hervorgehen, vereinigt sich eine größere Anzahl von Vierergruppen, um ein einziges Winterei zu produzieren. Das erinnert an die Depressionszustände der Infusorien, während deren die meisten Tiere infolge der Kernhypertrophie zugrunde gehen, andre unter Reduktion der Kernmasse sich erholen. So möchte ich eine persistierende Vierergruppe einem sich regenerierenden Infusor, die zu Nährzellen werdenden Vierergruppen den an der Depression zugrunde gehenden Infusorien vergleichen. Indem diese verschiedenartigen Vierergruppen sich untereinander vereinigen, entsteht ein Ei mit reichem Protoplasma und einer ausgesprochen weiblichen Kernplasmarelation.

2. Experimente an *Dinophilus apatris*.

Die durch Beobachtung an Daphniden gewonnenen Anschauungen sind geeignet, die Befunde verständlich zu machen, zu denen Herr v. MALSEN gelangt ist, welcher auf meine Veranlassung hin im zoologischen Institut München die Einwirkung wechselnder Temperaturen auf die geschlechtliche Differenzierung von *Dinophilus apatris* geprüft hat. Nach den schönen Untersuchungen KORSCHELTS, welche in der Diskussion des Sexualitätsproblems in der Neuzeit eine große Rolle gespielt haben, werden von *Dinophilus apatris*, meist in einem Gelege vereint, zweierlei Eier abgelegt, sehr kleine Eier, aus denen die rudimentären Männchen hervorgehen, und sehr große dotterreiche Eier, die sich zu weiblichen Tieren entwickeln. Züchtet man die *Dinophilus* bei einer Temperatur von 10–12° C., so verhält sich die Zahl der männlichen Eier zur Zahl der weiblichen wie 1 : 3, ein Zahlenverhältnis, welches sich bei monatelanger Kultur und Zählen vieler Hunderte von Eiern herausgestellt hat. Wärme-

kulturen (25° C.) ergeben dagegen ein Sexualitätsverhältnis von 1 : 1,75, welches sich gelegentlich auf 1 : 1 steigert. Ganz wider mein Erwarten hat sich also herausgestellt, was auch MAURAS für *Hydatina senta* nachgewiesen hat, daß Wärme die Bildung männlicher Eier begünstigt. Um dieses Verhalten zu verstehen, bedarf es genauer Untersuchungen über die Ovogenese. Diese ergeben, daß die Eier bei *Dinophilus*, ähnlich wie bei Daphniden, aus Vereinigung mehrerer Eikeime entstehen. Die Größe der Eier hängt von der Zahl der verschmelzenden Eikeime ab. Wie bei den Wintereiern der Daphniden, ist die Zahl der zu einem weiblichen Ei verschmelzenden Zellen eine außerordentlich viel größere, als beim männlichen Ei, was wiederum auf einen höheren Grad von »Depression«, wie sie durch Kälte begünstigt wird, schließen läßt. Der Mangel der kleinen parthenogenetischen Eier verhindert, die Verhältnisse von *Dinophilus* vollkommen mit denen der Daphniden zu parallelisieren.

3. Experimente an Batrachiern.

Die bisher referierten Experimente lassen unzweifelhaft erkennen, daß die Temperatur auf die Geschlechtsverhältnisse der Tiere einen sehr bedeutsamen Einfluß ausübt; sie leiden nur an dem Übelstand, daß durch sie keine direkte Beeinflussung des Eies erreicht wurde, sondern eine Beeinflussung, die durch den Organismus des Muttertieres wirkte und schon auf die Ovogenese Einfluß gewinnt.

Es lag mir nun daran, diesem Übelstand durch Wahl eines günstigeren Untersuchungsobjekts abzuhelfen, und so dehnte ich meine Experimente auf die Batrachiereier aus, die bei der Diskussion der geschlechtsbestimmenden Ursachen schon wiederholt eine sehr wichtige Rolle gespielt haben.

a) Einfluß der Eireife auf das Geschlecht. Die Gunst des Objekts war Ursache, daß ich mich nicht auf Temperaturexperimente beschränkte, sondern auch den Einfluß der verschiedenen Reifungsgrade auf die Geschlechtsbestimmung untersuchte. Zu letzterer Untersuchungsweise gaben folgende Erwägungen Veranlassung. Unter dem den Stoffwechsel beherrschenden Einfluß des Keimbläschens wächst das Ei zu bedeutender Größe heran, ehe die Eireife eintritt und damit jede weitere Vergrößerung des Eies unmöglich wird. Würde es nun möglich sein, die Eireife verfrüht herbeizuführen und so vorzeitig das Eiwachstum zum Stillstand zu bringen, so würde damit vielleicht eine der Bildung männlicher Tiere günstige Kernplasma-relation nach Art der rudimentären Eier von *Dinophilus* erzielt werden können.

Manches sprach dafür, daß die Eireife durch einen Hungerzustand des Eies hervorgerufen wird, eine Auffassung, zu welcher auch **LEBRUN**, ganz unabhängig von mir, bei seinen Amphibienuntersuchungen gelangt ist. Einmal sprach dafür die oben auseinandergesetzte Erfahrung, daß die Reifeteilungen der Infusorien Hungerteilungen sind. Eine weitere Stütze bot sich meiner Vermutung in dem Umstand, daß die Eireife durch die Auflösung des Keimbläschens eingeleitet wird. Kernaufösungen im großen Maßstab kommen aber, wie mir meine Untersuchungen an Protozoen, besonders Heliozoen und Radiolarien gelehrt haben, ganz besonders häufig im Gefolge von Hungerzuständen vor. Einen dritten Hinweis lieferte mir die Reifung der *Asteracanthion*-Eier. Diese tritt ein, wenn man die Eier aus dem Ovar entleert und somit ihrer Nährquelle beraubt. Wie ich gelegentlich anderer Untersuchungen erfahren habe, kann man Eiern, die noch von der normalen Eireife entfernt sind, durch Entleerung aus dem Ovar die Eireife aufnötigen, welche dann allerdings sich im Vergleich zu normalen Verhältnissen sehr verlangsamt abwickelt.

Auch bei Amphibien hat **HELEN KING** nach dem seit langem für *Asteracanthion* bekannten Verfahren die Eireife herbeigeführt, indem sie durch Schütteln des Ovars die Eier aus ihren Follikeln in Wasser entleerte. Dieses Verfahren hielt ich jedoch für meine Zwecke ungeeignet, weil derartige frühreife Eier nicht mit den aus dem Oviduct stammenden Gallerthüllen versehen sind und daher sowohl für die Befruchtung wie für eine normale Embryonalentwicklung ungünstige Bedingungen bieten. Ich habe daher von vornherein auf dieses Verfahren verzichtet, wenn ich auch zugebe, daß es geprüft zu werden verdient. Es wäre denkbar, daß sorgsame Pflege den durch den Mangel schützender Eihüllen gegebenen Nachteil auszugleichen vermag³.

In der Natur wird der Follikelsprung und der Übertritt der Eier in den Oviduct durch die Umklammerung des Männchens herbeigeführt. Ich erkläre mir die Wirkungsweise derselben in Übereinstimmung mit **LEBRUN** durch die Annahme, daß durch Kompression der Gefäße Circulationsstörungen im Ovar hervorgerufen werden. Ich suchte daher längere Zeit vor dem Eintritt der Geschlechtsreife die Wirkungsweise der Umklammerung durch das Männchen durch Anbringen einer elastischen Ligatur zu ersetzen. In der Tat gelang es

³ Ein andres mögliches Verfahren Eier mit herabgesetzter Kernplasma-Relation zu gewinnen wäre Reduktion der Protoplasmamasse durch Anstich des Eies. Es wäre von Interesse dasselbe anzuwenden. Die Umständlichkeit und Schwierigkeit des Verfahrens einerseits, Mangel an Zeit andererseits haben mich jedoch nach einigen mißglückten Versuchen veranlaßt, zunächst auf dasselbe zu verzichten und auf verfrühte Reife hinzuarbeiten.

mir, bei einer ganzen Zahl von *Rana temporaria* drei Wochen vor Beginn der allgemeinen Geschlechtstätigkeit den Übertritt der Eier in den Oviduct zu veranlassen. Für *Rana esculenta* entschied ich mich für ein andres Verfahren. Ich ließ mir durch meinen früheren Schüler, Herrn Prof. KWIETNIEWSKI in Padua, dem ich an dieser Stelle für seinen lebenswürdigen Beistand besten Dank sage, aus der Paarung getrennte Männchen aus Oberitalien kommen und brachte sie mit Münchener Fröschen, bei denen im verflossenen Jahr die Brunst erheblich später eintrat, zur Paarung; ich erzielte auf diese Weise normal abgelegte und befruchtete, aber verfrüht gereifte Eier.

Die Befruchtung der verfrüht gereiften Eier führte sowohl bei *R. temporaria* wie bei *R. esculenta* zu ganz merkwürdigen Resultaten. Bei *R. temporaria* war ich genötigt, künstliche Befruchtung auszuführen und dabei Sperma von Tieren zu verwenden, die noch gar keinen Geschlechtstrieb bekundeten. Bei drei derartig ausgeführten Befruchtungen furchten sich sehr wenige Eier ab, und von diesen entwickelte sich eine ganz verschwindend geringe Zahl weiter. Von einer Befruchtung erhielt ich 3 Larven, von zwei weiteren im ganzen 13 Larven, außerordentlich geringe Zahlen, wenn man bedenkt, daß im ersteren Fall etwa 1500, in den beiden andern etwa 3000 Eier verwandt worden waren. Etwas besser gestaltete sich das Resultat bei den in natürlicher Weise vom Weibchen abgesetzten und vom Männchen befruchteten Eiern von *Rana esculenta*. Ein Gelege enthält hier etwa 3—5000 Eier; immerhin schlüpfen auch hier nur 60 Larven aus und von diesen gelangten 40 zur Verwandlung. Diese 40 Tiere waren ausnahmslos Männchen. Auch die 3 Larven der ersten *Rana temporaria* waren Männchen. Die 13 Larven der zweiten *Temporaria*-Zucht gingen leider frühzeitig an einer enormen Glochidieninfektion zugrunde, weil der Institutsdiener in meiner Abwesenheit sie mit glochidienhaltigen Muschelkiemen gefüttert hatte.

Aus diesen Untersuchungen ergibt sich mit Sicherheit, daß verfrüht zur Ablage gebrachte Eier sehr ungünstige Entwicklungsbedingungen bieten. Worin dieselben bestehen, bedarf genauer Untersuchung; ich habe bisher dazu keine Zeit gehabt. Sehr wahrscheinlich ist es ferner, daß frühreife Eier nur männliche Tiere liefern. Denn es liegt zunächst kein Grund vor anzunehmen — wenn es freilich auch nicht möglich ist, eine solche Annahme als unhaltbar zurückzuweisen —, daß alle für weibliche Tiere prädestinierten Eier zugrunde gegangen seien. Die angestellten Experimente sind somit zugunsten der von mir vertretenen Auffassung ausgefallen und ermutigen die Untersuchungen in der angedeuteten Richtung fortzusetzen und noch weiter methodisch auszuarbeiten.

Es lag nahe, die Studien über den geschlechtsbestimmenden Einfluß verfrühter Reife zu ergänzen, indem die Untersuchungen auf die Wirkungsweise der Überreife ausgedehnt wurden. Ich wurde hierzu durch den Zufall veranlaßt, daß mir im vorigen Jahre aus dem Freien ein *Esculenta*-Weibchen gebracht wurde, welches so überreif war, daß die Eier spontan abgingen. Ich benutzte am Morgen zunächst den Inhalt eines Uterus und verwandte den Inhalt des zweiten Uterus am Nachmittag, also etwa acht Stunden später. Die erste Befruchtung ging gut an; die zweite Befruchtung ergab schlechte Resultate, indem höchstens aus der Hälfte der Eier entwicklungsfähige Larven ausschlüpfen. Ich deute auf Grund von zahlreichen Erfahrungen, die ich inzwischen gemacht habe, dieses Resultat in dem Sinne, daß die Eier der ersten Befruchtung schon einen sehr hohen Grad von Reife erreicht hatten, und daß das weitere Verweilen trotz der günstigen Existenzbedingungen eine die Entwicklungsfähigkeit beeinträchtigende Überreife herbeigeführt hatte. Ich züchtete die überreifen Eier parallel mit drei andern Zuchten, welche von normalreifen *Esculenta*-Pärchen stammten, unter wechselnden Temperaturen; teils wurden die Eier von Anfang an, teils nach einigen Tagen der Entwicklung in die Wärme verbracht (22° C., später bis zu 30°), teils wurden sie bei wechselnder Zimmertemperatur, teils in Kälte (15°) kultiviert. Um reichlich füttern zu können, benutzte ich Behälter aus Drahtgitter, die in größere Bassins eingesetzt wurden, und ließ das Wasser durchströmen. Leider hatte ich über große Sterblichkeit in allen Kulturen zu klagen, was wohl teils damit zusammenhängt, daß *R. esculenta* empfindlicher ist als *R. temporaria*, teils durch den hohen Kalkgehalt unsres Wasserleitungswassers veranlaßt wurde. Leider wurde ich zu spät darauf aufmerksam, daß schon frühere Experimentatoren, ja sogar schon ROESEL v. ROSENHOF, auf den schädigenden Einfluß kalkhaltigen Wassers aufmerksam geworden waren. Es entwickelte sich von den angesetzten Kulturen immer nur ein geringer Prozentsatz (20—40 %) bis zur Metamorphose, bzw. bis zu einem Stadium, auf dem sich das Geschlecht mit Sicherheit bestimmen ließ. Ich schicke das voraus, weil durch diese großen Zuchtverluste die Beweiskraft meiner Ergebnisse nicht unbeträchtlich beeinträchtigt wird. Addiere ich nun sämtliche männlichen und weiblichen Frösche, welche von demselben Pärchen stammten, unbekümmert um die Temperaturen, bei denen sie gehalten worden waren, so komme ich für die von mir angesetzten Kulturen zu folgenden Verhältnissen männlicher und weiblicher Individuen zueinander.

