

Die Plastosomentheorie der Vererbung. Eine Antwort auf verschiedene Einwände.

Von

Friedrich Meves in Kiel.

Hierzu 18 Textfiguren.

Einteilung.	Seite
I. Einleitung. Pfeffers Anschauung vom Aufbau des Protoplasmas und vom „Keimplasma“ und die Plastosomenlehre	41
II. Die Plastosomen und ihre Beziehungen zur Vererbung in der Literatur bis zum Jahre 1910	46
III. Bemerkungen zu Schreiners Übersicht über die Entwicklung und den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von den Plasmastrukturen	55
IV. Zum Verhalten der Plastosomen bei der Befruchtung. Nachträge und Erwiderungen	
1. Ascaris und Filaria	63
2. Phallusia und Mytilus	88
3. Echinus	
a) Ausführung der Hypothese, welche ich 1912 an das Verhalten der männlichen plastosomatischen Substanz bei der Befruchtung des Seeigeleies geknüpft habe . .	92
b) Die an meiner Seeigelhypothese (1912) geübten Kritiken	115
4. Vesperugo und Cavia	128
Literaturverzeichnis	129

I. Einleitung. Pfeffers Anschauung vom Bau des Protoplasmas und vom „Keimplasma“ und die Plastosomenlehre.

Die Lehre, dass der Kern der alleinige Vererbungsträger sei, ist von Anfang an auf Widerspruch gestossen.

In der Tat muss dem Protoplasma eine wichtige, wenn nicht die Hauptrolle bei der Vererbung zukommen, weil alle formative Tätigkeit in erster Linie von ihm abhängig ist, wenn sie auch, wie Pfeffer (1897, S. 47) sagt, „von dem Kerne wesentlich mitbestimmt wird“.

Pfeffer setzt im § 9 seines Handbuchs der Pflanzenphysiologie (1897—1904) in meisterhafter Weise auseinander, dass

„Wachsen und Gestalten nur in stetigem Zusammenwirken von Zellkern und Zytoplasma zu Stande kommt“; „demgemäss ist die Existenz und der spezifische Charakter der Art (und somit die spezifische Ontogenese) nicht einseitig im Kerne oder im Zytoplasma, sondern in der Vereinigung beider begründet“.

„Damit in allen Nachkommen die elterlichen Eigenschaften wiederkehren, müssen notwendig“, sagt Pfeffer (1897, S. 39), „die für die spezifische Organisation massgebenden Organe und Organelemente, so gut wie der ganze Protoplast, von ihresgleichen abstammen, also durch selbsttätige Teilung sich vermehren“.

Die Organe und Organelemente des Protoplasten zerfallen nach Pfeffer in sichtbare und unsichtbare. Der pflanzliche Protoplast schliesst neben dem Zellkern, einem „Organ von genereller Bedeutung“, zunächst andere nachweisbare distinkte Organe ein, welche Pfeffer als Plastiden zusammenfassen will. Dahin gehören in erster Linie die mit speziellen Funktionen betrauten Chromatophoren. Ausser diesen erkennt man im Zytoplasma „häufig und oft in grosser Zahl winzige Körper“ (Pfeffer will sie ohne jede morphologische oder physiologische Voraussetzung Kleinkörper, Mikrosomen, nennen), „die teilweise wohl leblose Substanz, teilweise aber lebendige Plastiden sind“ (S. 36).

„Die Organe und Strukturelemente des Protoplasten erreichen aber sicher nur zum Teil die zu optischer Wahrnehmbarkeit notwendige Grösse . . .“ „Alle Erwägungen über die dem Auge unzugängliche Struktur führen unvermeidlich zu dem Schlusse, dass die lebendige Substanz aus winzigen Organen und Organelementen zusammengefügt sein muss, die sich, analog wie die sichtbaren lebendigen Teile, durch selbsttätiges Ernähren, Wachsen und Teilen erhalten und vermehren. Der Annahme derartiger lebendiger Elemente begegnen wir denn auch in allen Hypothesen, gleichviel ob sie mit Rücksicht auf die Erhaltung der Artcharaktere in allem Wechsel oder im Anschluss an den sichtbaren Bau eine Vorstellung über die unsichtbare Struktur erstreben“ (S. 41). „Die Auffassungen differieren dem Wesen nach hauptsächlich darin, dass von Darwin, de Vries, Weismann u. a. ebensoviel spezifizierte Pangene (Biophoren, physiologische Einheiten, Keimchen, Determinanten) angenommen werden, als es besondere Organe und Eigenschaften des Organismus gibt, während Nägeli, O. Hertwig u. a. mit einer begrenzteren Zahl von

Pangenen auskommen, durch deren verschiedenartige Vereinigung (direkt oder nach Formierung von Systemen höherer Ordnung) die mannigfachen Konstellationen und Leistungen erzielt werden“ (1904, S. 233).

Meine eigene Auffassung geht demgegenüber dahin, dass das Protoplasma wenigstens der embryonalen tierischen Zellen neben dem Kern und den Zentriolen nur eine einzige Sorte einfachster oder Grundelemente beherbergt, welche sich im allgemeinen innerhalb des Bereichs der mikroskopischen Wahrnehmung halten; es sind die von mir so genannten Chondriosomen oder Plastosomen, welche mit den Fila Flemmings von 1882 und den Granula von Altman n identisch sind.

Wenn Pfeffer demnach fordert, dass die Zellkerne und Plastiden sowohl, als auch die kleinsten und nicht mehr sichtbaren physiologischen Einheiten oder Pangene von ihresgleichen abstammen, also durch selbsttätige Teilung sich vermehren, damit in allen Nachkommen die elterlichen Eigenschaften sich wiederholen, so vereinfacht sich diese Forderung für mich dahin, dass Kerne, Zentriolen und Plastosomen „sich durch Deszendenz erhalten“ müssen.

„Die lebendige Substanz“, sagt Pfeffer weiter (1897, S. 42), „ist also in letzter Instanz ein Aggregat von Pangenen, und Veränderungen und Transformationen, die sich in jener abspielen, dürften auch einzelne oder zahlreiche der physiologischen Einheiten (Pangene) betreffen. Dazu gehört u. a., dass also Pangene unter Umständen im Dienste des Ganzen zur Konstruktion an sich nicht lebendiger Organe Verwendung finden“

In entsprechender Weise bin ich schon 1908 bezüglich der Plastosomen zu der Anschauung gekommen, dass sie das materielle Substrat für die verschiedensten Differenzierungen bilden, welche im Lauf der Ontogenese auftreten.

Untersucht man einen Längsschnitt durch eine ältere ergrünte Luftwurzel von *Hartwegia comosa* (*Chlorophytum Sternbergianum*), so findet man in denjenigen Meristemzellen, welche am Scheitel des Vegetationspunktes gelegen sind, zahlreiche Plastosomen in Gestalt langer und feiner Fäden. Diese Fäden oder Plastokonten lassen nun in denjenigen Zellen, welche sich weiter nach rückwärts anschliessen, die verschiedensten Gebilde aus sich hervorgehen. In den Zellen der primären Rinde und in den

Parenchymzellen des Zentralzylinders wandeln sie sich in Chloroplasten um. In denjenigen Zellen des Zentralzylinders, aus welchen sich die Gefäße entwickeln, sowie in den Zellen der Gefäßbündelscheide, erzeugen sie in sich direkt Stärke. Plastochondrien, welche durch eine Fragmentierung der Plastokonten entstehen, beteiligen sich in den Mutterzellen der Gefäße an der Ausbildung der Verdickungsleisten der Zellwand. In anderen Meristemzellen des Zentralzylinders, aus denen Siebröhren hervorgehen, erfahren die Plastokonten eine Metamorphose zu Sekretkörnern (vgl. Meves 1916, 2, 1917 und 1918).

Müssen wir nun etwa im Hinblick auf die Verschiedenheit der aus den Plastosomen hervorgehenden Differenzierungsprodukte verschiedene Arten von Plastosomen annehmen?

Abgesehen davon, dass zwischen den Plastosomen, welche sich in den embryonalen Zellen finden, keine Unterschiede irgend welcher Art festzustellen sind, spricht folgendes dagegen: Die embryonalen Zellen lassen sich in zahlreichen Fällen auf experimentellem Wege als gleich befähigt erweisen. Bleiben wir auf botanischem Gebiet, so liefert eine embryonale Zelle (oder ein embryonaler Zellkomplex), die sich unter bestimmten Bedingungen mit Sicherheit zu einem Gefäßbündelelement (oder einer Wurzel) entwickelt, unter veränderten Bedingungen eine Epidermiszelle (oder einen Spross etc.). Wie die ganzen Zellen, so werden nun aber auch die in ihnen enthaltenen Plastosomen unter veränderten Bedingungen eine andere Ausbildung erfahren; daraus ergibt sich, dass sie ursprünglich gleichartig sein müssen.

In Fragen der Erbllichkeit kommt man nach Pfeffer (1897, S. 49) auf dem Wege der Abstraktion ohne jede Hypothese auf eine „Masse, die potentiell das Ganze in sich trägt“ und als Erbmasse, Idioplasma, Keimplasma, embryonale Substanz bezeichnet werden mag. Pfeffer erklärt, dass dieses Keimplasma „zu verschiedenen Zielen und Zwecken ausgenutzt und umgestaltet wird und damit bedingungsweise oder gänzlich die bisherige reproduktive Fähigkeit einbüsst“ und widerspricht der „dualistischen Auffassung“ Weismanns, welcher zwei verschiedene Plasmamassen annimmt, von denen die eine die Art zu erhalten, die andere die Arbeit des Wachstums auszuführen habe.

Meinerseits bin ich der Ansicht, dass die Erbmasse (bezw. der protoplasmatische Anteil derselben) durch die Plastosomen

repräsentiert wird, in denen alle Eigentümlichkeiten der Art (bezw. des Protoplasmas der Art) potentiell enthalten sind (vgl. Meves 1908, S. 848). Die Beobachtung lehrt, wie gesagt, dass diese Plastosomen „allseitig befähigte“ Elemente darstellen, welche im Lauf der ontogenetischen Entwicklung zu den verschiedensten strukturellen und stofflichen „Neuformationen“ verbraucht werden¹⁾. Somit kann man auf Grund meiner Befunde mit Recht den Satz aufstellen (Pfeffer 1904, S. 235), „dass Präformation (Evolution) und Epigenesis zusammengreifen, dass also die Ontogenese, um mit Driesch zu reden, eine epigenetische Evolution darstellt“.