Frühreife Eier, Kultur A	0 ♀	40 ♂
Normal abgelegte Eier, Kultur B	90 ♀	78 ♂
» » » » C	21 ♀	89 ♂
» » » » D	84 ♀	189 ♂
Überreife Eier, Kultur E	13 ♂	317 ♂

In dieser Übersicht sind die Kulturen B, C und D als Normalkulturen zu bezeichnen, als Kulturen, welche zur Zeit normaler Geschlechtsreife angesetzt wurden; sie waren auch noch dadurch charakterisiert, daß die Eier in denselben sehr gleichförmig angingen. A ist die schon besprochene Kultur verfrühter Reife, E die überreife Kultur. Letzteren beiden Kulturen ist gemeinsam, daß die Befruchtung zu einer Zeit vorgenommen wurde, in welcher das Optimum der Entwicklungsmöglichkeit noch nicht erzielt war, oder anfang überschritten zu werden; ihnen ist ferner das enorme Präponderieren des männlichen Charakters gemeinsam, indem im einen Fall nur Männchen, im andern Fall zwar auch Weibchen, aber in ganz verschwindender Zahl produziert wurden. Da alle Kulturen unter ganz gleichen Existenzbedingungen gehalten wurden, ist es äußerst unwahrscheinlich, daß das so ganz andre Sexualitätsverhältnis in den Kulturen A und E einerseits, den Kulturen B, C und D andererseits auf einer die beiden Geschlechter verschieden dezimierenden Auslese beruhe. Alles spricht vielmehr dafür, daß das so sehr verschiedene Sexualitätsverhältnis eine Konsequenz der verschiedenen Reifezustände des Eies ist, daß auf der Höhe der Laichperiode ein Optimum für das weibliche Geschlecht gegeben ist, welches zugunsten des männlichen Geschlechts abgeändert wird, je näher sich die Eier dem Anfange oder dem Ende der Laichfähigkeit befanden. Dieses Resultat verdient um so mehr Beachtung, als es mit manchen Erfahrungen der Tierzüchter übereinstimmt. Auch die merkwürdige Erscheinung, daß die Tendenz der Eier, Männchen zu produzieren, hart an die Grenze fällt, in der ihre normale Entwicklungsfähigkeit aufhört, findet ihren Widerhall in statistischen Erfahrungen. Es ist eine längst bekannte Erfahrung, daß die Sterblichkeit männlicher Kinder im ersten Lebensjahre erheblich größer ist als die der weiblichen. Hierzu gesellt sich eine weitere statistisch ermittelte Tatsache. Das gewöhnliche Sexualitätsverhältnis für den Menschen ist 105—106; d. h. auf 100 Mädchen entfallen bei der Geburt 105—106 Knaben. Bei den Totgeburten steigt das Sexualitätsverhältnis auf 135, und bei den Frühgeburten, für welche allerdings, soweit ich die Verhältnisse kenne, ein sehr geringes statistisches Material vorliegt, auf 159—174 %. Diese Zahlen sprechen gleichfalls für die Ansicht, daß der Zustand der befruchteten Eizelle, welcher Ausgangspunkt männlicher Entwicklung wird, hart an die Grenze

anstößt, wo die Entwicklungsfähigkeit geschädigt oder ganz aufgehoben ist.

Nun gälte es, die soeben besprochene auffällige Prädisposition verfrüht gereifter und überreifer Eier zu männlicher Entwicklung mit der Lehre von der Kernplasmarelation in Beziehung zu setzen. Für die verfrühte Reife hatte ich vor Beginn meiner Experimente eine männliche Kernplasmarelation erwartet, weil voraussichtlich auf dem kritischen Stadium eine ungenügende Ausbildung von Protoplasma stattgefunden habe. Für die überreifen Eier ist eine derartige Erklärung ausgeschlossen. Denn es liegt kein Grund zur Annahme vor, daß ein überreifes Ei geringere Mengen von Protoplasma habe, als ein auf der Höhe der Geschlechtsreife abgesetztes Ei. Nach meiner Meinung können hier die Veränderungen nur vom Kern ausgegangen sein, indem dieser eine Zunahme seiner Substanz erfahren hat. Ich habe mir hierüber Vorstellungen gebildet, zu deren Erläuterung ich etwas weiter ausholen muß.

Es wurde zuerst durch meine Untersuchungen, später durch die Untersuchungen LOEBs dargetan, daß durch Einwirkung chemischer Agentien die Eier zu parthenogenetischer Entwicklung angeregt werden. LOEB hat sich das große Verdienst erworben, diese Methode so weit zu vervollkommen, daß die durch Reagentien eingeleitete künstliche parthenogenetische Entwicklung zur Ausbildung normaler Larven führte. Nach meinen Erfahrungen an Seeegelleiern tritt eine Tendenz zu parthenogenetischer Entwicklung auch ohne Reagentienwirkung spontan auf, wenn die Eier längere Zeit ohne Befruchtung im Seewasser liegen bleiben, nur kommt sie bald zum Stillstand. Bei Seesternen dagegen entwickeln sich (C. GREEFF, O. HERTWIG) bei dieser spontanen Parthenogenesis Blastulae und Gastrulae. Wahrscheinlich ist eine größere oder geringere Tendenz zur Parthenogenesis allen Eiern gemeinsam, und so auch den Batrachiereiern. Da diese auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel in den Uterus übertreten, würde die Tendenz bei langem Aufenthalt im Uterus zunächst zur Beendigung der Eireife führen, vielleicht später auch zu Stoffaustausch zwischen Eikern und Protoplasma, was jedoch erst durch genauere Untersuchung bewiesen werden müßte. Die Befruchtung überreifer Eier würde somit die Befruchtung von Eiern sein, bei denen die ersten Vorbereitungen zu parthenogenetischer Entwicklung schon eingeleitet waren.

Daß Parthenogenesis zu den geschlechtsbestimmenden Faktoren gehört, und zwar indem sie das männliche Geschlecht begünstigt, lehren die oben schon berücksichtigten Erfahrungen an Bieneneiern, welche im unbefruchteten Zustand Männchen liefern.

An der Bedeutsamkeit dieser Tatsache wird nichts dadurch geändert, daß bei andern Hymenopteren, ferner bei Aphiden und Daphniden viele parthenogenetische rein weibliche Generationen aufeinander folgen, ehe Männchen gebildet werden. Denn es kann ja keinem Zweifel unterliegen, daß die Eier verschiedener Tierarten rücksichtlich der geschlechtlichen Differenzierung sehr verschieden reguliert sind. Es wird Eier von gleichsam labilem sexuellem Gleichgewicht geben, welche auf geschlechtsbestimmende Einflüsse rasch reagieren, andererseits Eier oder Eigenerationen, welche nach einer Richtung, sei es nach der weiblichen, sei es nach der männlichen prädisponiert sind, welche daher nur durch energische oder durch häufig wiederholte Einflüsse umgestimmt werden können. Das Bienenei möchte ich als ein Ei von labilem sexuellem Gleichgewicht deuten, die Eier der aus einem Winterei ausschlüpfenden Aphiden und Daphniden dagegen als Eier mit stark ausgeprägtem weiblichem Charakter. Es müssen hier mehrere, bei manchen Arten sehr zahlreiche Generationen dem Einfluß der Parthenogenese und der damit verbundenen, durch autogene Entwicklung bedingten Umgestaltung der Kernplasmarelation unterworfen werden, ehe die kumulierte Wirkung ausreicht, um das Auftreten männlicher Tiere zu veranlassen.

Ich glaube, die gegebenen Auseinandersetzungen genügen, um verständlich zu machen, wie ich mir die Begünstigung des männlichen Geschlechts durch Überreife der Eier zu erklären versuche. Daraus ergeben sich Konsequenzen für die Beurteilung des Wechselverhältnisses zwischen Befruchtung und Geschlechtsbestimmung, worauf ich hier noch eingehen möchte.

Wenn die Parthenogenese die Entwicklung der Eier nach der männlichen Seite begünstigt, so ist man genötigt anzunehmen, daß die Befruchtung geeignet ist, die weiblichen Tendenzen zu verstärken. Damit tritt das Geschlechtsproblem in engste Fühlung mit dem Befruchtungsproblem, mit der Frage: was ist die physiologische Aufgabe der Befruchtung?

Die meisten Zoologen neigen wohl jetzt der von WEISMANN ausgehenden Auffassung der Befruchtung zu, nach welcher der Befruchtung die Aufgabe zufällt, durch Amphimixis, d. h. durch mannigfaltige Mischung der Eigenschaften eines Elternpaares eine Fülle von Gestalten hervorzurufen, aus denen die natürliche Zuchtwahl die geeigneten zu dauernden macht. Die Befruchtung wäre dann eine zweckmäßige Einrichtung der Organismenwelt, keine notwendige Folgerscheinung des Lebensprozesses; in diesem Falle wäre gar nicht abzusehen, wie die Befruchtung geschlechtsbestimmend wirken möchte, und zwar immer im gleichen Sinne.

Im Gegensatz zu der WEISMANNschen Auffassung nahm man früher an, daß die Befruchtung, und zwar die Befruchtung durch Organismen von nicht allzugroßer Verwandtschaft (»Auffrischung des Blutes«) nötig sei, um eine gedeihliche Entwicklung der Nachkommenschaft zu ermöglichen. Diese Auffassung, welche die Befruchtung für eine physiologische Notwendigkeit hält, die aber die Lehre von der Amphimixis als Mittel zur Zuchtwahl keineswegs ausschließen würde, halte ich für die richtige. Wie eine autogene Entwicklung auf die Dauer bei Protozoen zu Degenerations- und Depressionszuständen führt, so wird ein Gleiches auch für die vielzelligen Organismen gelten. Man hat zwar eingewandt, daß es Pflanzen gibt, welche seit Jahrhunderten sich vegetativ durch Sprößlinge vermehren, ohne eine Schädigung erkennen zu lassen, und daraus geschlossen, daß es mit dem schädigenden Einfluß der autogenen Entwicklung nicht so schlimm bestellt sein könne, daß die Befruchtung daher nicht den Zweck haben könne, diesem schädigenden Einfluß entgegenzuwirken. Ich kann dieser Schlußfolgerung nicht zustimmen, glaube vielmehr, daß in allen den angezogenen Fällen, in denen die Natur gleichsam auf die Befruchtung verzichtet hat, die heilsame Wirkung der Befruchtung dem Organismus durch anderweitige Einrichtungen ersetzt wird. Wir kennen bei den Protozoen derartige vikariierende Einrichtungen in den spontanen Zellreorganisationen und in der ebenfalls mit einer Zellreorganisation einhergehenden Cystenruhe. Auch die Ruhezustände der Pflanzen, z. B. die Winterruhe, werden einen Ersatz für die Wirkung der Befruchtung liefern und in gleichem Maße die letztere entbehrlich machen.

Die Ansicht, daß die Befruchtung eine im Wesen der Organismen tief begründete Erscheinung ist, hat eine wesentliche Stütze durch den Nachweis erfahren, daß die Befruchtung auch bei den Protozoen weit verbreitet ist, ich glaube wir werden bald sagen können, allgemein verbreitet ist. Sehr wichtig ist ferner die Verbreitungsweise und die Häufigkeit der Befruchtungsprozesse in den einzelnen Gruppen der Organismen. Es ist unverkennbar, daß, je höher die Organisation eines Tieres ist, je lebhafter seine Funktionen ablaufen, um so mehr die Befruchtung zu einer unabweislichen Notwendigkeit wird und je die Fortpflanzung mit geschlechtlichen Vorgängen verknüpft wird.