Wie man sieht, stimmen die Schlussfolgerungen, welche sich für Pfeffer aus einem „Überblick über die Gesamtheit der formativen Prozesse“ ergeben haben, in vieler Beziehung mit den Anschauungen überein, zu welchen ich durch das Studium der Plastosomen gelangt bin.

Lidfors (1915, S. 252) sagt dem grossen Pflanzenphysiologen nach, dass seine „Weissagungen“ in zahlreichen Fällen in Erfüllung gegangen seien. Jedenfalls hat Pfeffer mit seinem Ausspruch (1897, S. 47) Recht behalten, dass es „aller Wahrscheinlichkeit nach auch nicht an Theorien fehlen würde, welche dem Zytoplasma die Herrscherrolle (bei der Vererbung) zuweisen, wenn es fernerhin gelingen sollte, in diesem auffällige Gestaltungen zu erspähen, die sich sicherlich im Zytoplasma abspielen, in welchem sich ebenfalls die physiologischen Einheiten selbsttätig vermehren“.

Dass der Vorgang der Vererbung unter der Annahme eines fortbildungsfähigen protoplasmatischen Idioplasmas, wie es nach meiner Ansicht in den Plastosomen vorliegt, ganz ausserordentlich an Anschaulichkeit gewinnt, habe ich schon 1908 ausgeführt; es sei gestattet, dies an einem speziellen Beispiel zu erläutern.

¹⁾ Die Umwandlung der Plastosomen im Lauf der Entwicklung erscheint mir als der wichtigste Teil desjenigen Vorgangs, welchen man als „Inkrustation“ (Hensen, Goebel) bezeichnet hat. Nach meinem Dafürhalten sind nur solche Zellen (Pflanzenzellen) befähigt, zum embryonalen Zustand und zu embryonaler Tätigkeit zurückzukehren, in welchen sich Plastosomen intakt erhalten haben (vgl. Meves 1917, S. 311).

Bei Zugrundelegung der O. Hertwig-Strasburgerschen Lehre kann man die Erscheinung, dass bei Kreuzung einer rot- und einer weissblühenden Pflanze die Blumen des Bastards eine intermediäre blassrote Färbung aufweisen, nur unter der Voraussetzung verstehen (vgl. de Vries 1889), dass die Chromoplasten oder Anthozyanpigmente ihre Eigenschaften vom Kern mitgeteilt bekommen haben; man muss eine dynamische oder enzymatische Wirkung des Kerns auf das Zytoplasma heranziehen, oder zu der Hypothese greifen, dass die im Kern enthaltenen stofflichen Träger der erblichen Anlagen (Pangene, de Vries) vom Kern an das Zytoplasma abgegeben werden.

Heute wissen wir nun, dass die Chromoplasten und Anthozyanpigmente der Pflanzen ebenso wie die Pigmentkörner der Tiere Umwandlungsprodukte von Plastosomen sind. Die eben angeführten Annahmen werden daher überflüssig, die Tatsache, dass die Blüten der Bastardpflanze blassrot sind, gewinnt eine viel befriedigendere Erklärung, sobald wir uns vorstellen dürfen, dass männliche Plastosomen sich dem Protoplasma der Eizelle beimischen und sich mit den hier vorhandenen weiblichen Plastosomen vereinigen.

II. Die Plastosomen und ihre Beziehungen zur Vererbung in der Literatur bis zum Jahre 1910.

Ausser Pfeffer haben noch zahlreiche andere Forscher die Forderung vertreten, dass neben dem Kern das Protoplasma bei der Vererbung beteiligt sein müsse. Speziell die Plastosomen sind aber bis zum Jahre 1910 nur selten mit diesem Problem in Verbindung gebracht worden.

Zuerst geschah dies wohl durch Flemming, der 1882 in seinem Buch „Zellsubstanz, Kern und Zellteilung“ die „allgemeine Tragweite“, welche die „Arbeitsergebnisse über den Bau der Zellsubstanz“ haben und „die Hoffnungen, welche sich an sie knüpfen“, erörtert und als eines der wichtigsten Arbeitsziele eine „wirkliche Morphologie der Vererbung“ bezeichnet hat.

„Wäre das Protoplasma“, schreibt er S. 70, „in sich gleichartig beschaffen, wie ein Kristall, wie es einmal hiess, so hätten wir wenig Aussicht, auf optischem Wege dem Verständnis seiner Lebenserscheinungen näher zu kommen. Hat es aber in sich einen differenten Bau, so ist diese Hoffnung selbstverständlich gegeben Wenn, um nur ein wichtigstes

Beispiel zu nennen, das Protoplasma der Eizelle nichts als eine morphologisch-homogene Masse wäre mit eingestreuten Dotterkörnern, oder gar eine Flüssigkeit, wie man es allen Ernstes noch in neuerer Zeit genannt hat, so müssten wir alle Antwort auf die Frage nach den Entwicklungsbedingungen, die das Ei mitbringt, der Chemie überlassen. Hat aber die Substanz der Eizelle einen Bau, kann dieser und die Beschaffenheit der Fäden in bestimmten Bezirken des Zellkörpers verschieden sein, so kann darin auch eine Grundlage der Entwicklungsprädestination gesucht werden, in der sich das eine Ei von dem anderen unterscheidet; und dieses Suchen wird möglich sein mit dem Mikroskop — bis wie weit, kann niemand sagen, aber sein Ziel ist nichts Geringeres, als eine wirkliche Morphologie der Vererbung. Dass man eine solche jemals auf diesem optischen Wege fertig stellen wird, muss uns heute wohl unmöglich oder unfasslich erscheinen. Dass aber jeder Schritt zu ihr hin des Weges wert ist, wird wohl nicht geleugnet werden.“

Altmann hat 1890 die Theorie von der Kontinuität der Plastosomen aufgestellt und ihr in seinem Satz „*omne granulum e granulo*“ prägnanten Ausdruck verliehen. Dabei hat er wohl zweifellos, wie ich mit Miescher¹⁾ annehme, dessen Worte ich 1912, 2, S. 81 angeführt habe, auch an eine „Immanenz“ der Granula in Zeugung und Entwicklung gedacht, hat aber diesen Gedanken allerdings nirgends direkt ausgesprochen.

Delage sagt daher in seinem 1895 erschienenen Buch *L'hérédité* (S. 503) nicht mit Unrecht: „Altmann, après être arrivé à cette conclusion que ses bioblastes sont les facteurs des propriétés de l'organisme, s'arrête brusquement sans chercher à voir si des facteurs ainsi constitués permettent d'expliquer les phénomènes biologiques. Il se contente de présenter sous une forme concrète les unités hypothétiques des autres auteurs; de dire à Spencer, à Haeckel, à de Vries, à Hertwig, à Wiesner etc.: Voilà vos unités physiologiques, vos plastidules, vos gemmules, vos micelles, vos pangènes, vos idioblastes, vos plasomes, etc.; ils ne sont point ce que vous avez imaginé, ce ne sont que de petits appareils doués de propriétés chimiques définies. — Cela est fort bien, mais il faudrait montrer qu'ainsi constitués, ils conservent les propriétés grâce auxquelles ces particules hypothétiques expliquaient plus ou moins les phénomènes de la vie. Altmann ne saurait prétendre avoir si rigoureusement démontré que les granules sont les facteurs des propriétés organiques qu'il soit dispensé de s'inquiéter des conséquences de sa conclusion. Il devait donc montrer comment ses bioblastes s'accommoderaient avec les problèmes de l'hérédité, de l'ontogénèse, de la variation, de l'adaptation, etc. Il s'est borné à tracer quelques linéaments de la phylogénèse primitive. Ce n'est point assez, car il y a dans l'application des bioblastes à certains problèmes des difficultés très graves.“

¹⁾ Brief an His vom 6. August 1895.

L. und R. Zoja haben 1891 in einer Abhandlung, die an schwer zugänglicher Stelle erschienen und daher wohl wenig bekannt geworden ist, die Altmannschen Bioblasten, welche von ihnen Plastidulen genannt werden, bei zahlreichen Protozoen und in den verschiedensten Zellarten nahezu aller Metazoengruppen nachgewiesen. Sie fanden sie auch in männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, darunter Spermien und Eiern von *Ascaris megalocephala*, und konstatierten, dass bei der Befruchtung dieses Tieres die Plastidulen des Spermiums sich mit denjenigen des Eies vermengen.

Der letzteren Beobachtung haben die Gebrüder Zoja aber keinerlei theoretische Bedeutung beigelegt. R. Zoja hat 1896 in sehr ausführlicher Weise auf mehr als 100 Druckseiten den damaligen Stand der Befruchtungsstudien auseinandergesetzt, ist jedoch mit keinem einzigen Wort auf den von seinem Bruder und ihm beschriebenen Befund bei der Befruchtung des *Ascariseies* zurückgekommen; vielmehr hat er S. 17 direkt ausgesprochen, dass das Protoplasma des Spermiums bei der Vererbung keine Rolle zu spielen und, auch bei *Ascaris*, vom Eikörper resorbiert zu werden scheine: „Anche negli spermatozoi privi di coda (*Ascaris*) il protoplasma che è in quantità piuttosto rilevante fa l'impressione di disaggregarsi ed essere assorbito dal vitello.“

Delage (1895, S. 502—505) hat bei Besprechung der Altmannschen Granulalehre geprüft, was Altmann selbst (s. oben) unterlassen hatte, wie sich die „Bioblasten“ zu dem Vererbungsproblem stellen¹⁾, und dabei, in einer Anmerkung zu dem letzten Satz des auf S. 47 angeführten Abschnitts, eine Vereinigung zwischen väterlichen und mütterlichen Körnern gefordert. Es heisst daselbst mit Bezug auf die „Bioblasten“ folgendermassen:

„Le nombre de leurs variétés doit être très considérable dans un organisme compliqué. Leur taille cependant n'est jamais très petite puisqu'elle reste toujours dans les limites de la visibilité.“

On comprendrait à la rigueur que le nombre nécessaire puisse trouver place dans l'œuf. Mais dans le spermatozoïde, cette difficulté se complique d'une autre. C'est surtout, on peut dire c'est exclusivement, dans le cytoplasma que l'on trouve des granules. Ceux du noyau sont fortement douteux et Altmann lui-même en parle avec beaucoup moins d'assurance que de ceux du corps cellulaire. Or le spermatozoïde est presque entièrement formé

¹⁾ Die Befunde der Gebrüder Zoja am *Ascarisei* werden von Delage nicht erwähnt.

de substance nucléaire. La portion cytoplasmique, que peut-être il renferme en lui, est de volume si minime qu'elle ne pourrait donner asile qu'à des particules de taille extrêmement inférieure à celle des granules, partant invisibles, et par suite hypothétiques, ce qui leur ôte le principal mérite des granules.

Mais admettons que les bioblastes ultramicroscopiques, admis par une induction fondée sur les bioblastes visibles, puissent donner au spermatozoïde les propriétés nécessaires. Admettons que ces bioblastes spermatiques ultramicroscopiques grossissent ensuite dans l'œuf fécondé et deviennent des granules ordinaires.

Le protoplasma de l'embryon contiendra donc deux bioblastes de chaque espèce, un paternel et un maternel, qui pourraient, à la rigueur, expliquer la forme mixte des caractères exprimés. Mais il est évident que le nombre des bioblastes ne saurait doubler ainsi à chaque génération et qu'un phénomène de réduction doit se produire sous une forme quelconque. La division réductrice ne peut l'expliquer, car elle ne pourrait qu'éliminer une moitié des bioblastes paternels et maternels, et il arriverait certainement que ceux de la même sorte se trouveraient souvent expulsés des deux côtés à la fois et manqueraient dans le produit. On ne peut qu'imaginer, après la fécondation, une fusion de deux bioblastes en un¹⁾. Or Altmann n'a jamais signalé de phénomène de ce genre et s'il l'admettait ce ne pourrait être qu'hypothétiquement. L'idée qu'il se fait de la nature des bioblastes n'est pas conciliable avec cette hypothèse. Deux sphères formées seulement de substance chimique peuvent se fusionner lorsqu'elles sont petites et grossir ensuite seulement autant qu'eût fait une seule. Mais les bioblastes sont, d'après lui, des sortes de cristaux organiques, en tout cas des agrégats doués d'une structure qui intervient dans leurs propriétés. En ce cas, ils ne peuvent que se juxtaposer, et, au bout d'un nombre suffisant de générations, il n'y a plus place pour le grand nombre qui doit se trouver dans un seul granule . . .

Admettons qu'Altmann ou quelque autre soit en état de répondre à toutes ces objections, il est évident qu'il ne saurait le faire sans faire intervenir des hypothèses et c'est là seulement ce que nous voulons démontrer pour le moment.⁴

Bei Aufstellung seiner eigenen Vererbungstheorie (S. 747 u. folg.) ist Delage nun aber auf die Altmann'schen Granula nicht wieder zurückgekommen. Zwar sagt er S. 748: „C'est évidemment la structure du protoplasma qui doit servir de point de départ puisqu'elle est la raison mécanique des phénomènes qu'il s'agit d'expliquer . . .“ Jedoch definiert er das Protoplasma als eine sehr komplexe chemische Substanz, welche wesentlich aus Eiweißstoffen zusammengesetzt ist, die zum Teil miteinander vermischt sind, zum Teil als abge sonderte Körper

¹⁾ Von mir gesperrt.

existieren; besondere Lebenseinheiten („parties, dont l'arrangement produit la vie“) sind nach ihm nicht anzunehmen. „Näegeli et ceux qui l'ont suivi ont fait une œuvre vaine lorsqu'ils ont inventé des facteurs de propriétés élémentaires sous le prétexte qu'il serait impossible aux matières albumineuses, malgré la richesse de leurs variétés, de fournir assez de combinaisons différentes pour expliquer la diversité infinie des cellules“; und weiter: „si la chose peut s'expliquer par les pangènes, biophores ou autres facteurs matériels élémentaires quelconques, elle le peut aussi sans eux.“ „Les microsomes“, heisst es in der Anmerkung 1 zu S. 750, „sont certainement des agrégats supérieurs aux molécules chimiques, mais leur rôle est problématique, et les fibrilles sont de vrais organes d'un ordre plus élevé encore.“

Benda (1898, 1899, 1903) hat geglaubt, in den von ihm so genannten Mitochondrien ein neues „Zellorgan“ entdeckt zu haben, welchem er eine „spezifische Funktion“ zuschrieb; und zwar meinte er, dass es mit den motorischen Leistungen der Zelle in einem prinzipiellen Zusammenhang stände. Daneben hat Benda (1903, S. 780) „noch eine andere physiologische Erwägung“ angestellt, von der er hoffte, dass sie zur Verfolgung anregen würde. „Die chondriogene Hülle“, sagt er, „liegt stets in dem Abschnitt der Spermie, welcher unzweifelhaft bei der Befruchtung mit in das Ei dringt. Bei der Ascarisspermie ist höchstwahrscheinlich der gestreifte Abschnitt, der voran in das Ei wandert, chondriogener Abkunft. Nach den Beobachtungen R. Ficks am Axolotl, L. Michaelis' am Triton, van der Strichts bei der Fledermaus, Henkings bei Insekten, v. Kostaneckis bei Physa treten die Geisselabschnitte, die den chondriogenen Mantel besitzen, mit in die Sphärenstrahlung. In den Blastomeren von Triton . . . habe ich reichliche Mengen von Mitochondrien gefunden, aber es ist mir noch nicht gelungen, den entscheidenden Augenblick der Spermienumbildung abzufassen. Trotzdem ist mit Bestimmtheit vorauszusagen, dass die Mitochondrien, ebenso wie sie individualisiert die Mitosen überdauern, auch als individualisierte Bestandteile der männlichen Geschlechtszelle innerhalb der weiblichen wiedererscheinen und an der Befruchtung teilnehmen werden. Diese Feststellung, die mir als das dringendste Postulat erscheint, würde den Schlußstein in der Kennzeichnung der Mitochondrien als Zellorgan abgeben und einem dem Zell-

leib angehörenden Bestandteil die Rolle eines der Faktoren der Vererbung vindizieren, da das Vorhandensein der gleichen Gebilde in den weiblichen Geschlechtszellen von mir bereits unzweifelhaft beobachtet ist.“

Ich selbst habe von Anfang an, zuerst 1899, S. 387, die motorische Bedeutung der „Mitochondrien“ bestritten, ohne damals und in den nächstfolgenden Jahren bis 1907 etwas Besseres an die Stelle dieser Hypothese setzen zu können. Die „andere physiologische Erwägung“ Bendas aus dem Jahre 1903, auf Grund deren er für die Mitochondrien „die Rolle eines der Faktoren der Vererbung“ in Anspruch nahm, ist bis 1907 weder von mir noch von irgend jemand sonst erörtert worden.

Bis zu diesem Jahre teilte ich die Meinung, dass die „Mitochondrien“ neuentdeckte Zellbestandteile seien. Alsdann trat aber in meiner Auffassung dieser Gebilde eine fundamentale Wandlung ein. Es gelang mir (1907, 2 und 3) teils körnige, teils fädige Plastosomen bzw. Chondriosomen (Plastochondrien und Plastokonten bzw. Mitochondrien und Chondriokonten) bei jungen Embryonen von Huhn und Säugetieren ausnahmslos in sämtlichen Zellen aufzufinden und den Nachweis zu führen, dass die Plastokonten oder Chondriokonten den Fila Flemmings von 1882 entsprechen. 1908, S. 833 stellte ich ferner die Behauptung auf, dass die Mitochondrien und Chondriokonten mit den Körnern und Fäden Altmanns identisch sind, und gewann die Überzeugung, dass die Chondriosomen oder Plastosomen das materielle Substrat für die verschiedensten Differenzierungen bilden, welche im Lauf der Ontogenese auftreten. Hauptsächlich auf Grund dieser Erkenntnisse und der schon von Benda hervor gehobenen Tatsache, dass die Plastosomen sowohl am Spermium als auch im Ei vorhanden sind, habe ich dann die genannten Elemente als Träger der spezifischen zu vererbenden Protoplasmastruktur oder als protoplasmatisches Idioplasma angesprochen¹⁾.

Damit war ich zu einer Anschauung gelangt, die von derjenigen Bendas völlig verschieden war. Benda hatte erklärt: Die Mitochondrien sind mit motorischen Funktionen betraut. Lässt sich zeigen, dass sie an der Befruchtung beteiligt sind, so

¹⁾ Schon 1907, 2, S. 405—406 hatte ich für wahrscheinlich erklärt, dass die Mitochondrien und Chondriokonten der embryonalen Zellen direkt teils von der männlichen, teils von der weiblichen Geschlechtszelle abstammen.

würde diese Feststellung den Schlußstein in der Kennzeichnung der Mitochondrien als eines besonderen Zellorgans abgeben und „einem dem Zelleib angehörenden Bestandteil die Rolle eines der Faktoren der Vererbung vindizieren“. Ich fasste dagegen diese Gebilde von 1908 an als eine primitive (indifferente, neutrale) oder Anlagesubstanz auf, „die im Lauf der Entwicklung die verschiedensten Differenzierungen epigenetisch ausbildet, wobei sie die elterlichen Eigenschaften in die Erscheinung treten lässt“.

Es ist daher nicht zutreffend, wenn z. B. Retzius (1914, S. 208) sagt, dass es eine „ursprünglich schon von Benda stammende Lehre“ sei, dass die Mitochondrien „die Vererbungssubstanz des Protoplasmas darstellen“; oder wenn Duesberg (1915, S. 64) schreibt: „Benda, puis Meves, ont admis que la partie de l'idioplasma localisée dans le protoplasma est représentée par les chondriosomes“; denn dadurch wird Benda eine Erkenntnis zugeschrieben, welche er nicht besessen hat. Ein „motorisches Organ des Zelleibes“ könnte doch nur einen sehr kleinen Teil der Erbmasse und niemals das gesamte im Protoplasma lokalisierte Idioplasma repräsentieren. Benda hat aber sogar noch ganz neuerdings (1914, S. 32) die Hypothese von der motorischen Funktion der „Mitochondrien“ aufrecht erhalten, wenn er nunmehr auch zugibt, dass sie die funktionelle Bedeutung dieser Gebilde „wahrscheinlich nicht erschöpft“.