Wenn wir uns nun von der dem Organismus förderlichen Wirkung der Befruchtung ein genaueres Bild zu machen versuchen, so müssen wir zunächst hervorheben, daß experimentelle Untersuchungen an Protozoen zu dem sicheren Resultat geführt haben, daß die Befruchtung unmöglich den Zweck haben kann, dem Organismus eine ihm abhanden gekommene Teilfähigkeit wieder zu verleihen. Ich habe

daher die Hypothese aufgestellt, es möchte die Befruchtung ein regulatorischer Vorgang sein; das Einführen eines fremden Elements, wie es der Spermakern ist, möchte eine übermäßige Entfaltung der Zell-tätigkeit hintanhaltend. Wie ein übermäßiges Anwachsen der Kernsubstanz bei Protozoen Ursache wird, daß Befruchtungsvorgänge ausgelöst werden, so wäre umgekehrt die Befruchtung ein Mittel, der dem Organismus schädlichen funktionellen Kernhypertrophie entgegenzuwirken.

Diese Hypothese würde nicht nur den Vorteil bieten, die schädlichen Folgen der autogenen Entwicklung sowie auch der Inzucht zu erklären; sie würde auch erklären, wie die Befruchtung geschlechtsbestimmend wirken kann. Wir hätten dann zu erwarten, daß die geschlechtsbestimmende Wirkung der Befruchtung um so mehr auf die Erzeugung von Männchen wirken wird, je differenter organisiert und je wirksamer im Vergleich zum Ei das Spermatozoon ist. Je ähnlicher Ei- und Spermakern sind, wie es bei Inzucht zutrifft, um so günstiger wird der Verlauf der Befruchtung für die Erzeugung von Männchen sein, was ja im allgemeinen mit den Erfahrungen der Tierzüchter übereinstimmt. Eine anderweitige Abschwächung der Wirkung des Spermakerns kann dadurch herbeigeführt werden, daß seine Substanz an vitaler Energie oder an Masse abnimmt. Den ersten Punkt, welcher bekanntlich in der Sexualitätsstatistik eine große Rolle spielt, lasse ich außer acht; dagegen möchte ich die Reduktion der Kernmasse hier zur Sprache bringen, da dieselbe für die Spermatozoen mancher wirbelloser Tiere (Mollusken und Arthropoden) nachgewiesen und am genauesten für *Paludina vivipara* untersucht worden ist. Die Wirkungsweise derartiger chromatinarmer (oligopyrener) oder chromatinfreier (apyrener) Spermatozoen ist vollkommen rätselhaft. Der Umstand, daß die apyrenen und oligopyrenen Spermatozoen in gleicher Anzahl wie die eupyrenen vorkommen, macht die von vielen Seiten geäußerte Vermutung, daß sie nicht zur Befruchtung verwandt werden möchten, im höchsten Maße unwahrscheinlich. Zudem hat sich ein, die merkwürdigen Verhältnisse bearbeitender Schüler von mir, Herr POPOFF, im Gegensatz zu früheren Autoren davon überzeugt, daß beiderlei Spermatozoen, wenn auch nicht immer, so doch häufig im Receptaculum seminis und am oberen Ende des Oviducts, d. h. an der Stelle, wo zu erwarten steht, daß die Befruchtung der Eier vollzogen wird, gefunden werden. Nehmen wir an, daß apyrene Spermatozoen zur »Befruchtung« verwandt werden, so würde das keine echte Befruchtung, keine Vereinigung väterlicher und mütterlicher Kernteile sein, sondern nur eine Entwicklungserregung; im Prinzip würde somit der Vorgang mit Parthenogenesis übereinstimmen. Die unvoll-

kommene Befruchtung mit oligopyrenen Spermatozoen würde dann in ihren Wirkungen auf der Grenze zwischen Parthenogenese und echter Befruchtung stehen. Das alles legt die Vermutung nahe, daß die merkwürdige Differenzierung der Spermatozoen mit der Geschlechtsbestimmung zu tun hat, daß die »Befruchtung« mit apyrenen und oligopyrenen Spermatozoen die Aufgabe hat, Männchen zu erzeugen. Die geschlechtsbestimmende Fähigkeit, welche bei der Bildung großer dotterreicher und kleiner rudimentärer Eier dem Weibchen zugewiesen ist, würde in diesem Fall auf das männliche Geschlecht übergegangen sein.

b. Einfluß der Temperatur. Da ich selbst die Einwirkung von Temperaturen auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Protozoen untersucht und die Herren ISSAKOWITSCH und v. MALSEN veranlaßt hatte, sich mit dem Studium der geschlechtlichen Differenzierung wirbelloser Tiere unter dem Einfluß wechselnder Temperaturen zu befassen, so lag es nahe, auch Froschkulturen in Wärme, Kälte und Zimmertemperatur zu halten. Ich habe derartige Versuche mit *Rana temporaria* und *R. esculenta* im vorigen Jahr begonnen und sie in diesem Jahre fortgesetzt. Ich bin mit den dabei erzielten Resultaten wenig zufrieden. Das Problem ist hier sehr kompliziert, viel komplizierter als es auf den ersten Blick erscheint. Schwierigkeiten, auf die ich hier zunächst nicht eingehen kann, ergeben sich bei der richtigen Auswahl der Temperaturen; weitere Schwierigkeiten beziehen sich auf den Zeitpunkt, in welchem man mit der Einwirkung der besonders hohen oder besonders niedrigen Temperatur beginnen soll. Nach meinen jetzigen Erfahrungen scheint es z. B. nicht gleichgültig zu sein, ob man die Eier zurzeit der Befruchtung oder während der Embryonalentwicklung oder während des postembryonalen Larvenlebens den Einflüssen erhöhter oder erniedrigter Temperatur aussetzt. Nach allem, was wir wissen, besitzt das Ei während des Befruchtungsprozesses einen hohen Grad von Anpassungsfähigkeit an veränderte Existenzbedingungen, welcher später nicht in gleichem Maße vorhanden ist.

Auch die Größe des Eies, auf die ich schon oben gelegentlich zu sprechen kam, bildet einen wichtigen Faktor, der Berücksichtigung verlangt. Es ist schon seit langem bekannt, daß die Größe der Amphibieneier außerordentlich variiert. Ich fand bei *R. esculenta*, daß einige Weibchen Eier von 1,1 mm Durchmesser hatten, andre von 1,8; ähnliches gilt von *R. temporaria*, deren Eier im Durchschnitt größer sind, als die von *R. esculenta*. Als ich oben die Bedeutung der Eigröße besprach, habe ich auf die sich zunächst bietende Erklärung hingewiesen, daß die Größendifferenz mit der geschlechtlichen

Differenzierung zusammenhängt, daß kleine Eier Männchen, große Eier Weibchen liefern möchten. Es ist wahrscheinlich, daß eine derartige Behauptung auf Größendifferenzen innerhalb eines und desselben Geleges beschränkt werden muß, obwohl auch hierfür die nötigen Beweise bei Batrachiern erst zu erbringen wären. Die Größendifferenzen zwischen Eiern, die von verschiedenen Individuen stammen, sind dagegen sicherlich wohl Folgen individueller Variationen, die für die Sexualitätsfrage untergeordnete Bedeutung haben. Ich bin geneigt, diese von Individuum zu Individuum sich ergebenden Unterschiede mit den äußerst wechselnden Temperaturbedingungen in Zusammenhang zu bringen, unter denen die Frösche laichen. Nach dem, was ich über die Korrelation von Kern- und Zellgröße einerseits und der Temperatur der Umgebung andererseits kennen gelernt habe, werden Eier von verschiedener Größe je nach den Temperaturen, welche sie vorfinden, in ihrer Entwicklung bald förderlich, bald schädlich beeinflusst werden. Ich glaube, daß die wechselnden Eigößen gleichsam Versicherungen der Art sind gegen die verschiedenen Temperaturen. Kleinere Eier mit großer Kernplasmarelation halte ich für Kälteeier, und umgekehrt. Ich bin auf diese Vermutung gekommen, weil ich wiederholt die Beobachtung machte, daß von einer Kultur, welche bei mittlerer Temperatur befruchtet wurde und zur Hälfte allmählich in Kälte, zur andern Hälfte in Wärme übertragen wurde, die beiden Hälften sich ganz verschieden verhielten. Bald herrschte in der Wärme, bald in der Kälte große Sterblichkeit, zumeist das erstere. Von einer aus dem Freien stammenden, durch besondere Kleinheit der Eier ausgezeichneten Kultur von *R. temporaria* gingen in der Wärme (22° C.) alle Larven kurz vor oder nach dem Ausschlüpfen zugrunde, in der Kälte dagegen blieb alles am Leben. Diese Kultur scheint, soweit es sich jetzt schon überblicken läßt, trotz der Kleinheit der Eier, einen ganz außerordentlichen Prozentsatz von Weibchen zu liefern. Auch für *R. esculenta* stehen mir ähnliche Beobachtungen zu Gebote. Die Laichzeit von *R. esculenta* trat diesmal nach längerer außergewöhnlicher Kälte bei rapid ansteigender Temperatur ein. Es stellte sich dabei heraus, daß von zwei bei Zimmertemperatur befruchteten und kultivierten Gelegen, deren Eier die außerordentlich geringe Größe von 1,1 und 1,3 mm besaßen, das eine gar nicht anging, das andre es nicht über das Gastrulastadium hinaus brachte. Es herrschte damals in meinem Zimmer eine unverhältnismäßig hohe Temperatur.

Parallelkulturen in Wärme (25° C.), bei niederer Temperatur (im Mittel 16°) und bei Kälte (13°) habe ich zunächst von *Rana temporaria* angestellt. Ich hatte in Wärme und Kälte sehr große Verluste, so daß

ich von einem Ausgangsmaterial von 200 Tieren nur 67 resp. 30 Tiere leidlich weit kultivieren konnte; dagegen brachte ich im Zimmer 122 Tiere zur Metamorphose. Neue Schwierigkeiten ergaben sich bei der Geschlechtsbestimmung. Von den 67 Wärmetieren konnte ich mit ziemlicher Sicherheit 4 als Männchen, alle andern als Weibchen bestimmen. Von den beiden andern Kulturen bekam ich bei Lupenuntersuchung die Vorstellung, daß ein ganz enormer Prozentsatz, in der Kälte sogar alles Männchen seien. Bei Untersuchung auf Schnitten fand ich aber bei vielen von mir für Männchen erklärten Tieren größere oder geringere Mengen von Eiern, so daß ich mit der Geschlechtsbestimmung in größte Unsicherheit geriet, ob hier Hoden mit eingestreuten Eiern oder durch kühle Temperatur zurückgehaltene Ovarien vorlagen. Unzweifelhaft wird die Geschlechtsentwicklung unverhältnismäßig mehr durch Kälte verlangsamt, als die Entwicklung der übrigen Organe. Ich muß daher diesen ersten Versuch mit *Rana temporaria* zunächst für mißglückt halten.

Bei *Rana esculenta* gelingt es sehr leicht, auf relativ frühen Stadien der Entwicklung das Geschlecht zu bestimmen, so daß ich in dieser Hinsicht das Tier für ein ausgezeichnetes Objekt erklären muß. Hier hatte ich aber, wie oben schon erwähnt, ganz außerordentliche Kulturverluste. Im allgemeinen hatte ich zu niedere Temperaturen angewandt, so daß meine Wärmekulturen (anfangs 22°, später bis 26°, schließlich 30°) etwa den natürlichen Temperaturen entsprachen, die mittleren Temperaturen (18—21°) schon als kühle Temperaturen gelten müssen. Die Kältekulturen (anfangs 13°, später 15°) starben fast ganz aus.

Wenn ich alle in Wärme bis zur Metamorphose gezüchteten Tiere nach ihrem Geschlecht zusammenstelle, so erhalte ich 127 Weibchen zu 245 Männchen, das ist nahezu ein Verhältnis von 1 : 2; stelle ich in gleicher Weise die in kühler oder kalter Kultur erhaltenen Tiere zusammen, so kommt das Verhältnis von 1 : 5 heraus (54 Weibchen zu 282 Männchen). Nun empfiehlt es sich, die überreife Kultur, welche ganz überwiegend Männchen geliefert hat, bei der Aufstellung unberücksichtigt zu lassen; dann verändern sich die Zahlen für die Wärmekultur in 121 : 133, für die Kältekultur in 47 : 92; im ersteren Fall wäre das Verhältnis nahezu 1 : 1, im zweiten Fall nahezu 1 : 2. Im allgemeinen sprechen diese Zahlen dafür, daß die Wärme die Erzeugung von Weibchen begünstigt. Leider sind die Zahlen für statistische Resultate viel zu gering. Ich würde ihnen noch geringere Bedeutung beimessen, wenn nicht die bei Daphniden und Dinophilus gemachten Erfahrungen eine Beeinflussung des Geschlechts durch die Temperatur außer Zweifel stellten.