Retzius kommt 1909 im Vorwort zum XIV. Band seiner Biologischen Untersuchungen auf die Bedeutung zu sprechen, welche ich (1907—1908) „im Anschluss an Äusserungen von Benda“ den Mitochondrien oder v. Brunnschen Körnern zugewiesen hätte, indem ich sie als Träger erblicher Anlagen ansprach, und erklärt, dass auch ihm eine derartige Aufgabe der v. Brunnschen Körner schon lange vorgeschwebt habe, obwohl er die eigentlichen Beweise dafür noch nicht zu gewinnen vermochte. In einer Abhandlung, welche schon lange fertig lag, aber erst im I. Bande des zur Säkularfeier der schwedischen Gesellschaft der Ärzte am 25. Oktober 1908 veröffentlichten Festbandes der Zeitschrift „Hygiea“ erschien, habe er folgendes geäußert: „Man ist immer mehr zu der Ansicht gelangt, dass nicht nur der Kern (der Spermienkopf) die erblichen Anlagen enthält, sondern dass auch andere Teile bei der Befruchtung von Bedeutung sind. Vor allem sind die Zentralkörper und die Hülle

des Verbindungsstücks, welche letztere den sog. Nebenkern enthält, dabei beteiligt. Der Nebenkern entspricht aber besonders der Spiralfaser, resp. den v. Brunnschen Körnern. Die Substanz dieser Körner hat nach allem, was wir jetzt verstehen können, bei dem Befruchtungsakte eine Rolle zu spielen; es bleibt aber v. a. der experimentellen Methode noch offen, diese wichtige Frage genauer zu beantworten, was natürlich grosse Schwierigkeiten darbietet.“

Im Schlusskapitel desselben Bandes XIV der Biologischen Untersuchungen betont Retzius dann aber, dass es in Anbetracht der biologisch ausserordentlich wichtigen Frage, welche hier vorliegt, von grösster Wichtigkeit sei, auf dem Wege zur Wahrheit nur ganz vorsichtig vorzuschreiten. Die „sicheren Beweise“ dafür, dass, wie ich (Meves, 1907) für wahrscheinlich erklärt hätte, die Chondriokonten in den Zellen der Embryonen „direkt teils von der männlichen, teils von der weiblichen Geschlechtszelle abstammen“, lägen noch nicht vor; „denn sich in derselben Weise färbende Körner und Fäden sind ja vor dem Befruchtungsakte in beiden diesen Zellenarten vorhanden, und es lässt sich denken, dass die eine Art dieser Elemente, z. B. die aus der männlichen Zelle abstammenden, bei dem fraglichen Akte nicht wirksam sind oder gar untergehen. Und wenn auch diese beiden Körnchenarten den Akt überleben, so ist dadurch nicht sicher bewiesen, dass sie die Träger erblicher Anlagen in echt biologischem Sinne sind. Die sich färbenden feinen Körner und Fäden, die Chondriosomen, scheinen nach den neueren Befunden in den meisten Geweben vorzukommen und nachweisbar zu sein; sie können sogar ein konstanter oder beinahe konstanter Bestandteil der Protoplasmasubstanz an sich sein, welcher natürlich jedenfalls eine grosse Bedeutung hat, aber deshalb nicht mit aller Sicherheit der Träger der eigentlichen erblichen Anlagen ist. Vor allem aber haben wir noch keine Sicherheit dafür, dass alle diese, nach einer oder einigen Methoden sich färbenden Körnchen einer und derselben Art von Elementarbestandteilen entsprechen und angehören. Körnchen verschiedener Art können sich durch eine gewisse Methode in gleicher Weise färben lassen.“

„Wenn ich nun“, fährt Retzius fort, „diese Bedenken hinsichtlich der Schlussfolgerungen ausspreche, so ist es in keinem Falle meine Absicht, die interessanten histologischen Befunde von Benda und Meves in Abrede zu stellen. Im Gegenteil stelle ich sie sehr hoch und hoffe, dass dieselben wichtige Impulse zu neuen Forschungen auf dem fundamental wichtigen Gebiete der Prozesse der Befruchtung und Vererbung geben werden.“

Auf der Suche nach geeigneten Objekten, an welchen sich die Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung tatsächlich zeigen liesse, stiess ich im Frühjahr des Jahres 1910 auf die oben erwähnte, völlig vergessene Abhandlung von L. und R. Zoja. Die Angaben der italienischen Autoren, dass die Plastidulen des Spermiums sich bei *Ascaris* mit denjenigen des Eies vermengen,

war für mich die Veranlassung, die Befruchtung dieses Tieres mit den Plastosomenmethoden zu studieren, von denen sich die Altmannsche, welche die Gebrüder Zoja bereits angewandt hatten, als die für das genannte Objekt am meisten geeignete erwies. Es gelang mir sofort (1910, 2) auf Grund von Präparaten, die zunächst allerdings noch zu wünschen übrig liessen, die Tatsache, dass bei der Befruchtung des Ascariseies eine Aussaat männlicher Plastochondrien stattfindet, zu bestätigen. Ich habe darüber in einer vorläufigen Mitteilung (1910, 2) kurz berichtet und auf die von L. und R. Zoja nicht gewürdigte Bedeutung des Befundes hingewiesen. Meine ausführliche Arbeit folgte im Jahre 1911.

Später habe ich dann noch bei verschiedenen anderen Tieren, bei *Echinus* (1911—1912), *Phallusia* (1913), *Filaria* (1915) und *Mytilus* (1915) die Beteiligung der männlichen Plastosomen bei der Befruchtung studiert¹⁾.

Schliesslich sei an dieser Stelle nochmals festgestellt (vgl. auch Meves 1916, 1, S. 615), dass die Untersuchungen von Kostanecki und Wierzejski (1896), durch welche nach C. Rabl (1915) „auf die Bedeutung des durch das Mittelstück des Spermatozoons eingeführten Protoplasmas hingewiesen wurde“, mit den meinigen keine Berührungspunkte haben.

Was Kostanecki und Wierzejski am Physaspermium als Mittel- oder Verbindungsstück beschreiben, ist eine „hellere, homogene“, zwischen Kopf und Geissel eingeschaltete Partie, welche das „Zentrosom“ enthalten und im übrigen aus „Protoplasma“ gebildet sein soll, das „aus der achromatischen Figur der letzten Mitose der Spermatozyten stammt“ und die Anlage der im Ei auftretenden „Spermastrahlung“ repräsentiert. Nach dem Eindringen des Samenfadens in das Ei quillt dieses Mittelstück auf und „weist von da ab ganz deutlich seine typisch radiäre Anordnung auf“; „die hieraus entstehende Strahlung“ wächst auf Kosten des Eiprotoplasmas, welches von ihr assimiliert wird. Während Boveri nun meint, dass „das Befruchtende am Spermatozoon das Zentrosoma“ sei (unter Befruchtung versteht Boveri die „Anregung zur Entwicklung“), glauben Kostanecki und Wierzejski, „dass für die Befruchtung, für die Anregung des Eies zur Teilung die Einführung des Verbindungsstückes des Spermatozoons, welches das um das Zentrosoma gruppierte Protoplasma desselben enthält, notwendig ist“ (S. 375).

¹⁾ Anmerkung bei der Korrektur. Während des Drucks der vorliegenden Abhandlung erschien ferner (in Bd. 50, 1918, des *Anatom. Anzeigers*) eine vorläufige Mitteilung von mir über die Befruchtung des Eies von *Oxyuris ambigua* unter dem Titel: „Eine neue Stütze für die Plastosomentheorie der Vererbung.“

Wie man sieht, handelt es sich hier weniger um Beobachtungen (soweit von solchen die Rede sein kann, sind sie grösstenteils unzutreffend), als vielmehr um eigenartige und jedenfalls irrtümliche Spekulationen.

Auf die durch das Spermium eingeführte plastosomatische Substanz haben die Angaben von Kostanecki und Wierzejski keinen Bezug. Die Plastosomen dürften am Physaspermium in Form eines den Achsenfaden des Schwanzes umgebenden Mantels angeordnet sein. Der gesamte Spermien-schwanz soll aber nach Kostanecki und Wierzejski (S. 337) der Resorption seitens des Eiprotoplastas anheimfallen.

III. Bemerkungen zu Schreiners (1916) Übersicht über die Entwicklung und den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von den Plasmastrukturen.

Bevor ich dazu übergehe, meine Beobachtungen und Schlüsse bezüglich der Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung und Vererbung gegen Einwände zu verteidigen, möchte ich verschiedene Punkte einer historischen Übersicht berichtigen, welche Schreiner kürzlich (1916, in einer Abhandlung über den feineren Bau der Haut von *Myxine glutinosa*) über die Entwicklung und den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von den Plasmastrukturen gegeben hat.

Nachdem Schreiner zunächst die Flemmingsche Filartheorie erwähnt hat, welche auf die Zellforschung der letzten Dezennien des vorigen Jahrhunderts einen mächtigen Einfluss ausgeübt habe, führt er die Granulattheorie an, als deren Urheber mit vollem Recht Altmann genannt werde. „In der Altmannschen Granulalehre“, sagt er, „finden wir die Ergebnisse ausgedehnter Untersuchungen, die mit einer bewundernswerten Genauigkeit und einer überlegenen Technik ausgeführt sind, mit den weitgehendsten theoretischen Spekulationen vereinigt.“ Die Technik wird allerdings gleich darauf „einseitig“ und die theoretischen Spekulationen werden „leicht angreifbar“ genannt. Daraus erklärt sich nach Schreiner wohl der Widerspruch, den die Lehre Altmanns bei ihrem Erscheinen erregte und das Misstrauen, womit seine Befunde fast von allen Seiten empfangen wurden. „Der bleibende Wert derselben hat sich jedoch in den 25 Jahren, die jetzt seit der Veröffentlichung des Sammelwerks Altmanns verflossen sind, in immer klarerer Weise kundgegeben. Ja, wir dürfen wohl sagen, dass die Untersuchungen Altmanns nach Abschälung ihres spekulativ-theoretischen Anhangs nie mit grösserem

Interesse betrachtet worden sind und nie einen ehrenvolleren Platz in der zytologischen Forschung eingenommen haben als in unseren Tagen. Was hierzu vor allem beigetragen hat, ist das Hervorblühen eines neuen Sprosses auf dem Stamm der Zellforschung, der sogenannten Mitochondrienforschung.“

Schreiner konstatiert weiter, dass ursprünglich von zahlreichen Forschern wie auch von mir angenommen wurde, dass die Mitochondrien neuentdeckte Zellbestandteile seien, und bemerkt sodann sehr richtig, die Feststellung, dass die von Benda mittels einer neuen Methode zur Darstellung gebrachten Körnchen mit den von Flemming in lebenden Zellen gesehenen Fäden sowie mit den fuchsinophilen Körnchen und Fäden von Altmann identisch sind, müsse „als eine für die Klärung der Frage nach den Plasmastrukturen sehr wertvolle Bereicherung unserer Kenntnisse betrachtet werden.“

In der Tat kann heute weder die Filar- noch die Granula- lehre mehr Gültigkeit beanspruchen, sondern nur diejenige Vereinigung beider, welche in der Theorie der Chondriosomen oder Plastosomen vorliegt.

Schreiner (S. 87) behauptet nun aber, dass die Identität der Mitochondrien mit den Altmannschen Granula und Fila „fast gleichzeitig“ mit mir auch von Regaud und seinem Mitarbeiter Mawas mit aller wünschenswerten Klarheit hervorgehoben worden sei, und zitiert aus einer Arbeit der genannten Autoren über Protoplasmastruktur in Drüsenzellen (1909) folgenden Passus, welcher sich in einer Anmerkung auf S. 1 des Separatabdruckes findet: „Il y a cependant un auteur dont il est nécessaire de mettre le nom au début de cet article: c'est Altmann (Die Elementarorganismen, 2me édit., 1894). Les filaments et les granules qu'il a décrits et figurés dans les glandes salivaires correspondent très exactement aux chondriosomes. La comparaison des stades successifs de la sécrétion dans la parotide du chat pilocarpinisé lui a montré la participation directe des filaments et granules à la formation des grains. Les nombreux faits qu'il a su observer dans beaucoup de tissus et d'organes doivent le faire considerer non point seulement comme un précurseur, mais comme l'auteur véritable de la découverte des chondriosomes: car des noms nouveaux, quelque méritoires qu'ils soient, ne remplacent point des faits.“

Hierzu möchte ich bemerken, dass zwischen dem Erscheinen meiner Abhandlung (1908), in welcher ich die Identität der Mitochondrien mit den Altmannschen Granulis behauptet habe, und derjenigen von Regaud und Mawas (1909) ca. $\frac{3}{4}$ Jahr dazwischen liegen müssen. Das Heft dieser Zeitschrift, welches meine Arbeit enthält, ist nämlich am 24. Oktober 1908 ausgegeben; die Mitteilung von Regaud und Mawas wurde am 5. April 1909 auf der Versammlung der französischen Anatomischen Gesellschaft in Nancy vorgetragen. Es kann also keine Rede davon sein, dass die beiden französischen Autoren „fast gleichzeitig“ mit mir die Identität der Mitochondrien und der Altmannschen Granula hervorgehoben hätten. Ich glaube vielmehr annehmen zu dürfen, dass Regaud und Mawas bei der Niederschrift der in einer Anmerkung untergebrachten Sätze, welche Schreiner anführt, durch meine Arbeit (1908) beeinflusst gewesen sind. Jedenfalls ist in verschiedenen, die Mitochondrien behandelnden Mitteilungen von Regaud aus dem Jahre 1908, von denen die letzten im Dezember 1908 in der Pariser Société de Biologie vorgetragen sind, nirgends ein Hinweis auf Altmann zu finden.

Es liegt mir ferner völlig fern, die Verdienste Altmanns, welchen ich zuerst allgemeinere Anerkennung verschafft habe, nachträglich schmälern zu wollen. Dass Altmann aber, wie Regaud und Mawas schreiben, „l'auteur véritable de la découverte des chondriosomes“ sei, kann man wirklich nicht behaupten; denn es kann nicht zweifelhaft sein, dass diese Entdeckung Flemming zukommt, dessen Fila von 1876—82 mit Plastokonten identisch sind. Wenn man Flemming den Vorwurf machen kann, dass er der Fadenform als solcher eine prinzipielle Bedeutung zugeschrieben hat, welche sie nicht besitzt, so hat Altmann nicht minder irrtümlich den Hauptnachdruck auf die Körnerform gelegt. Und wenn Flemming die Fäden der Strahlungen und Gerüste mit Plastokonten zusammengeworfen hat, so hat Altmann mehrfach Kunstprodukte als Plastochondrien beschrieben (vergl. Meves, 1910, S. 652). Beide Forscher aber sind von der fundamentalen Bedeutung der von ihnen beschriebenen Zellstrukturen durchdrungen gewesen.

Ausser von Flemming (1876—1882) sind Plastosomen ferner schon vor Altmann (1890) von A. v. Brunn (1884)

und v. la Valette St. George (1885—86), auf botanischem Gebiet von Strasburger (1884), Pfeffer (1886), Berthold (1886), Wigand (1887), Zacharias (1888) u. a. beschrieben worden.

Altmann hat aber unter anderem das unleugbare Verdienst, eine ausgezeichnete und originelle Methode zur Darstellung der Plastosomen in Schnittpräparaten angegeben zu haben. Diese Methode, welche die erste gewesen ist, durch welche die Plastosomen uns besser zugänglich gemacht wurden, soll man nicht herabzusetzen versuchen, indem man sie als „einseitig“ qualifiziert. Einseitigkeit kann in diesem Fall überhaupt kein Vorwurf sein; denn das Bestreben des Mikroskopikers geht doch gerade dahin, die Strukturelemente, auf welche es ihm ankommt, möglichst isoliert zur Darstellung zu bringen, so dass sie von allen anderen, mit denen man sie verwechseln könnte, unterschieden sind.

Schreiner erklärt nun ferner, die Theorie von der Kontinuität der Plastosomen, deren Richtigkeit er bestreitet, „nach ihren Begründern als die Benda-Mevessche“ bezeichnen zu wollen. Dazu ist aber zu bemerken, dass Altmann bereits 1890 den Satz „omne granulum e granulo“ aufgestellt hat; und auch die Tatsache, deren Entdeckung von Schreiner Benda zugeschrieben wird, „dass die Plasmakörnchen die Mitosen überdauern“, ist Altmann sicher nicht unbekannt gewesen; jedenfalls ist sie, wenn nicht schon 1890 von ihm, so doch 1891 von L. und R. Zoja festgestellt worden, wovon sich Schreiner durch einen Blick auf Fig. 28 und 29 der Zojaschen Abhandlung (1891) überzeugen kann.

Richtig ist allerdings, dass Altmann später von seiner ursprünglichen Annahme abgekommen und zu dem Resultat gelangt ist, dass die Intergranular- oder Grundsubstanz der „wesentliche Bestandteil, die Matrix des übrigen“ sei. Ferner kann man in der Tat wohl sagen, dass die Kontinuität der Plastosomen durch die neueren Untersuchungen von Benda, mir selbst, Duesberg u. a. erst definitiv bewiesen worden ist.

Wenn Schreiner die „theoretischen Spekulationen“ Altmanns als „leicht angreifbar“ bezeichnet, so meint er damit wohl einmal die in ähnlicher Weise auch von mir vertretene Auffassung Altmanns, dass die Plastosomen die Grundeinheiten des Protoplasmas sind, und weiter die Hypothese Altmanns, dass

die Zelle als eine Kolonie oder als ein symbiotisches Aggregat von „Bioblasten“ anzusehen sei. Dieser letzteren Anschauung habe ich meinerseits zwar ebenfalls noch 1917, S. 298, ohne Gründe anzugeben, widersprochen, muss aber heute bekennen, dass ich ernstliche Einwände dagegen nicht vorzubringen weiss, wenn ich auch die Beweise dafür vermisse, dass Plastosomen als freilebende Einzelorganismen existieren; denn, so wenig ich mich berechtigt fühle, über die Natur der Bakterien zu urteilen, so scheinen mir doch zwischen den Plastosomen und selbst den niedersten Bakterienformen bei grosser Ähnlichkeit erhebliche Unterschiede, z. B. in ihrem Verhalten gegen Säuren, zu bestehen. Andererseits ist aber zu bedenken, dass die freilebenden Plastosomen entweder ausgestorben oder sich (z. B. zu Bakterien) metamorphosiert haben könnten. Es könnte sogar ein- und mehrzellige niedere Lebewesen geben, welche keine Plastosomen beherbergen und deren Elemente sich nur durch Teilung von ihresgleichen vermehren, ohne dass diese Tatsache einen Beweis gegen eine ursprüngliche Entstehung der Zelle aus Plastosomen bilden würde.

Die Zelle muss als ein Organismus betrachtet werden, welcher bereits eine lange Phylogenese hinter sich hat (vgl. auch Schlater 1899).

Für eine Genese der Zelle aus Plastosomen spricht vor allem, dass sich zwischen den Plastosomen embryonaler Zellen keine Unterschiede irgendwelcher Art feststellen lassen.

Im weiteren Verlauf seiner Literaturübersicht richtet Schreiner gegen die Plastosomentheorie der Vererbung eine Reihe von Angriffen, auf welche ich unten (S. 84 und 126) zurückkommen werde.

Schliesslich erinnert er daran, dass Retzius 1914 zu dem Ergebnis gelangt sei, dass die Plastosomenlehre sich auf falschem Wege befinde, weiss aber im übrigen aus dem gesamten Inhalt der Retziusschen Streitschrift nur einen Passus allgemeiner Natur anzuführen, welcher in dem Satze gipfelt: „Was in ihr (der Plastosomenlehre) richtig sein kann, ist nicht neu, und was in ihr als neu erscheint, ist nicht richtig, aber unklar und schwankend.“

In meiner Antwort an Retzius (1914, 2) hatte ich es nicht für nötig gehalten, den letzteren Satz besonders zu widerlegen,

will mich nunmehr aber auch diese Mühe nicht verdriessen lassen, da Schreiner ihn mir nicht nur 1916, S. 108, sondern auch schon 1915, S. 149, d. i. in zwei aufeinander folgenden Abhandlungen, entgegenhält.