Ich habe in diesem Jahr die Temperaturversuche fortgesetzt und

werde sie auch in den nächsten Jahren wiederholen und dabei sie auch auf Warmblüter ausdehnen. Viele werden zwar diesen letzteren Versuchen keine günstige Prognose stellen, weil die Warmblüter in ihrer eignen Temperatur von der Temperatur der Umgebung unabhängig sein sollen. Indessen spricht die Erscheinung, daß die Geschlechtsreife in heißen Klimaten viel früher eintritt als in kalten, dafür, daß der Geschlechtsapparat von äußeren Temperatureinflüssen doch betroffen wird.

Nachtrag. Im laufenden Jahre habe ich die im vorigen Jahr begonnenen Untersuchungen an neuem Material fortgeführt zunächst an *Rana temporaria*, dann an *R. esculenta*. Besonders habe ich mein Augenmerk auf die Kultur überreifer Eier gerichtet. Ich verschaffte sie mir diesmal, indem ich Pärchen trennte und die Befruchtung erst vornahm, als das Weibchen, trotzdem es möglichst trocken (d. h. selbst feucht, aber ohne Wasser im Glas) gehalten wurde, anfang Eier spontan abzulegen. Auch hier ergab sich wieder eine sehr große Sterblichkeit, z. T. schon auf sehr frühen Stadien der Entwicklung, so daß nicht einmal die Hälfte der Eier, bei einem Weibchen, das die Eier sehr lang bei sich behielt, nicht einmal der zehnte Teil der Eier ausschlüpfte. Unter den ausgeschlüpften Tieren herrschte anfangs große Sterblichkeit, besonders bei der zweiten Kultur. Immerhin erhielt ich schon jetzt, wo noch viele Larven nicht metamorphosiert sind, einige Hundert Fröschen, alles Männchen bis auf wenige Weibchen und wenige Tiere, bei denen das Geschlecht sich nur auf Schnitten feststellen läßt, eine Untersuchung, die noch aussteht. Das Bedürfnis, das Problem noch exakter zu behandeln, veranlaßte mich, bei *R. esculenta* das Verfahren zu modifizieren. Die Trennung von Männchen und Weibchen wurde erst vorgenommen, als das Weibchen einen Teil seiner Eier abgelegt hatte. Der Rest der Eier wurde dann zwei Tage darauf befruchtet. Mit Hilfe dieses Verfahrens ist es möglich, normale Eier mit Eiern desselben Tieres, die einen, zwei oder drei Tage Überreife zeigten, zu vergleichen. Durch Variieren dieses Verfahrens wird es möglich sein, ganz sichere Resultate zu erzielen. Ausführliches kann ich über die *Esculenta*-Experimente nicht berichten, da die Entwicklung noch nicht genügend vorgeschritten ist; nur das Eine scheint mir schon jetzt hervorzugehen, daß die überreifen Eier Larven von bedeutenderer Größe erzeugen, welche fast ausschließlich Männchen sind, während die Normalkultur annähernd gleichviel Männchen und Weibchen enthielt, Erscheinungen, die sehr gut zu meiner Auffassung stimmen, daß bei überreifen Eiern der regulierende Einfluß der Befruchtung nicht so zur Geltung kommt. — Ferner möchte ich in diesem Nachtrag einem Einwand begegnen, den man meiner Auf-

fassung, daß Parthenogenesis überall in gleicher Weise geschlechtsbestimmend wirken muß, machen könnte. MAUPAS ist bei seinen sehr interessanten Untersuchungen über die Fortpflanzung von Rhabditiden zu dem höchst merkwürdigen Resultat gekommen, daß parthenogenetisch sich fortpflanzende Weibchen protogynäische Hermaphroditen erzeugen, befruchtete Weibchen dagegen reine Weibchen. Mir ist es wahrscheinlich, daß hier die Befruchtung entwicklungshemmend wirkt und dadurch Ursache wird, daß die Entwicklung mit der Bildung der Eier zum Stillstand kommt.

Herr Prof. KÜKENTHAL gibt eine kurze Erläuterung zu seiner Demonstration zweier *Hylobates*-Bälge aus Sumatra, welche sonst vollkommen mit *H. agilis* E. GEOFFR. und FR. CUV. übereinstimmen, sich aber durch den Besitz relativ ansehnlicher äußerer Nasenbildungen auszeichnen. Die flache, durch eine mediane Längsfurche geteilte Nase ist etwa einen Centimeter lang, und verbreitert sich vorn auf nahezu einen Centimeter. Beide Exemplare, Männchen und Weibchen, stammen von Pelawi (Ostsumatra), wo sie von Prof. W. VOLZ aus Breslau im vorigen Jahre erbeutet worden sind. Zwei weiteren Bälgen vom gleichen Fundort fehlt dieses absonderliche Merkmal durchaus, und diese stimmen vollkommen mit *H. agilis* überein.

Vortrag des Herrn Prof. SIMROTH (Leipzig):

Bemerkungen zu einer Theorie des Lebens.

Der Versuch, die in der belebten Natur wirksamen Kräfte mit denen der anorganischen in Einklang zu bringen, dürfte nur dann einige Aussicht auf Erfolg haben, wenn er sich auf eine möglichst breite Grundlage stellt.

Ich habe auf der vorjährigen Versammlung unsrer Gesellschaft auf die Ähnlichkeit zwischen den Verbindungen des Kohlenstoffs und denen des Siliciums hingewiesen, auf den festweichen Zustand des Protoplasmas, welchen es mit den Gläsern gemein hat, die sich in der sog. Fluidalstruktur befinden, d. h. in einem Grenzraum von Temperaturen zwischen dem Erstarrungs- und Schmelzpunkt. Allerdings wird die obere Temperaturgrenze beim Protoplasma nicht, wie bei den Silicaten, durch den Schmelzpunkt gesetzt, sondern durch die Gerinnungswärme; denn es ist chemisch zu hinfällig und zu veränderlich, als daß es ohne weitere Umwandlung sich einschmelzen ließe. Im übrigen bleibt die Parallele scharf, es handelt sich in der Fluidalstruktur um gewisse Temperaturgrenzen, die oberhalb des Erstarrungspunktes liegen,

bei beiderlei Stoffen. Nur daß die Erstarrung der Silicate bei der Abkühlung der Erde längst erfolgt war, als die Schöpfung des Protoplasmas möglich wurde. Für die Zwischentemperatur, also etwa von Rotglut bis herab zu 60° , ergab sich zunächst die Möglichkeit der Entstehung der einfachsten organischen Verbindungen, denen bei weiterer Herabdrückung der Wärme immer kompliziertere folgten, bis endlich das Protoplasma auftrat. Noch weitere Abkühlung würde schließlich auch dieses und damit das Leben erstarren lassen wie die Silicate.

Hierzu zunächst ein paar weitere Punkte. Eine wesentliche Eigenschaft vieler organischer Körper ist ihre hohe Elastizität. Sie kommt wohl überall bei den Vorgängen des Lebens in Frage, bei den Verbiegungen einer Pflanze im Winde, bei jeder Verschiebung tierischer Organe gegeneinander, in höchstem Maße bei dem eigentlichen locomotorischen Element, beim Muskel während der Tätigkeit. Als tote, äußerst elastische Substanzen mögen Elfenbein mit geringer und Gummi mit großer Veränderbarkeit der Form genannt sein. Die meisten Versuche, etwa die Kontraktion des Muskels zu erklären, greifen wieder auf organische, wenn auch tote Stoffe, zurück, auf die Quellbarkeit von Pflanzenfasern u. dgl. Das Problem muß wohl, um zuerst verständlich zu sein, noch weiter gefaßt werden über das organische hinaus. Meines Wissens gibt es unter den anorganischen Stoffen nur wenige, die sich an Elastizität mit den Organismen messen können, und sie bieten besonderes Interesse.

1) Der Schwefel in jenem zähen Zustande, den er in mittlerer Lage zwischen dem Schmelz- und dem Siedepunkt annimmt. In dieser Wärme ist er, eine Zeitlang auch noch nach rascher Abkühlung, leim- oder kautschukartig und bis zu recht beträchtlichem Grade elastisch. Man wird aber kaum fehlgehen, wenn man diesem sog. amorphen Schwefel gleichfalls Fluidalstruktur zuschreibt. Die mikroskopische Analyse steht wohl noch aus, bei der Schwierigkeit der Untersuchung des vergänglichen Zustandes. Jedenfalls hat man wohl die Temperaturlage, die so ganz den Silicaten entspricht, und dazu den Dimorphismus, die Umwandlung rhombischer Kristalle in monokline und umgekehrt, im Auge zu behalten.

2) Kieselsäure und ihre Verbindungen sind in dünnen Fäden äußerst elastisch, es genügt, an gesponnenes Glas zu erinnern.

3) Wenn der Kohlenstoff selbst in keiner seiner Allotropien elastisch zu sein scheint, so genügt doch eine geringe Beimengung von Silicium oder Kohle zu manchen Metallen, namentlich Eisen, um diesem hohe Elastizität zu verleihen. Man braucht sich nur der vielen Experimente zu erinnern, die vor etwa hundert Jahren und später angestellt wurden, um die Ursache der Umwandlung des ge-

meinen Guß- oder Schmiedeeisens in den elastischen Stahl zu erforschen. Alle möglichen Elemente wurden herangezogen, Edelmetalle u. a. Schließlich blieb man bei Si und C stehen, bis zuletzt der Kohlenstoff das Feld behauptete. Es stellt sich also heraus, daß die Kohle auch in der anorganischen Welt das Vorrecht hat, andern Elementen die höchste Elastizität zu übermitteln, sie erscheint auch in dieser Hinsicht für die Schöpfung der Lebewesen prädestiniert.

Vielleicht gehört hierher noch eine andre Bemerkung. Kohlenstoff in der schwarzen amorphen Allotropie hat wohl von allen Körpern das tiefste Schwarz, die höchste Licht- und Wärmeabsorption. Geht diese Eigenschaft auch auf die Verbindungen über? Die neuere Chemie läßt, wenn sie auch beim Übergange eines Elements in Verbindungen auf der einen Seite das Verschwinden seiner Eigenschaften betont, andererseits diese doch fortbestehen in der Ionentheorie. Es genüge der Hinweis auf das Radium, das wohl in allen seinen Verbindungen seine merkwürdigen Fähigkeiten bewahren soll, oder auf die seltenen Erden u. dgl. m. In dieser Hinsicht scheinen Versuche zu fehlen bez. der Frage, inwieweit Kohlenstoffverbindungen, wenn sie durchsichtig werden, auch die Wärme hindurchlassen. Sind wasserklare, pelagische Tiere z. B. auch diatherman oder nicht?

Hier setzt eine andre Kontroverse ein über die Konstitution chemischer Verbindungen. WILHELM OSTWALD legte seinerzeit Gewicht darauf, daß wir aus unsrer wissenschaftlichen Terminologie nach Möglichkeit alle rein hypothetischen Ausdrücke zu verbannen und uns lediglich an die wirkliche sinnliche Erfahrung halten sollen. Atom und Molekül wurden für überflüssig erklärt. Wenn dafür die Ionenlehre einen Begriff geben sollte, der lediglich auf stoffliche Eigenschaften, nicht aber auf bestimmte kleinste, aber unsichtbare Teilchen abzielte, so wurde in der Praxis doch nur der Teufel durch Beelzebub ausgetrieben; denn zu den Atomen sind nicht nur Ionen, sondern noch Elektronen gekommen. Es scheint eben auf unsrer jetzigen geistigen Entwicklungsstufe unserm Denken notwendig, die Vorstellungen an solche kleinste Teilchen, man möchte sie Infinitesimale nennen, zu binden. WISLICENUS kam denn auch in seiner Leipziger Rektoratsrede zu dem Schluß: »Unser Denken wird immer atomistisch sein«, also in striktem Gegensatz zu OSTWALD.