Die ursprüngliche Meinung von Benda und mir, dass es sich bei den „Mitochondrien“ um neuentdeckte Zellbestandteile handle, wurde von sämtlichen Autoren geteilt, die sich im Anschluss an uns über diese Gebilde ausgesprochen haben; z. B. von M. Heidenhain (1900), Waldeyer (1903), Goldschmidt (1904), Prenant (1904), O. Hertwig (1906), Regaud (noch Dezember 1908) und von zahlreichen anderen, zu denen, wie ich (1914, 2 S. 290 und 1917, S. 249, Anmerkung 1) mitgeteilt habe, auch Flemming gehört hat. Nachdem ich nun aber in den Jahren 1907—1908 gezeigt hatte, dass die Chondriokonten oder Plastokonten mit den Fila Flemmings von 1882, die Mitochondrien oder Plastochondrien mit den Granulis von Altmann identisch sind, dass also die Befunde von Benda und mir schon früher auch in Gewebszellen studierte Bildungen betreffen, durfte Retzius, auf diesen von mir erbrachten Nachweis gestützt, allerdings sagen, dass in der Plastosomenlehre nicht alles neu ist, hätte dann aber zu gleicher Zeit bemerken müssen, dass es sich hierbei um eine Erkenntnis handelt, welche durch meine Arbeit gewonnen ist. Retzius selbst kommt, wie ich betonen muss, für die Feststellung der genannten Tatsache in keiner Weise in Betracht.

Nach dem von Schreiner zitierten Retziusschen Satz („Was in ihr [der Plastosomenlehre] richtig sein kann, ist nicht neu, und was in ihr als neu erscheint, ist nicht richtig, aber unklar und schwankend“) muss nun aber derjenige, welcher mit den Protoplasmastudien der letzten 12 Jahre unbekannt ist, glauben, dass es in der Plastosomenlehre überhaupt nichts neues und zugleich richtiges gibt. Daher will ich hier wenigstens einige Hauptpunkte namhaft machen, bezüglich deren die Plastosomenforschung zu neuen und sicheren Ergebnissen geführt hat, vorher aber um Entschuldigung bitten, wenn ich mehrfach Gesagtes wiederhole.

Zunächst ist der Plastosomenforschung der Nachweis zu verdanken, dass Flemming zwei verschiedene Arten von Fäden im Protoplasma beschrieben und irrtümlicherweise miteinander

identifiziert hat, nämlich erstens die „Fila“, welche er 1876 bis 1882 am lebenden Objekt aufgefunden hat, und zweitens die Fäden der von den Zytozentren ausgehenden Strahlungen und der gleich oder ähnlich beschaffenen feinen Netzwerke oder Gerüste, die man ziemlich allgemein bei stärker sauren Fixierungen in tierischen Zellen antrifft.

Die Feststellung, dass Plastochondrien und Altmannsche Granula identisch sind, hat ferner bewirkt, dass in der Wertschätzung der Altmannschen Granula, welche bis dahin meistens entweder als Ausfällungsprodukte (Alfr. Fischer) oder, wenn nicht als solche, als Bestandteile der Strahlungen und Fadengerüste (Flemming) angesehen wurden, ein völliger Umschwung eingetreten ist. Selbst ein meiner Auffassung der Protoplasmastruktur so wenig freundlich gesinnter Forscher wie Arnold, der irrtümlicherweise glaubt, Plastosomen durch seine Jodjodkali-Mazerationsmethode sowie durch vitale Färbung mit Methylenblau oder Neutralrot dargestellt zu haben, „will bereitwillig bekennen“ (1913, S. 455), „dass die Granulalehre durch die Mitochondrienforschung gefördert wurde“. „Zum Teil“, meint er, „ist es der Mitochondrienforschung zu verdanken, dass die Granula allgemeinere Anerkennung gefunden haben und an ihrer Präexistenz nicht mehr gezweifelt wird.“ Man vergleiche auch die oben zitierte Äusserung von Schreiner.

Durch die Erkenntnis, dass die Flemmingschen Fäden von 1876—82 und die Altmannschen Granula nur zwei verschiedene Erscheinungsformen einer und derselben Substanz darstellen, ist es weiterhin gelungen, die Flemmingsche Filartheorie und die Altmannsche Granulalehre bis zu einem gewissen Grade miteinander zu versöhnen (vergl. Meves 1910).

In neuester Zeit hat man die Plastosomen vom befruchteten Ei durch die Blastomeren bis zu den Embryonalzellen und den Zellen des erwachsenen Körpers ununterbrochen verfolgen und so ihre schon von Altmann behauptete Kontinuität sicher stellen können.

Nachdem bereits Flemming die intra- und interzellulären Fibrillen (speziell die Bindegewebsfasern) auf seine „Fila“ zurückgeführt, Altmann die Granula als Bildungsstätten der Stoffwechselprodukte angesprochen hatte, bin ich selbst 1908 auf Grund von Beobachtungen an Wirbeltierembryonen zu dem Resultat gekommen, dass die Plastosomen den verschiedensten

Differenzierungen, welche im Lauf der ontogenetischen Entwicklung auftreten, strukturellen und stofflichen, als materielles Substrat zugrunde liegen. Dieser Satz ist durch zahlreiche neuere Arbeiten bestätigt worden.

Eine Reihe von Autoren sind gleich mir der Überzeugung, dass die Lehre vom Kernmonopol der Vererbung heute, nachdem eine Beteiligung der männlichen Plastosomen bei der Befruchtung nachgewiesen ist, nicht mehr aufrecht erhalten werden kann.

Eine hervorragende Rolle hat die Plastosomenforschung in den letzten Jahren auch auf botanischem Gebiet gespielt; hier sei nur daran erinnert, dass die Trophoplasten oder Chromatophoren (die Chlorophyllkörper, Stärkebildner und Farbkörper) nach den Untersuchungen von Pensa, Lewitsky, Guilliermond, mir selbst u. a. bei den höheren Pflanzen von Plastosomen abstammen.

Alle diese neuen und wichtigen Ergebnisse der Plastosomenforschung und noch viele andere mehr, durch welche unsere Kenntnis von der Morphologie des Protoplasmas eine erhebliche Vertiefung erfahren hat, werden in dem Satz, den Retzius formuliert und Schreiner ihm zweimal nachgesprochen hat, vollkommen ignoriert!

Wenn Retzius ferner in diesem selben Satz behauptet, dass das, was in der Plastosomenlehre „als neu erscheint“ (!), „unklar und schwankend“ sei, so habe ich schon 1912, S. 92 u. f. und 1914, 2 gezeigt, dass die Unklarheit auf Seiten von Retzius ist, welcher die Plastosomen andauernd mit den Fäden der Strahlungen und der in vielen tierischen Zellen möglicherweise *intra vitam* vorkommenden Gerüste zusammenwirft. Dagegen glaube ich selbst (1915, 2, S. 289) gerade als ein „Hauptergebnis meiner Arbeit“ betrachten zu dürfen, dass sie mir ermöglicht hat, „in das Chaos der Lehre von der Protoplasmastruktur etwas Ordnung hineinzubringen.“

Die Stellungnahme von Retzius erklärt sich, wie ich 1910 und 1914, 2 ausgeführt habe, dadurch, dass er für das Studium der Protoplasmastruktur Methoden gebraucht hat, durch welche die Plastosomen in den meisten Fällen mehr oder weniger zerstört werden. Selbst Schreiner (1915, S. 149) vermag die Kritik, welche Retzius 1914 an den Plastosomen geübt hat, nur als

„eingehend und sachlich“ zu beloben; in der Tat dürfte schon heute ziemlich allgemein feststehen, dass sie ein Fehlgriff gewesen ist.

Benda, welcher in seinem Vortrag (1914) anmerkungsweise (S. 31) auch die Gegnerschaften erwähnt, die sich gegen die „Mitochondrien“ erhoben haben, findet den „Widerspruch eines Forschers wie Retzius am schwersten verständlich und am meisten bedauerlich“; „zumal sich“, sagt er, „hier bemerken lässt, dass sich der Widerspruch mit jeder neuen Publikation in der Tonart verschärft.“ Benda glaubt fest, dass wenn Retzius sich noch entschliesst, sich in die Technik der Mitochondrienmethode hineinzuarbeiten, „wir noch den Tag erleben können, wo ein neuer Prachtband seiner ‚biologischen Untersuchungen‘ mit Mitochondrienbildern angefüllt ist“.

IV. Zum Verhalten der Plastosomen bei der Befruchtung. Nachträge und Erwiderungen.

I. Ascaris und Filaria.

Für die Anschauung, dass die Plastosomen bei der Vererbung beteiligt sind, ist durch meine Befunde an Nematoden eine sicher begründete Unterlage geschaffen worden. Ich habe bei *Ascaris* und *Filaria* festgestellt, dass männliche Plastochondrien bei der Befruchtung im Eiprotoplasma ausgestreut werden. Bei *Ascaris* treten sie nach den Beobachtungen, welche ich 1911, 1 beschrieben habe, erst in das Eiprotoplasma über, nachdem sie sich in Körner von der Grösse der Eiplastochondrien zerlegt haben; bei *Filaria* dagegen wandern sie als grössere Granula aus dem Spermium aus und zerteilen sich erst hinterher.

Mit der Stellung, welche Retzius (1911), Vejdovsky (1911—12), Held (1912, 1 und 2), Romeis (1912, 1913) und v. Kemnitz (1912) zu meiner *Ascaris*-arbeit eingenommen haben, habe ich mich bereits 1913, S. 235—244 beschäftigt. An dieser Stelle sollen die Kritiken, welche neuerdings von Fauré-Fremiet (1913), Held (1916) und Schreiner (1916) daran geübt worden sind, zur Sprache gebracht, vorher aber noch zwei Äusserungen von Lams (1913) und C. Rabi (1915) über van Beneden und sein Verhältnis zur Frage nach der Mitwirkung des Protoplasmas bei der Befruchtung wiedergegeben werden.

Lams (1913) schreibt, dass van Beneden, wenn er die Befruchtung des Ascariseies mit unseren heutigen Methoden hätte untersuchen können, die wesentliche Rolle des Protoplasmas bei der Befruchtung ganz gewiss nicht bezweifelt haben würde. Die Tatsachen, welche van Beneden (nach Lams S. 303: „grâce à des methodes rudimentaires“) festgestellt habe, hätten ihn (1883) dazu veranlasst, auszusprechen, dass es Gründe gäbe, zu glauben „que, de toutes parties constitutives du zoosperme, la seule qui joue un rôle actif dans la fécondation de l'œuf, c'est le petit noyau chromatique, entouré de sa couche claire périnucléaire“. Er hat aber nach Lams intuitiv das allzu Absprechende dieser Behauptung erkannt; denn er macht, wie Lams sagt, in seinen „conclusions générales“ die ausdrücklichsten Vorbehalte. „Il est certain“, schreibt van Beneden 1883 S. 613, „que le zoosperme apporte dans le vitellus non seulement un noyau, mais aussi du protoplasme. Rien n'autorise à affirmer que le rôle du protoplasme spermatique est secondaire dans la fécondation; mais j'ai signalé quelques faits qui permettent de douter de l'importance de l'apport protoplasmique. Cette question reste entièrement ouverte.“

C. Rabl (1915, S. 66 und 81) bemerkt zu dem gleichen Punkt, dass van Beneden in seiner Ascarismonographie (1883 bezw. 1884) die Möglichkeit einer Beteiligung des Protoplasmas bei der Befruchtung „nicht geradezu in Abrede stellt“, dass er sich aber später (1887) von Strasburger, O. Hertwig, Weismann, Kölliker hat „ins Schlepptau nehmen lassen“.

Fauré-Fremiet (1913) hat den gesamten Entwicklungszyklus der Geschlechtszellen bei *Ascaris megaloccephala* vom morphologischen, hauptsächlich aber vom chemischen und physikalischen Standpunkt studiert. Den Ausstreuungsvorgang der männlichen Plastochondrien hat er an Eiern, welche mit Perchromsäure fixiert waren, bestätigt gefunden. Er beschreibt, dass die Granula des Spermiums zuerst als Tröpfchen von $\frac{1}{2} \mu$ Durchmesser, weiter als kleine Massen mit unscharfen Konturen oder als Gruppen von kleineren Körnchen erscheinen, welche letzteren sich alsbald trennen und sich allmählich im Eiprotoplasma zerstreuen. Dieser Vorgang zeigt nach seiner Meinung, dass die Grösse der Plastochondrien eine „Funktion des Milieus“ ist. „Si

l'on considère les granules mitochondriaux comme des gouttelettes lipoides, on conçoit que la grosseur de celles-ci ne soit qu'une question de tension superficielle variable avec l'état du cytoplasme (voir Mayer, Rathery et Schaeffer). Nous savons que les mitochondries des cellules mâle et femelle de l'*Ascaris* sont constituées vraisemblablement par le même lipoïde, et nous voyons ainsi ces éléments prendre une nouvelle forme d'équilibre déterminée par les conditions spéciales au cytoplasma ovulaire, à mesure que le cytoplasma spermatique diffuse dans celui-ci et s'y mêle intimement."

Meinerseits glaube ich nicht, dass die Zerlegung der männlichen Plastochondrien, denen ich (wie allen Plastosomen) eine komplizierte Organisation, eine „Metastruktur“ im Sinne von Roux, zuschreibe, eine so einfache, rein physikalische Erklärung wie die von Fauré-Fremiet gegebene zulässt, sondern möchte darin einen Lebensakt dieser Elemente sehen.

An späterer Stelle (S. 668) weist Fauré-Fremiet, welcher schon früher (1910) Zweifel an der Berechtigung einer Plastosomentheorie der Vererbung geäußert hatte, auf folgende Beobachtung von Boveri und Hogue (1909) hin, welche nach seiner Ansicht gegen eine organbildende Bedeutung der Plastosomen spricht. Boveri und Hogue haben *Ascariseier* unter starker Zentrifugalwirkung sich teilen lassen und dabei die Abschnürung eines „Granulaballs“ beobachtet. Hinterher treten in den meisten Fällen Störungen der Furchung ein; die Entwicklung kann aber auch normal verlaufen. Fauré-Fremiet hat sich nun durch histologische Methoden davon überzeugt, dass die „Granula“ von Boveri Mitochondrien sind. Man kann daher, nach Fauré-Fremiet, aus dem angeführten Experiment schliessen, dass die „Mitochondrien“ nicht nur für die Segmentierung, sondern auch für die erste Differenzierung entbehrlich sind, da sie vom Ei getrennt werden können, ohne dass die Bildung des Embryo dadurch notwendig gestört wird. „Les mitochondries“, schliesst Fauré-Fremiet, „ne constituent pas, en un mot, une substance organo-formative.“

Dagegen lässt sich nun aber einwenden, dass nach Boveri und Hogue ein Teil der „Granula“ im Ei zurückbleibt; es erscheint also sehr wohl denkbar, dass durch die Vermehrung dieser letzteren Ersatz für die verloren gegangenen geschaffen wird.

Held hat 1916 seinen beiden vorläufigen Mitteilungen aus dem Jahre 1912 über die Befruchtung des *Ascariseies* die ausführliche Arbeit folgen lassen. Er kommt darin (S. 199) zu dem Resultat, dass die Plastosomen des Spermiums „sicherlich eine gewisse Bedeutung für den Prozess der Befruchtung besitzen“. Wie hoch sie einzuschätzen sei, könne dagegen dem augenblicklichen Stand der Untersuchung nicht mehr entnommen werden. An anderer Stelle (S. 189) sagt Held von denselben Elementen, dass sie „für den Altmannschen Satz ‚*omne granulum e granulo*‘ einen guten Beweis liefern“; „ob sie aber irgend eine bioblastische Bedeutung haben, im Leben des Protoplasmas sowohl wie hier ganz besonders für den Prozess der Befruchtung, bleibt so dunkel wie vorher.“ Held bezeichnet die Plastosomen auch neuerdings noch mit dem von Arnold gebrauchten Ausdruck „Plasmosomen“, was aus Gründen, die ich seit 1912 mehrfach dargelegt habe, (z. B. 1915, 2, S. 295 u. folg. und 1917, S. 256—257), nicht angängig ist. Der Name Plastosomen, meint Held S. 212, „rechtfertigt sich nicht aus irgend einem klar erbrachten Beweis, dass diese Elemente des Protoplasmas auch wirklich diesen Namen verdienen. Nur Wünsche, Hoffnungen, Spekulationen, dass es so sein werde, stehen hinter ihm.“ Meinerseits verstehe ich nicht, wie man die Berechtigung dieses Namens angesichts der zahlreichen Beweise, die auf tierischem und pflanzlichem Gebiet für eine formative Bedeutung der Plastosomen beigebracht sind, heute noch ernstlich in Abrede stellen kann. Die Bezeichnung Plastosomen stimmt, wie ich 1917, S. 294 ausgeführt habe, dem Sinne nach mit dem Ausdruck Plastiden überein, welcher nach Wiesner den Chromatophorenanlagen vorbehalten bleiben sollte, und rechtfertigt sich schon allein dadurch, dass die Identität dieser Plastiden, d. i. der Chromatophorenanlagen mit Plastosomen durch die Untersuchungen von Pensa, Lewitsky, Guilliermond, mir selbst u. a. unwiderleglich bewiesen worden ist.

Die Abweichungen, welche die vorläufigen Mitteilungen von Held gegenüber meinen eigenen Angaben zeigen, habe ich 1913 im wesentlichen auf die mangelhafte Konservierung des von Held untersuchten Materials zurückgeführt. Als Anzeichen einer solchen habe ich damals die von Held wie schon früher von L. und R. Zoja (1891), mir (1910, 2) und Retzius (1911) beschriebene

Auswanderung unverkleinerter männlicher Plastochondrien namhaft gemacht; ferner die Erscheinung, dass die Eiplastochondrien nach Held „an mehr oder minder gröberen oder auch sehr feinen Protoplasmafäden aufgereiht“ sein sollen, sowie das von Held erwähnte Auftreten von plastosomatischen „Ringgranulis“ und „echten Ringen“, welche sicher weiter nichts als Artefakte darstellen.

Die Fixierungen, welche Held 1912 erzielt hat, sind aber nicht nur für Plastosomenstudien ungenügend gewesen, wie sich daraus ergibt, dass nach Held (1912, 2, S. 244) die Dotterkugeln zu der inneren Perivitellinhülle, in welcher das Ei schwimmt, ausfließen (!) sollen.

Die nunmehr vorliegende ausführliche Arbeit von Held gibt mir wiederum Veranlassung, zahlreiche Irrtümer von ihm zu berichtigen, wobei ich mich allerdings auf die hauptsächlichsten beschränken muss; auch kann ich nicht umhin, gegen verschiedene von Held geübte Entstellungen Einspruch zu erheben.

Das Bestreben, meinen Anteil an der Erforschung der in Rede stehenden Probleme zu verkleinern, tritt in der Arbeit von Held, wie ich schon 1917 (S. 307, Anm.) gesagt habe, „so offensichtlich zu Tage, dass es schon darum seine Wirkung verfehlen wird“.

Ein Beispiel dafür, wie Held den Sachverhalt entstellt, findet sich sofort in der Einleitung. Held sagt dort von meiner Ascarisarbeit (1911, 1), dass die Ergebnisse derselben nach Retzius in der Luft schweben; weiter erklärt er, ebenso wie Retzius zu dem Resultat gekommen zu sein, dass „schon“ (!) „für den Vorgang der Verschmelzung männlicher und weiblicher Plastosomen keine Spur eines Beweises erbracht sei“ (!). So Held, trotzdem ihm bekannt sein müsste, erstens, dass es mir in erster Linie darauf ankam, darzutun, dass die männlichen Plastosomen überhaupt bei der Befruchtung beteiligt sind, nicht aber darauf, dass sie sich mit den weiblichen vereinigen; zweitens, dass ich niemals behauptet habe, bei *Ascaris* eine Kopulation bewiesen zu haben! Ich habe schon in meiner Seeigelarbeit (1912, 2, S. 84) betont, dass der Beweis für einen solchen Vorgang, welchen ich ebenso wie Naegeli (1884) mit Bezug auf die hypothetischen elterlichen Idioplasmen und Delage (1895) mit Bezug auf die Altmannschen Granula von Spermium und Ei theoretisch postu-

liert habe, bei *Ascaris* „schwer zu erbringen sein dürfte“. „Ich habe zwar“, sagte ich damals, „eine Beobachtung beschreiben können, welche in diesem Sinne gedeutet werden könnte, bleibe mir aber bewusst, dass es sich einstweilen nur um eine Hypothese handelt; an dieser möchte ich allerdings bis auf weiteres, zum mindesten als an einer berechtigten Forschungshypothese festhalten.“ Und zu demselben Punkt habe ich 1913, S. 235—236 gegenüber Retzius bemerkt: „Ich habe meinerseits niemals behauptet, diese Kopulation [zwischen männlichen und weiblichen Plastochondrien im *Ascarisei*] gesehen und bewiesen oder auch nur wahrscheinlich gemacht zu haben. Ich habe nur ausgesprochen, dass die Volumenzunahme, welche an meinen Präparaten bald nach der Auswanderung der männlichen Körner zu konstatieren ist, mit einer Kopulation zusammenhängen könnte, habe aber ausdrücklich hervorgehoben, dass die Vergrößerung möglicherweise auf Rechnung einer Quellung zu setzen sei, welche eingetreten sein könnte, weil das fixierende Reagens die auf diesen Stadien bereits stark verdickte Dotterhaut erst nach Ablauf einiger Zeit zu durchdringen vermag.“ Es ist mir auffallend, dass auch dieser Passus von Held übersehen worden ist, obwohl er sich in derselben Abhandlung (1913) findet, in welcher ich die vorläufigen Mitteilungen von Held ausführlich kritisiert habe.