Untersucht man die Begründung dieser Behauptung in der Chemie schlechthin, so wird man finden, daß es weniger die Beziehungen der äquivalenten Massenverhältnisse sind, die etwa im AVOGADROSCHEN Gesetz den Ausdruck und Begriff der Molekularformel und des Moleküls zu erheischen scheinen, als vielmehr die Strukturformeln der organischen Chemie. Hier scheint deren Wert als wirklicher

Ausdruck des Molekulargefüges nach jeder Richtung hin plausibel. Einmal zeigt die Geschichte der organischen Chemie die ungeheure heuristische Bedeutung dieser Formeln, denn fast jede korrekte Aufstellung einer solchen Konstitutionsformel wurde die Grundlage für eine große Menge von Entdeckungen neuer Stoffe, die durch planmäßige Synthese gewonnen waren; sodann aber schien die Erklärung isomerer Substanzen nur auf diese Weise möglich, und schließlich fanden Formeln, die bei gleichem Molekulargefüge noch eine Abweichung in der Struktur zuließen, ihren sichtbaren Ausdruck in verschiedener Kristallausbildung wie bei der Weinsäure. Denn man kann die Salze der Weinsäure, welche das polarisierte Licht rechts dreht, von denen der linksdrehenden bereits an bestimmten Kristallflächen unterscheiden. Freilich scheint es theoretisch ebenso leicht, die Unhaltbarkeit derselben Vorstellungsweise zu zeigen. Die beiden optisch aktiven Weinsäuren sollen auf entgegengesetzter Lagerung des asymmetrischen Kohlenstoffatoms beruhen. Je nachdem es nach der einen oder andern Seite gerichtet ist, soll eine Kristallfläche entstehen, die ebenso nach der einen oder andern Seite sich wendet, daher diese Kristalle der beiden antimeren Weinsäuren zueinander symmetrisch, spiegelbildlich sind. So bestimmt hier das Kohlenstoffatom als Tetraeder auftritt, so unmöglich ist es trotzdem, diese mit den organischen Strukturformeln allgemein verbundene Vorstellung auch nur zur Erklärung des einfachsten Moleküls zu benutzen. Zwei Tetraederatome können wohl, in einfacher Bindung, mit je einer Ecke, in zweifacher mit je einer Kante, in dreifacher mit einer Fläche zusammenstoßen, nie und nimmer aber mit allen vier Ecken, wie es die einfache Bindung des zweiatomigen Moleküls erheischt. Wenn man dem zu entgehen sucht, indem man das Molekül eines in mehreren allotropen Zuständen auftretenden Elements aus mehr als zwei Atomen aufbaut, die kettenartig aneinanderhängen sollen, so fällt doch die ganze Vorstellung sofort in sich zusammen, sobald man etwa an einwertige Atome denkt, für die sich überhaupt kein Raummodell an Stelle des Tetraeders ausdenken läßt, oder an Moleküle zwei-, drei-, vierwertiger usw. Elemente, die keine Allotropien haben und daher nur als zweiatomig gelten. Aber auch die Aushilfe, das Kohlenstoffmolekül bestehe aus einem Ring oder einer Kette von Atomen, kann doch nun und nimmer Anspruch auf Glaubwürdigkeit erheben. Denn alle die Ringformeln, die den aromatischen Körpern im Anschluß an das Benzol C_6H_6 zugrunde liegen, werden immer und immer wieder, dem Papier zuliebe, in einer Fläche gedruckt, trotzdem es sich um Raumgrößen handelt. Es läge zum mindesten viel näher, mit dem Würfel oder Oktaeder zu rechnen,

je nachdem man sechs Ecken oder sechs Flächen braucht. Kurz, wohin man sieht, die ganze Vorstellung der Strukturformeln, soweit sie mit bestimmten Modellen agiert, ist vollkommen haltlos und widerspruchsvoll. Auf keinen Fall kann ihr ein philosophischer Wert beigelegt werden, als hätte sie über das wahre Wesen der Substanzen irgend etwas Sichereres ausgesagt oder auch nur eine Hypothese beigebracht, die allen Tatsachen erklärend gerecht werden könnte; und damit ist sie im Grunde genommen bereits hinfällig.

Nichtsdestoweniger wird niemand zu leugnen wagen, daß den Strukturformeln eine mehr als heuristische Bedeutung, daß ihnen in irgendwelchem, unsrer Analyse noch nicht deutlich zugänglichen Sinne Realität innewohnt. Aber es scheint unserm Verstande vorläufig nicht möglich, ihren wahren Wert zu erfassen. Das einzige, was wir aus der sinnlichen Anschauung entnehmen können, scheint mir ein innerer Aufbau der Substanz, eine Anlagerung oder gegenseitige Durchdringung der Elemente in bestimmten Richtungen des Raumes, die zu einer gesetzmäßigen äußeren Umgrenzung, mit ebenso gesetzmäßiger Ausrichtung der Wärmeleitung, der Lichtbrechung u. dgl. führt, kurz das, was wir den **Kristall** nennen. Und auch LEHMANN kommt neuerdings zu der Anschauung, daß es gleichgültig sei, ob man für die Kristalleinheiten Moleküle setzen wolle oder nicht.

Die organische Chemie dürfte den rationellsten Entwicklungsgang eingeschlagen haben, der denkbar ist. Um zunächst den materiellen Inhalt eines Körpers im ganzen kennen zu lernen, zerschlägt sie ihn in der Elementaranalyse auf grösste und gründlichste Weise durch Verbrennung. Die feinere Zusammensetzung dagegen erschließt sie durch allmählichen Abbau. Lassen wir den Abbau durch allmähliche Oxydation erfolgen, dann dürfte der natürliche Weg vollkommen erreicht sein. Rasche Verbrennung eines Körpers entspricht der Elementaranalyse, etwas langsamer und stufenweise geschieht sie bei der Verwesung, der allmähliche Abbau durch Oxydation ist das Leben selbst.

Freilich kommt hier noch ein doppelter Unterschied, die fortwährende Wiederergänzung durch die Ernährung, so weit wenigstens der Lebensfaden des Individuums reicht, und die Vermehrung oder Fortpflanzung.

Die Ernährung zunächst ist weiter nichts als ein Einschmelzen verwandten organischen Materials, abgesehen in geringem Maße vielleicht von der Kohlensäureassimilation durch das Chlorophyll und die Aufnahme von Stickstoffverbindungen (NH_3 und HNO_3) durch die Pflanzen schlechthin, Dinge, die in Wahrheit auf organische Zersetzungsprodukte, also auf einen Kreislauf hinauslaufen, in grund-

sätzlich anderer Weise jedoch durch die Verwertung von freiem Stickstoff von seiten der Stickstoffbakterien, wodurch allein das Quantum der organischen Substanz gemehrt wird. Indes hat man bisher den letzteren Vorgang kaum so hoch bewertet, daß er für eine Theorie des Lebens in erster Linie maßgebend sein könnte. Er würde selbstverständlich seine besondere Erklärung verlangen. Für die übrige Ernährung kann man recht wohl die Eigenheiten der Silicate als Parallele heranziehen; auch sie werden durch jede Temperaturerhöhung befähigt, andre Stoffe, und zwar vermutlich fast alle, einzuschmelzen und ihrem Bestand einzuverleiben. In dieser Hinsicht liegt die Sache beim Protoplasma sogar noch einfacher, als es eben zunächst nur verwandte Stoffe einzuschmelzen und in seinen Bestand aufzunehmen braucht. Man kann recht wohl die Frage aufwerfen, ob nicht die intracelluläre Oxydationswärme, für die uns bis jetzt jedes Maß fehlt, die Ursache des Einschmelzens, d. h. der Zellernährung sei. Wenigstens steht doch soviel fest, was wohl SEMPER zuerst betonte, daß es für die Organismen Grenztemperaturen gibt, bei denen das Leben keineswegs erlischt, ja bei denen noch Bewegung, Abscheidung, also innere Verbrennungen stattfinden, bei denen aber die Nahrungsaufnahme und die Verdauung sistiert sind, wie denn bei den Süßwassermollusken die Locomotion und die Bildung des Periostracums weitergeht, ohne daß Nahrung eingenommen würde. Der Gedanke liegt nahe genug, daß die innere Wärme des Protoplasmas nicht mehr ausreicht, um die Nahrung einzuschmelzen.

Die Ernährung, d. h. der Wiederersatz verbrannter Protoplasmateile und Dazugewinnung neuer, also Wachstum läßt sich wohl recht gut nach dem Muster der Silicate verstehen, bez. auf Vorgänge in der organischen Natur zurückführen. Es verschlägt dabei nichts, daß die Ernährungsphysiologie von einem solchen Vergleich vollkommen absieht und die Vorgänge im einzelnen verfolgt, die Abscheidung von Lösungsmitteln oder Fermenten u. dgl.; denn einerseits ist die Wirkung eines glasflüssigen Silicates auf kieselfreie Salze, die es einschmilzt und sich assimiliert, im einzelnen durchaus noch nicht klargelegt, andererseits besteht zwischen den Silicaten und den organischen Verbindungen bei der Verschiedenheit der Temperaturen, in denen sie wirksam sind, noch insofern eine starke Differenz, als die letzteren sich bei Wärmegraden betätigen, die unter dem Siedepunkt des Wassers liegen. Darauf allein dürfte ja die Waben- oder Schaumstruktur des Protoplasmas beruhen. Das letzte Ende der Verdauung aber ist doch die jedesmalige Inkorporierung der Nahrungsteile ins Plasma selbst, und die entspricht vollständig dem Einschmelzungsvorgange bei den Silicaten, mögen die Zwischenprodukte noch so wechselnd sein.

Schwieriger scheint es mit dem Wachstum über das Individuum hinaus, mit der **Fortpflanzung**. Da ist es zunächst gleichgültig, ob man die geschlechtliche oder die ungeschlechtliche ins Auge faßt, und bei der ungeschlechtlichen wieder, ob man in der Parthenogenese von Geschlechtszellen ausgeht oder an die komplizierteren Vorgänge der Knospung und Teilung denkt. Immer läuft der Prozeß auf die rätselhafte Zerlegung von Zellen in je zwei gleiche Zellen hinaus. So lange die Zellehre besteht, hat man — seit SCHWANN also — daran gedacht, daß die einzige Parallele bei den Kristallen zu suchen sei. Allmählich hat sich die Einrichtung als weit komplizierter herausgestellt, und wir sind jetzt im allgemeinen so weit, daß wir das sich teilende Element nicht mehr in der Zelle, ja nicht mehr im Kern, sondern in den Chromosomen erblicken. Bei diesen aber weisen die kompetentesten Forscher, BOVERI u. a., den Gedanken an eine Parallelsierung mit den Kristallen nachdrücklich zurück, indem sie an einen noch verwickelteren Aufbau denken und von dem Ultramikroskop künftig weiteren Aufschluß erhoffen. WEISMANN gebraucht das Bild, es wäre, als wenn eine Eiche sich nicht in zwei Hälften, sondern in zwei Eichen spaltete. Soviel ich sehen kann, ist diese Vorstellung, die unsern Aussichten auf weitere Erkenntnis ein geradezu trostloses Prognostikon stellt, unbegründet und überflüssig. Man kann vielmehr durch Kombination der Anschauungen, welche uns von der Seite der organischen Chemie und der Kristallographie geboten werden, recht wohl zu einer befriedigenden Deutung der Tatsachen gelangen.

Zunächst muß die Vorstellung schwinden, als müßten die Kristalle immer durch ebene Flächen begrenzt sein. LEHMANN hat gezeigt, daß es Flüssigkeitstropfen gibt, die in bezug auf ihre physikalischen Wirkungen vollkommen als Kristalle zu gelten haben; ihre Substanz ist so orientiert, daß sie die Lichtstrahlen in der gleichen Weise brechen und ablenken, wie wir's von Kristallen kennen. Zu betonen dürfte sein, daß es sich bei flüssigen Kristallen bloß um organische Stoffe handelt. Ich wies vor'm Jahre bereits darauf hin, das gerade der Diamant, die kristallisierte Kohle, vielfach schon Oktaeder bildet mit abgeschweiften, bauchigen Kanten, also z. T. schon von gekrümmten Flächen begrenzt wird, als wollte er sich zur Kugel zusammenziehen. Aber noch mehr, die mikroskopischen Bilder von Silicaten in Fluidalstruktur zeigen die Mikrokristalle keineswegs durchweg eckig, sondern als kleinste Kreise oder langgezogene Ellipsen, je nach dem System, dem sie angehören. Man kann das einfach auf die Histologie übertragen und die Granula, gleichgültig ob alle, für Kristalle erklären. Wie lange schon hat man von kristalloiden Eiweißstoffen gesprochen, Dotterplättchen usw.! Weil man keine be-

stimmte Kristallform erkannte, sondern nur Umgrenzungen, die bei gekrümmten Flächen nur hier und da Ecken und Kanten erkennen ließen, wagte man noch nicht von Kristallen zu reden. Jetzt ist es wohl an der Zeit, mit dieser Ängstlichkeit zu brechen. Es gibt vermutlich im Protoplasma eine Menge von Kristallisationsprozessen, und ebenso werden vermutlich fortwährend eine Menge schon gebildeter Kristalle wieder eingeschmolzen. Wie wenig auf die geradlinige Begrenzung der Kristalle nach bestimmten Kanten und Winkeln ankommt, das lehren Einschlüsse von Flüssigkeiten und Gasen. Eine solche Libelle, etwa in einem Quarz, hat doch eine durchaus glatte Begrenzung, keine zackige, parallel den äußeren Flächen; dasselbe gilt für den Fall, daß ein Kristall von einem andern durchwachsen ist; auch hier grenzt die Substanz des umwachsenden an die des eingeschlossenen vollkommen glatt an, wiewohl beide ganz abweichende und beliebige Lagen haben. Die Grenzen machen aber nicht das Wesen des Kristalls aus, sondern die Richtungen, nach denen eine Substanz orientiert ist.

Es ist bei organischen Kristallen wohl noch mehreres zu bedenken. Von den kompliziertesten Substanzen, etwa über den Zucker hinaus, gibt es wohl nur sehr wenige, bei denen es gelungen wäre, Kristalle von beträchtlicher Größe zu züchten, nicht entfernt so wie bei anorganischen; sie bleiben klein oder neigen zu Zerfall. Sodann sieht man häufig genug Kristalle, etwa von Fett —, speziell stearinsäuren Salzen, die, obwohl langgestreckte fadenartige Säulen, durch geringen Druck der Umgebung, sich biegen und krümmen. Mit besonderer Betonung mag aber auf die Geschichte der Kristallographie hingewiesen werden. Sie ist am besten gereift am Calcit. Der Kalkspat in seinen massenhaften äußeren Umgrenzungsarten eröffnete am leichtesten das Verständnis in die Abhängigkeit der Form von den Richtungen, bez. Achsen. Nun gibt es aber kaum irgendeine andre Substanz, die so präzise wie dieser durch Druck und Schlag sich regelmäßig weiter spaltete und in Rhomboeder zerlegte, daher er ja zumeist als Paradigma praktisch vorgeführt wird. Ist es Zufall, daß es immer der Kohlenstoff ist, der im Diamant die Abrundung, im Karbonat die höchste Spaltbarkeit zeigt?

Sodann mag ein Moment herangezogen werden, das bereits von LEHMANN betont wurde. Viele Substanzen lassen sich durch mechanische Kräfte, durch Druck namentlich, in bestimmter Weise kristallographisch beeinflussen und richten. Glas wird unter Druck doppeltbrechend; enantiomorphe, d. h. zunächst Zwillingsbildungen erklären sich auf entsprechende Weise. Sollte nicht die Rechts- und Links-Weinsäure auch leichter auf Grund einer solchen Deutung verständlich

sein, d. h. so, daß die sich bildenden Kristalle durch gegenseitige Raumbewegung oder irgendwelche andre gegenseitige Beeinflussung zur spiegelbildlichen Ausbildung gebracht werden, als durch ein asymmetrisches Kohlenstoffatom, das doch ganz hypothetisch in der Luft schwebt?

Somit erscheint mir das Chromosom als Kristall, oder besser um die plumpe Parallele zu vermeiden, als Kristalldruse mit lockerer Bindung der kleinsten Kristallelemente. Denn das ist und bleibt die einzig mögliche Art, ihre Teilung in der Fortpflanzung zu erklären.

Man denke, um sich das Verhältnis von Kristall und Kristalldruse vor Augen zu führen, etwa an die bekannten säulenförmigen Gebilde des gemeinen Alauns. Die einzelnen Oktaeder sind hier so geordnet, daß man das ganze Stück ebenso als ein unvollständiges, meinethalben stark angeätztes Oktaeder betrachten kann, wie als eine Summe unzähliger Oktaeder, die sich alle in der bestimmten Richtung des einzelnen orientiert und aneinander gesetzt haben, eine Druse.

Freilich wird man beim Chromosom oder noch mehr beim Spirem als einer noch komplizierteren Druse nicht eine derartig direkte Aneinanderfügung vor sich haben, sondern eine Druse, die noch einen Teil ihrer Mutterlauge einschließt. Auch dafür fehlen keineswegs die Parallelen. Es war schon von allerlei Einschlüssen die Rede. Am bezeichnendsten ist aber wohl das Salz der Salze, das Kochsalz. Es soll ja seinen Namen den regelmäßigen Einschlüssen von Mutterlauge verdanken, die es zum Knistern und Springen brachten, wenn es ins Opferfeuer gestreut wurde, »das Körnlein springenden Salzes«.

Wie aber der Kalkspat bei äußerer Einwirkung keineswegs immer in zwei Hälften sich zerlegt, sondern ebenso oft in eine große Anzahl, so scheint auch das Chromosom keineswegs von Anfang an die scharfe Regelmäßigkeit der Spaltung in zwei Hälften erworben zu haben, denn es gibt noch Fälle, wo es gleich in eine große Menge sich zerlegt. Solche Fälle können wir bei Sporozoen, bei Bildung der Sichelkeime, bei *Protomyxa* u. dgl., ja noch im Arthropodenei dürfte der gleiche Vorgang vielfach bestehen; nebenbei lauter Tierformen, die ich früher auf das Land, als auf die Schöpfungsstätte des Lebens glaubte zurückführen zu sollen.

Das Chromosom würde also eine Kristalldruse sein, gewachsen im Protoplasma, d. h. in einer Mutterlauge von Fluidalstruktur. Alles was bis jetzt von weiterer Zusammensetzung des Chromosoms bekannt ist, deutet keineswegs auf besondere Strukturen von verschiedener Differenzierung, nach sonstiger Maßgabe der Histologie, sondern nur auf den Aufbau aus noch kleineren, rundlichen, untereinander gleichen Elementen. Daß diese Elemente einander gleich sind, daß die Chromosomen ihre bestimmte Größe haben, das sind vielleicht Regulierungs-

prozesse, die sich erst allmählich in der organischen Schöpfung auf ihren verschlungenen und langsamen Wegen herausgebildet haben; vielleicht aber liegt es auch in der komplizierten organischen Substanz begründet, wie wir so viele organische Verbindungen, wie erwähnt, nur in kleinen Kristallpartikelchen von annähernd gleicher Größe gewöhnlich auftreten sehen. Doch liegt der Vergleich mit den Silicaten in Fluidalstruktur viel näher. Auch bei diesen sind die Mikrokristalle, wenn sie als kleine Kreise oder Ellipsen eben zur Abscheidung kommen, untereinander an Größe gleich, ja noch mehr, auch bei ihnen liegen sie zunächst zwar dicht zusammen, aber ohne sich zu berühren, ohne zu strahligen Büscheln u. dgl. zusammenzutreten, in der zähen Mutterlauge voneinander getrennt, wie die Chromosomen eines Spiroplasma, oder wie die noch kleineren Kugelmikrokristalle, aus denen sich das einzelne Chromosom aufzubauen scheint.

Möglich, daß die kleinsten Mikrokokken weiter nichts bedeuten, als einzelne Kristalle, die in dem organischen Substrat, von dem sie leben, bis zu bestimmter Größe wachsen und sich dann in zwei spalten. Auf höherer Stufe, wo zum Kern oder doch wenigstens zum kernähnlichen Centrum ein Protoplasmakörper getreten ist, scheint allemal der Begriff der Druse sich hereinzudrängen. Schon ist wohl ein dichteres inneres Protoplasma von dem äußeren geschieden, und in jenem liegen die kleinen Elemente. Wir haben die Chromidialstruktur vor uns. Die kleinen Elemente aber wachsen, indem sie aus ihrer Mutterlauge heraus Material an sich ziehen; somit wird durch das Kristallwachstum die Mutterlauge selbst verändert, sie wirkt, osmotisch, verändernd auf die peripherischen Teile; möglicherweise ist in dieser Veränderung die Ursache zu erblicken, welche das chemische Gleichgewicht dieses peripherischen Protoplasmas so weit umstimmt, daß es aus der Umgebung neue verwandte Stoffe heranzuziehen und einzuschmelzen befähigt ist. Denn soviel scheint festzustehen; daß eine Zelle oder ein einzelliger Organismus dauernd nur so lange auf äußere Reize reagiert, als die Elementarteile seines Chromatins wachsen. Die Anregung und Befähigung geht immer von innen heraus.

Auf noch höherer Stufe, bei der eigentlichen Zelle, ist die Differenzierung noch weiter gegangen, nicht in den Chromatinkristallen, sondern im Plasma. Der Unterschied zwischen dem Innenplasma, der eigentlichen Muttersubstanz des Chromatins, und dem assimilierenden Außenplasma scheint so stark geworden zu sein, daß das Außenplasma selbst befähigt wird, das Chromatin der eignen Zelle einzuschmelzen oder anzugreifen, wie es nach der Conjugation mit dem alten Makronucleus geschieht. Das wird verhindert, indem sich das Innenplasma, die

Mutterlauge der Chromosomen, durch die Kernmembran gegen das Cytoplasma abschließt. Es wird ein echter Kern gebildet. Die Entstehung der Membran bereitet dem Verständnis wohl so wenig Schwierigkeiten, als man längst experimentell künstlich Zellmembranen nachzuahmen imstande ist. Wohl aber ist zu betonen, daß die Membran nur so lange erhalten bleibt, als das Kernchromatin wächst, beim sog. ruhenden Kern, d. h. solange das Cytoplasma von innen her chemisch beeinflußt und verändert wird. Sie schwindet, sobald diese Beeinflussung aufhört und damit das Cytoplasma die Fähigkeit, andre verwandte Stoffe einzuschmelzen, verliert, bei der Mitose, auf die ich gleich zurückkomme. Sie kann aber auch zum Teil schwinden, wenn etwa ein Ei die Substanz benachbarter, in Nährzellen verwandelter Abortiveier aufnimmt; hier handelt sich's um nächst verwandte Stoffe, die sich nicht im Zustande histologischer Tätigkeit befinden; dann sehen wir die Membran des Kerns zum Teil verschwinden und sein Plasma in zähen osmotischen, pseudopodienartigen Strömen in die verwandte, chemisch inaktive Substanz eindringen. Für die Richtigkeit der Anschauung, daß es sich um Kristallwachstum handelt, welches von innen nach außen alle Teile der Zelle gleichmäßig beherrscht und regelt, möchten aber noch zwei Tatsachen anzuführen sein: die Chromatinmenge des Kerns ist nicht proportional der Kerngröße, sondern der Kernoberfläche (BOVERI), ebenso ist die Zellgröße nicht proportional der Kerngröße, sondern der Kernoberfläche (GERASSIMOW); das Bestimmende ist also nicht die absolute Quantität der Substanzen, sondern die Diffusionsfläche. Die Diffusion ist es, die osmotische Ernährung des Kernplasmas, der Muttersubstanz der Chromosomen, welche dieses auseinanderzieht und überall im Kern verteilt, so daß das Gerüst allseitig an die Kernmembran heranreicht. Und mit der Muttersubstanz rücken die kleinen Kugelkristalle der locker gebundenen Kristalldruse des Chromosoms auseinander und erhalten in der Verteilung die besten Bedingungen für ihr Wachstum. Wie aber schon erwähnt, wird durch dieses Wachstum indirekt auch das Cytoplasma beeinflußt; die Ernährung der Chromokristalle geht auf dem Umwege erst durch das Cytoplasma, dann durch das Nucleoplasma. Mit andern Worten: zwischen der Kernmembran und der Zellmembran darf zur Ermöglichung des Diffusionsstroms ein bestimmter Abstand nicht überschritten werden. Daher sehen wir den Kern unter Umständen bei stärkerem Wachstum des Zellkörpers Fortsätze ausstrecken, sich verästeln, abplatten und netzförmig werden. Sobald der Abstand zu groß wird, um vom Kern aus bis zur Zelloberfläche die Diffusion zu regeln, hört alles weitere Wachstum, das immer von den Kristallen ausgeht, auf.

Der Moment ist erreicht, wo sich die Zelle zur Mitose vorbereitet. Die Kristalle rücken aneinander und legen sich, da ihr Mutterplasma nicht mehr auseinandergezogen wird, zu Drusen zusammen, indem sie ihr Plasma mitziehen. Es entsteht das Spirem, in welchem die Chromosomen deutlich hervortreten. Dabei schwindet die Kernmembran, das gesamte Zellplasma verhält sich chemisch inaktiv.

Von jetzt ab, wo das innere Kristallwachstum und damit die Tätigkeit der Zelle sistiert ist, treten rein äußere Kräfte heran, sei es vom Wasser, sei es von der Luft aus, wobei das eigentliche Agens (namentlich der Sauerstoff) sich bisher kaum mit Bestimmtheit ausmachen läßt. Sie finden ihren Ausdruck in den mitotischen Kraftlinien, welche wohl von vielen Forschern, seit GOETTE, in diesem Sinne gedeutet werden. Sie richten sich, wie bei jeder Diffusion, nach dem konzentriertesten Teile, nach dem dichtesten Punkte des Plasmas, mag dieser äußerlich schon hervortreten, oder erst nachträglich, wie es ebenso vorkommt, sich aus der Umgebung abheben als Centrosoma. Daß das Protoplasma während der Mitose mit kontinuierlicher Verdichtung nach innen gleichmäßig ausgeglichen ist, das zeigen wohl schon die mitotischen Kraftlinien an sich; sie machen bekanntlich denselben Eindruck wie beim Magneten, von dessen Polen aus die Attraktion kontinuierlich abnimmt. Doch ist wohl auch dieses System mit seiner Zweiteiligkeit keineswegs von Anfang an überall übereinstimmend entwickelt, sondern es kommen, in Parallele mit vielfacher Zerklüftung der Chromosomen (s. o. Protomyxa, Spinnenei u. dgl.), weithin durch die Organismenreihe zerstreut, auch noch strahlige Zerlegungen vor, die auf einmal eine größere Anzahl von Teilungsprodukten zur Folge haben. Aber eine kuglige Zelle, die sich in zwei teilt, darf schwerlich als eine homogene Kugel genommen werden, sondern sie muß in ihrer Anlage als bipolar betrachtet werden, und zwar vermutlich aus dem einfachen Grunde, weil sie von den Chromosomen, die sich im Spirem ebenso wie in den einzelnen Chromosomen, als eine Druse mit irgendeiner prävalierenden Hauptachse erweisen, beeinflusst wird. Die Bakterien mit ihren polaren Plasma- und Wimperanfängen zeigen den Beginn des Hergangs. Es dürfte unwahrscheinlich sein, daß die Chromosomenkette als einseitig gerichtete Druse dann, wenn eine größere, sie umschließende Plasmaanhäufung aus andern mechanischen Gründen die Kugelform angenommen hat, die Beeinflussung dieser Masse im Sinne derselben Richtung völlig verloren hätte. Auf diese Weise dürfte das Problem der Zweiteilung, zu dem hier nichts weiter vorgebracht werden soll, einer Erklärung wenigstens zugänglich gemacht sein. Die Verdichtung der Diffusionsströme, — oder aber der Protoplastastreifen zwischen

ihnen, — zu Lininfäden hätte als eine Differenzierung im Protoplasma zu gelten, das auf alle möglichen Eingriffe und Reize mit histologischen Sonderungen antwortet. Diese Differenzierungen haben sich aber allmählich dem physikalisch-mechanischen Verständnis immer zugänglicher erwiesen, und es mag genügen, auf die Zusammenstellung zu verweisen, die RHUMBLER im vorigen Jahre gelegentlich der Naturforscherversammlung hier in Breslau vorgetragen hat. Höchstens dürfte hinzugefügt werden, daß die Einrichtung der Diffusionsströme und Lininfäden, nachdem sie einmal durch fortgesetzte Wiederholung zu einer dauernden Einrichtung geworden ist, nachträglich im Wasser auch ihren äußeren Ausdruck findet in den Cilien; denn die Diskussion über die Natur der Wimperwurzeln und Basalkörperchen scheint doch auf einen Zusammenhang mit dem Centrosoma oder verwandten Plasmaverdichtungen zu deuten. Die dauernde Anlage dieser inneren Strukturen macht es wohl ebenso verständlich, daß, bei der Befruchtung, das männliche Centrosoma im Ei an ihnen entlang in den Diffusionsmittelpunkt gezogen wird. Dort angelangt, bedingt es aber eine derartige Verstärkung der Dichtedifferenzen im Protoplasma, daß die Diffusion erregt wird wie bei jeder Zelle, die ihr Centrosoma hat, womit die Furchung eingeleitet ist.

Sobald die Zellteilung beendet ist, scheint die Entfernung zwischen Chromosomen und Zelloberfläche wieder so weit verringert, daß ein osmotischer Austausch zwischen Chromosomen und Zelloberfläche wieder möglich wird, ihr Wachstum beginnt von neuem, der Turnus der wechselseitigen Beeinflussung der verschiedenen Zellteile wiederholt sich.

Was ist nun Entwicklung? Daß bei der Aufteilung des Eies in die Blastomere Veränderungen vor sich gehen, ist selbstverständlich. Aber es ist bisher untunlich, sie nachzuweisen. Sollten sie nicht ihren Grund haben in den Teilen, die bisher allein auch da, wo die Chemie noch versagte, sehr wohl eine solche chemische Umwandlung trotzdem als möglich erscheinen lassen, in den Chromosomen und zwar eben in diesen als Kristallgebilden? Am leichtesten läßt sich's verständlich machen durch den Hinweis auf die Substanz, die wohl neben der eigentlichen Erbmasse den Unterschied der verschiedenen Arten höherer Tiere am besten charakterisiert, das Blut nämlich. Die Chemie war noch nicht imstande, die Differenzen der verschiedenen Blutarten bei nahe verwandten Tieren klarzulegen; wohl aber ergibt das Mikroskop als deutliches Reagens die Verschiedenheit ihrer Hämoglobinkristalle. Man redet da wohl von Atomkomplexen, welche die Differenz bedingen sollen, und hat füglich ein Recht dazu im Sinne der organischen Strukturformeln (s. o.). Hier haben wir einen bestimmten Hinweis. So kompliziert die Hämoglobinformel

vermutlich ist, sie dürfte noch relativ einfach sein gegenüber den eigentlichen Vererbungsträgern; wenn diese kugelförmige Elementarkristallteile aufweisen, so scheint allerdings ein Nachweis durch Verschiedenheit der Form zunächst ganz ausgeschlossen. Aber die Erklärung, daß die Chromosomkristalle bei der Entwicklung eine chemische Veränderung erleiden ohne Formänderung, weil sie kuglig sind, ist doch mindestens so berechtigt, als die allgemeine Annahme, daß sie eine tiefgreifende Strukturumwandlung erfahren, trotzdem niemand etwas Derartiges mit allen Mitteln einer raffinierten Technik hat nachweisen können. Zum mindesten läßt sie sich mit den Tatsachen in verständlichen Einklang bringen.

Die einzige durchgreifende chemische Veränderung, die das Ei von Anfang seiner Entwicklung an erleidet, ist die Atmung. Es ist also klar, daß Oxydationsprozesse in Frage kommen. Selbstverständlich ist es zunächst noch ganz außer aller Wahrscheinlichkeit, das Verständnis dafür zu gewinnen nach Art einer chemischen Gleichung, in welcher Weise der Elementarkristall beeinflußt wird, denn die Oxydation findet zunächst außen im Plasma statt, und es ist kaum anzunehmen, daß sie grob bis zu den Centralteilen hindurchwirkt. Nichtsdestoweniger dürfte das Wesentliche der Entwicklung der allmähliche Abbau der Chromosomkristalle sein durch Oxydation und in gesetzmäßiger Folge, so daß, — in der Sprache der organischen Chemie — die zuletzt erworbenen Komplexe und Atomgruppen vermutlich zuerst wieder entfernt werden. Der Abbau dürfte nicht so weit gehen, daß der vermutliche letzte Kristallkern, wie er etwa schon beim Bakterium vorhanden ist, mit verschwindet, es wäre denn, daß ein schließliches Einschmelzen im Protoplasma stattfände. Im allgemeinen erblicken wir — scheinbar — in jeder Zelle des Körpers dieselben Chromosomen mit denselben Elementarteilchen, wiewohl sie vermutlich mindestens in ihren oberflächlichen Schichten (immer im Sinne der Strukturformeln) chemisch durchaus verschieden sind.

Ich versage es mir, den Gedankengang in dieser Richtung weiter zu verfolgen bis zur Durchbildung histologischer Elemente, Amitose u. dgl. Er würde auf wenig Schwierigkeiten stoßen. Wohl aber mag erwähnt werden, wie leicht sich eine Anzahl sog. entwicklungsmechanischer Tatsachen aus der Theorie ergibt. Die Tiere verhalten sich bekanntlich verschieden in bezug auf das Furchungsstadium, in welchem sie sich so in die verschiedenen Blastomere sondern lassen, daß jedes einzelne weiterhin einen vollständigen, nur entsprechend kleineren Embryo liefert. Man hat jetzt zur Erklärung nur nötig anzunehmen, daß bei den verschiedenen Arten der Abbau während der ersten Teilungen verschieden schnell bis zu dem Grade

fortschreitet, daß der bleibende Kern nicht mehr genügt, um die ganze Kette zu liefern. Die Ergänzung aber einer Körperhälfte, für die man sich mit Regenerations- und Regulationshypthesen hilft, würde sich so gut wie alle Antimerien, nach dem Muster der Zwillingskristalle erklären. Ebenso scheint es verständlich, wenn antimere Teile symmetrisch verkrüppeln, wenn der rechte und linke Arm gleichmäßig zurückbleiben, wenn alle vier Extremitäten bei Geschwistern ganz fehlen, wie ich's beschrieb, oder plötzlich gleichmäßig verkürzt werden, wie es Darwin mit größerer Bestimmtheit für eine Schafrasse nachwies. Hier hat man nur nötig, einen Atomkomplex als ausgefallen oder verkümmert anzunehmen, und die Wirkung muß, sobald sein Abbau für eine gewisse Entwicklungsstufe bestimmend wäre, überall gleichmäßig zur Geltung kommen, ohne weitere Annahmen komplizierter Correlationen. Für die Antimerien aber ist darauf hinzuweisen, daß mechanische Verhältnisse, vermutlich Druck, die Ursache ist, wenn sozusagen spiegelbildliche Flächen in die Erscheinung treten. Ja ich möchte nicht anstehen, den Situs perversus viscerum und namentlich die linksgewundenen Exemplare sonst rechtsgewundener Schnecken auf dasselbe einfache Prinzip zurückzuführen. Alle Züchtungsexperimente sind bisher fehlgeschlagen, so wenig es bisher gelingt, die Anzahl der Kristalle von Rechts- und Linksweinsäure zu regulieren.

Ähnliche Unsicherheit, wie diese Kristallbildung, zeigt oft genug auch sonst die Entwicklung; nicht nur, wenn hier und da eine überflüssige Gliedmaße, ein überzähliger Insektenflügel erscheint, der einem außer der Reihe geteilten Kristall seine Entstehung verdankt, sondern wenn der ganze Furchungsprozeß so liederlich verläuft, daß von vielen Geschwistereiern nur ein einziges die volle Ausbildung erfährt, wie wohl in erster Linie bei den meisten marinen Vorderkiemern, — vermutlich deshalb, weil der Vorgang im Salzwasser statthat, da sie doch vom Land abstammen, wo bei den Verwandten ganz andre Regelmäßigkeit herrscht.

Eine scheinbare Schwierigkeit liegt wohl in der Verschiedenheit der Chromosome bei demselben Tier. Es scheint derartige Kristalldrüsen zu geben, die zu einem derberen Zusammenschluß geführt haben; damit meine ich zunächst das überzählige Chromosom bei Insekten, das sich nicht spaltet, sondern in toto in die eine oder andre Tochterzelle übernommen wird. Dahin gehört ferner die Verschiedenheit der normalen Chromosome untereinander, in paralleler Ausbildung bei Vater und Mutter. Die Erklärung liegt wohl in der Erscheinung des Isomorphismus. Auch isomorphe Substanzen können, bei nächstverwandter chemischer

Grundlage, ohne Unterschied am Aufbau derselben Druse und desselben Kristalles sich beteiligen. Vermutlich ist hierher auch die Synapsis zu rechnen als engerer Zusammenschluß der isomorphen, und ebenso der Cytotropismus, d. h. die Tatsache, daß die Abkömmlinge einer Furchungszelle, auch wenn sie durch äußere, d. h. außerhalb der Zelle liegende Kräfte während der Mitose voneinander entfernt wurden, nachher, bei neuem Kristallwachstum, wieder einander zustreben; ihre Chromosome sind zunächst noch einander gleich und damit isomorph und werden zueinander hingezogen, genau wie die zusammengehörigen isomorphen oder gleichen Teilchen in einer Mutterlauge.

Ein paar Worte mögen wenigstens der Reduktionsteilung gewidmet sein. Es scheint öfters vorzukommen, vielleicht öfter als man denkt, daß Zellen in einer Lage sich befinden, die nach der Mitose kein neues Kristallwachstum aufkommen läßt. Dann würde die Mitose, als von andern äußeren Kräften ausgehend, wiederholt einzusetzen suchen und die nicht weiter gewachsenen unveränderten Chromosome auseinanderziehen und die Druse, das Spirem, halbieren, eben in der Reduktionsteilung. Beim Ei kommt möglicherweise noch ein physikalisches Moment zur Geltung, nämlich eine geringe Zunahme des Plasmas an spezifischem Gewicht, daher ein Teil, die Hälfte, der leichteren Chromosomen nach oben strebt. Denn die Polkörperchen scheinen zunächst oben zu liegen, bei *Trochus* wenigstens mit Bestimmtheit (die dabei auftretende Centralspindel läge einfach in der entsprechenden Disposition des Plasmas, ohne primäre, aktive Bedeutung zu haben). Die Reduktion auf die Hälfte und die Beschränkung der Reifeteilungen auf zwei wäre eine besondere Regulierung, deren Erklärung eben nicht schwieriger oder leichter ist, als nach irgendeiner andern Theorie, was von vielen Nebenumständen aller der erwähnten Vorgänge ebenso gilt. Aber was die letztere Tatsache, die Beschränkung auf zwei, anlangt, so handelt sich's wiederum schwerlich um ein Gesetz, das keine Ausnahme hätte. Ist nicht die Herausbildung des verschiedenen Numerus der Chromosome bei den verschiedenen Species am einfachsten dadurch zu erklären, daß unter Umständen die Zahl der Reifeteilungen zunimmt? Ist nicht, um das nächstliegende Beispiel zu nehmen, *Ascaris megalocephala univalens* auf solche Weise entstanden? Für gewöhnlich wird eine Befruchtung von *bivalens* mit *univalens* nicht zur Entwicklung kommen, weil das Ei nicht auf eine solche Unregelmäßigkeit abgestimmt ist. Aber irgendwo in dieser Richtung dürfte die Ursache der wechselnden Chromosomenzahl zu suchen sein. Man kann aber recht wohl die Frage aufwerfen, ob die Regelmäßigkeit der zweifachen Teilung auf die Geschlechtszellen beschränkt sei. Mir wenigstens ist

es immer aufgefallen, daß die Urvelarzellen, die »turret cells« zunächst gleichmäßig gewissermaßen in den ruhigsten Winkeln des Stirnfeldes liegen bleiben, um dann rasch hintereinander in je vier zu zerfallen und nun in der Regel ihrer letzten histologischen Ausbildung entgegenzugehen und schließlich abgestoßen zu werden. Hat man genügend darauf geachtet, ob nicht hier die Mitose unmittelbar sich wiederholt, ohne Ruhestadium dazwischen, also wie bei den Reifeteilungen? Sollte es gelingen, die Reduktionsteilungen ihrer mystischen Beschränkung auf die Geschlechtszellen zu entreißen, so wäre immer etwas gewonnen.

Und nun noch ein Wort zur Vererbung. Die Gonade scheint überall an der Körperstelle zu liegen, an der die wenigsten oder gar keine Oxydationsprozesse statthaben. Ob man den Satz dahin erweitern dürfe, sie liege gewissermaßen im Diffusionsmittelpunkte des ganzen Körpers, mag vorläufig dahingestellt bleiben. Bei Wirbeltieren liegt sie in der Leibeshöhle, so daß der mäßige Blutzufuß nichts von den heftigen chemischen Vorgängen zeigt, die sonst an den Organen dieses Raumes statthaben, bei der Leber, dem Darm, der Milz, der Niere usw. Bei Insekten ist sie wohl von Tracheen am freiesten. Überall meidet sie die unmittelbare Nachbarschaft sowohl der Atmungswerkzeuge, wie der Muskulatur mit ihrer starken Verbrennung. Histologische Elemente, die aktiv tätig sind, dringen nicht in sie ein. Kurz, sie scheint am wenigsten von allen Organen der Oxydation zu unterliegen, sie wird von Anfang an von deren Vorgängen ausgeschaltet. Darum können auch ihre Chromatinkristalle ungestört weiter wachsen, ohne dem Abbau ihrer komplizierten Strukturformeln zu unterliegen; so werden sie schließlich unverändert auf die Nachkommen übertragen.

Hierher gehört wohl auch die Tatsache, daß die Gonade oft auf Kosten der übrigen Organe gerade dann sich weiter bildet, wenn die Oxydationsprozesse im Körper am tiefsten herabgestimmt sind, im Winterschlaf nämlich.

Aber noch mehr, was von der Gonade gilt, kann für alle Stufen des Abbaus eintreten. Sobald solche, wieweit auch der Abbau schon vorgeschritten sei, aus dem Kreislauf der Oxydation ausgeschaltet werden, können sie, gleichgültig, ob sie weiter wachsen oder nicht, auf der Stufe verharren, die sie gerade einnehmen. Das gilt, um ein Beispiel zu nehmen, von den Imaginalscheiben der Insekten. Wenn sie oft in unmittelbarer Nachbarschaft großer Tracheenstämme liegen, so ist das der Ort, wo die Atmung am allerwenigsten statthat, sofern nur nicht feine Tracheenverästelungen in sie eintreten. Hier liegen sie unverändert, höchstens chemisch unverändert wachsend,

und zwar so lange, bis die übrigen, tätigen Gewebe sich histologisch erschöpft haben, worauf sie von den Reserveplasmen, denen sie ein riesiges Nahrungsmaterial liefern, eingeschmolzen werden, so daß diese nun den Neuaufbau und die Weiterbildung übernehmen. Beiläufig wäre hieraus für die Phylogenie der Insekten zu folgern, daß alle jene Stadien der Metamorphose, die sie nach der Abscheidung der Imaginalscheiben durchmachen, unter veränderten äußeren Umständen nachträglich erworben wurden.

Bei den Pflanzen verhält sich's ähnlich. Wenn wir hier das Keimplasma oft weithin durch den Körper verteilt finden, so liegt das an der geringen aktiven, bzw. mit Oxydation verbundenen, histologischen Tätigkeit der meisten Pflanzenzellen; es ist aber sicherlich kein Zufall, daß gerade die Atmungswerkzeuge, die Blätter, im großen und ganzen davon ausgeschlossen sind. — —

Es ist eingangs bereits davon die Rede gewesen, daß die Chromosomen nicht die einzigen Biokristalle sind, die im Plasma vorkommen. Es gibt deren wahrscheinlich eine sehr große Menge von größter Verschiedenheit. Aber nur die Chromosomen haben kontinuierliche Bedeutung erlangt. Will man ihre Phylogenie bis auf die Schöpfung des Lebens zurückführen, so scheint so viel klar, wie ich vorm Jahre schon betonte, daß die Entstehung der organischen Substanzen vorhergegangen sein muß, so gut etwa der erste Feldspat nur aus einer geschmolzenen Silicatmasse sich bilden konnte. Ob aber das Cytoplasma in seinen ersten Anfängen den ersten Biokristallen aus der gemeinsamen Mutterlauge (in Fluidalstruktur) mitgegeben oder nachträglich erst von ihnen ausgeschieden sei, das ist eine andre Frage.

Die größte Menge der Biokristalle, die in den Organismen vorkommen, ist kürzlich hier in Breslau zusammengestellt worden von ROHDE. Und wenn es auch schwer ist, unter den vielen Einzelheiten, die er aufführt, die aber meiner Meinung keineswegs alle in die gleiche Kategorie gehören, nach dem neuen Gesichtspunkte zu sichten, so scheinen doch alle, die sich durch Teilung vermehren, direkt oder indirekt den Biokristallen zuzurechnen zu sein. Nur auf die Tatsache möchte ich noch hinweisen, daß es nur zwei Substanzen zu geben scheint, die ein ähnliches kompliziertes Convolut zwar untereinander verwandter, aber doch verschiedener Kristalle ausbilden zu können scheinen: Glasflüsse, d. h. Silicate und Protoplasma, beide in Fluidalstruktur.

Sollte die vorgetragene Anschauung einen Kern von Wahrheit enthalten, dann würde die Erforschung der letzten Lebensgeheimnisse künftig weniger dem Histologen, als dem organischen Chemiker zu-

fallen, der die Unterschiede der Chromosomelemente, Granula, Mitochondrien u. dgl. aufzuklären hätte, wozu leider bei dem jetzigen Stande der chemischen Wissenschaft, so bewundernswert auch bei ihrer Jugend ihre Resultate sind, vorläufig wenig Aussicht vorhanden ist. Andererseits aber wäre, — und das würde ich als die Hauptsache betrachten, das Leben des größten Teils seiner Mystik entkleidet. Wir hätten nicht nötig, in der verschiedenen stofflichen Ausbildung der Natur beim Leben einen Sprung zu machen. Transcendent, metaphysisch wäre allein der Begriff der Materie.

Nachtrag

zu dem Vortrag von Dr. SIMROTH über »Neue Gesichtspunkte zur Beurteilung niederer Wirbeltiere« (S. 51).

Zu den Molchen kommt noch ein beredtes Beispiel von Symmetriestellung, das sich früher nur ahnen ließ, jetzt aber schärfere Begründung zuläßt nach dem soeben erschienenen Aufsatz von AUGUST KNOBLAUCH¹. Der kaukasische Salamander unterscheidet sich von dem gefleckten durch geringere Größe, schlankeren Bau, sowie Farbe und Ordnung der Flecken. Sie sind orangerot und bilden auf dem Rücken zwei Längsreihen, anderer kleinerer Differenzen nicht zu gedenken. Im Körperbau herrscht große Ähnlichkeit mit der portugiesischen *Chioglossa lusitanica*, bei der die Flecken nicht getrennt, sondern zu Längsbändern vereinigt sind. Sie haben im Leben — ich fing das Tierchen bei Gerez — einen wunderbaren Kupferglanz. Dazu kommt eine hohe Übereinstimmung im Betragen. *Salamandra caucasica* ist *S. maculosa* gegenüber noch viel mehr ans Feuchte und geradezu an die Nachbarschaft kleiner Gewässer gebunden, in die sie sich mit Lebhaftigkeit hineinflüchtet. Gerade so machte es die *Chioglossa*. Der gröbere gefleckte Salamander hilft sich bei Trocknis selbsttätig, indem er sich in den Boden mit Energie hineinwühlt und dann in dem Bett zusammenkrümmt, um die Verdunstungsfläche zu vermindern, *Sal. caucasica* und *Chioglossa* verkriechen sich nur. Der gefleckte Molch ist also auch biologisch auf eine höhere Stufe gerückt. Von besonderem Interesse ist es nun, daß bei ihm gelegentlich die gleiche Zeichnung vorkommt, wie bei der *Sal. caucasica*, so gut wie bei einer Mutation des Brillensalamanders, daher WERNER dafür den Namen *Spelerpes belli*-Zeichnung einführte. Hier liegt der Zusammenhang, wie mir scheint, klar zutage. *Salamandra* ist aus *Spelerpes* hervorgegangen unter dem

¹ Der kaukasische Feuersalamander, *Salamandra caucasica* (WAGA). Mit einer farbigen Tafel und vier Textfiguren. Ber. Senckenberg. naturf. Ges. 1905.

Schwingungskreis, wo dieser noch lebt. Zuerst entstand die gemeinsame Urform von *Sal. caucasica* und *Chioglossa*, die ein conjugiertes Paar bilden und sich genau so verteilt haben, wie *Rhododendron ponticum*, das jetzt im Kaukasus und in Portugal gedeiht und fossil auf den Alpen vorkommt. Dann entwickelte sich *Salamandra maculosa* weiter im Norden und daher schärfer in die Erde gedrängt. Die Zeichnung wurde unregelmäßig. Bei dem Auseinanderweichen während der Eiszeit, von Portugal bis Ostasien, wurde die Ostform größer, ganz wie bei den Riesenmolchen usw. Zuletzt hat sich, wieder unter dem Schwingungskreis in den Alpen, *Salamandra atra* herausgebildet, die etwa unter den Wassermolchen dem *Triton alpestris* entspricht.

Demonstrationen.

- Prof. F. E. SCHULZE (Berlin): 1) *Xenophyophora*; 2) Stereoskopische Photographien; 3) Eigentümliche Umbildungen und Corrosionen an den Kieselnadeln der Spongien.
- Dr. F. SCHAUDINN (Berlin): *Spirochaete pallida* in verschiedenen syphilitischen Geweben des Menschen und bei mit Syphilis geimpften Affen.
- Dr. O. ABEL (Wien): Fossile Flugfische (s. oben S. 47).
- Prof. SPENGLER demonstriert die von Prof. F. RICHTERS hergestellten Präparate von *Bunonema* (s. oben S. 46).
- F. WINTER (Frankfurt a/M.): Tafeln der deutschen Süßwasserfische.
- Prof. M. BRAUN (Königsberg): Röntgenaufnahmen von Cetaceen.
- Prof. H. E. ZIEGLER (Jena): 1) Wandtafeln; 2) Repertorium zur Aufbewahrung von Broschüren.
- Prof. KÜKENTHAL: Zwei Bälge von *Hylobates* (s. oben S. 214).
- Dr. GERHARDT (Breslau): Urogenitalsystem eines weiblichen Gorilla (s. oben S. 135).
- Dr. HEINE (Breslau): Projektionsapparat (s. oben S. 96).
- Prof. RHUMBLER (Göttingen): Dimorphismus und Schutzfärbung der Schalen von *Foraminifera* (s. oben S. 97 ff.).
- Dr. WOLTERECK (Leipzig): 1) Zur Entwicklung der Siphonophoren und Narcomedusen (s. oben S. 106 ff.); 2) Annelidenlarven im Hinblick auf die Kopffrage (s. oben S. 154).
- Dr. WISKOTT (Breslau): Eine sehr umfangreiche Serie von äußerem Hermaphroditismus bei Schmetterlingen.
- Dr. HOTTA (Breslau): Beiträge zur Morphologie des Dilatator iridis der Anthropoiden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Fünfte Sitzung 149-233](#)