Was nun die am *Ascarisei* zu erhebenden tatsächlichen Befunde anlangt, so sind die Differenzen zwischen Held (1916) und mir wiederum wie schon 1912 in erster Linie auf die von Held angewandte Methodik zurückzuführen. Zunächst ist, wie ich im folgenden zeigen werde, nach wie vor ausgeschlossen, dass das von Held studierte Eimaterial für Plastosomenstudien einwandfrei konserviert gewesen sein kann. Ausserdem aber ist Held bei der Beurteilung seiner Färbungen, welche er an Celloidinschnitten ausgeführt hat, ohne die erforderliche Kritik zu Werke gegangen.

Zur Fixierung der *Ascariseier* hat Held das schon von L. und R. Zoja angewandte Altmannsche Gemisch gebraucht, welches ich 1911 nach vielem Herumprobieren mit anderen Reagentien als das für Plastosomenstudien an diesem Objekt am meisten geeignete bezeichnet habe. Held zerschneidet die Uterusschläuche in kleine, nicht ganz 1 cm lange Stücke. Ich

habe dagegen 1911,¹ angegeben, man müsse den Inhalt der Eiröhren in dem Fixierungsmittel zerzupfen (so, dass womöglich jedes einzelne Ei mit dem Reagens in Berührung kommt).

Die Prozedur des Zerzupfens in dem stark osmiumsäurehaltigen Gemisch habe ich nicht ohne zwingende Gründe angewandt, denn ich habe sie an meinen Schleimhäuten von Nase und Augen häufig unangenehm genug empfunden. Ausserdem wurde es durch das Zerzupfen nötig, die isolierten Eier bei der Einbettung in Paraffin wieder zu sammeln. Ein dafür geeignetes Verfahren, welches mich voll befriedigte, habe ich erst nach vielen Versuchen ausfindig gemacht; es besteht in der Anwendung von Gelatinehülsen, welche P. Mayer schon 1907 für derartige Zwecke empfohlen hatte.

Held sagt nun von meiner Angabe, dass die Altmannsche Flüssigkeit nur dann „ausgezeichnete Fixierungen“ liefert, wenn man sie auf die isolierten Eier einwirken lässt, dass sie mit seinen Erfahrungen nicht übereinstimme. Die Güte der Fixierung sei von ganz anderen Faktoren abhängig, als davon, dass die Eiballen minutiös zerzupft werden müssen, sie werde „mehr oder minder beeinflusst“ dadurch, dass die Durchlässigkeit der Eischalen für die Fixierungsflüssigkeit bei verschiedenen Würmern individuell verschieden sei.

Letztere Tatsache ist ja nun allerdings seit langem bekannt. Jedoch würde man, wenn man ca. 1 cm lange Stücke der Eiröhren mit dem Altmanschen Gemisch fixiert, auch bei fehlenden Eischalen von den mehr im Innern gelegenen Eiern schlechte Fixierungen erhalten: denn, wie jeder weiss, der sich eingehender mit den Plastosomen beschäftigt hat, werden diese Gebilde bei allen etwas grösseren Objekten nur in einer schmalen peripheren Zone gut konserviert, welche der Einwirkung des Reagens am stärksten ausgesetzt war; die zentralen Partien dagegen sind für Plastosomenstudien immer unbrauchbar, einerlei, um welche Art von Material es sich handelt. Wie viel mehr muss sich diese Erscheinung bei den Uterusschläuchen von *Ascaris* geltend machen, welche prall mit Eiern gefüllt sind, die eine resistente Schale besitzen und von einem zähen Eiweissbelag umhüllt sind!

Hierzu kommt nun noch, dass bei Fixierung von annähernd 1 cm langen Stücken der Uterusschläuche die mehr zentralen Eier nicht sofort abgetötet werden, sondern Zeit erhalten, sich

pathologisch zu verändern, wozu sie um so mehr neigen werden, als das Reagens zunächst nur in stark verdünntem Zustand mit ihnen in Berührung kommt; bei den reifenden Eiern, deren Empfindlichkeit bekannt ist (vgl. Boveri 1888, S. 14), könnte schon die vor dem Tode eintretende Abkühlung, welche durch Anwendung des kalten Fixierungsmittels bedingt wird, zu abnormen Erscheinungen, z. B. zu einer überstürzten Aussaat unzerlegter männlicher Plastochondrien, Anlass geben.

Auf alle diese Punkte habe ich schon früher wiederholt aufmerksam gemacht. Held bleibt aber dabei, dass „die Unterschiede der Fixierungsweise unwesentlich für den Erfolg derselben sind!“ Er hat von den beiden Schläuchen eines Wurms den einen in kurze Stücke zerschnitten und die Eiballen in der Fixierungsflüssigkeit zerzupft, den zweiten dagegen in gleich lange Stücke von ca. 1 cm zerlegt, „die dann ohne weiteres und unzerzupft fixiert worden sind“, hat aber einen „wesentlichen Unterschied“ nicht bemerkt. Einige fixierte und eingebettete Schlauchstücke hat er ferner der Länge nach geschnitten, wobei er fand, „dass zwischen den in der Mitte des Stückes gelegenen Eiern und den oberflächlichen einerseits und endlich den an beiden Schnittenden etwas konvex hervorgequollenen Eiballen, die doch unmittelbar von der Fixierungsflüssigkeit getroffen worden sind, kein noch so feiner Unterschied irgendwelcher Art zu sehen“ war.

Das sind nun allerdings Konstatierungen, die zu den sonstigen Erfahrungen der Plastosomenforscher in diametralem Gegensatz stehen und nach meinem Dafürhalten nur eine Erklärung zulassen: dass bei dem ersten Versuch von Held auch die isolierten und bei dem zweiten auch die „oberflächlichen“ Eier und die „an den beiden Schnittenden etwas konvex hervorgequollenen Eiballen“ schlecht fixiert gewesen sind.

Bei dem zweiten Versuch könnten die am besten konservierten Eier an der Oberfläche der konvex hervorgequollenen Eiballen später abgebröckelt sein.

Handelt es sich um Eier mit schwer durchlässiger Schale, so bedingt die Lage in der Tat keinen grossen Unterschied. Besonders vom Ende der zweiten Reifungsteilung an werden die Ascariseier, selbst wenn man sie durch Zerzupfen in Altmannschem Gemisch isoliert, erst nach Ablauf einiger Zeit abgetötet und kommen auch dann zunächst jedenfalls nur mit

einer minimalen Menge des Reagens in Berührung. Wenn man Eier von diesem Stadium an mit Altmannschem Gemisch momentan fixieren will, muss man, wie ich 1914 auseinandergesetzt habe, ein zuerst von Artom (1908 in einer Mitteilung aus dem Würzburger Zoologischen Institut) empfohlenes Verfahren anwenden, welches darin besteht, die im Uterus enthaltenen lebenden Eier mit einem Kohlensäure-Gefriermikrotom zu schneiden (die dick beschalteten Eier werden durch die Kälte nicht geschädigt) und sie dann in die Fixierungsflüssigkeit zu bringen.

Die neuen Resultate, welche Held erzielt zu haben glaubt, schreibt er der Anwendung einer Doppelfärbung zu, „die es erlaubt, gewisse Anteile des Spermienprotoplasmas und die des befruchteten Eies selbst so different zu färben, dass sie sich auf allen Stadien des Befruchtungsprozesses und bis in die Periode der Furchung des Eies hinein unterscheiden lassen.“

Diese Doppelfärbung besteht in einer Molybdänhämatoxylinfärbung, welche mit der Altmannschen Fuchsin-Pikrinsäuremethode als Nachfärbung kombiniert wird. Sie ist, wie Held sagt, „von vielen Besonderheiten“ abhängig. Die nicht ganz 1 cm langen Stücke kommen, ohne vorher gewässert zu sein, in langsam steigenden Alkohol, um schliesslich in Zelloidin eingebettet zu werden. Die Paraffindurchtränkung soll eine „umfassende und zuverlässige Kontrastfärbung der Granula der Spermie und derjenigen des Eies“ erschweren oder verhindern. Das in Zelloidin eingeschlossene Material „muss schnell durchgearbeitet werden“; ein solches, „welches einige Wochen in dem 80 proz. Alkohol gelegen hat, gibt keine sichere Doppelfärbung mehr“. Die Dicke der Zelloidinschnitte hat Held (S. 76) „sehr variieren müssen“; er ist bei den ersten Befruchtungsstadien bis zu 30 μ (!) aufwärts gegangen, „ohne dass sowohl das Gelingen der Doppelfärbung wie die Genauigkeit der Beobachtung darunter gelitten hätte“.

Die technischen „Besonderheiten“ dieser „Kontrastfärbung“ sind sicherlich geeignet Befremden zu erregen; die Schlussfolgerungen aber, welche Held aus seinen Färbungsergebnissen zieht, sind im höchsten Grade angreifbar.

„Die Molybdänhämatoxylinfärbung allein“, sagt Held, „lässt nach ihrer Differenzierung im Eiprotoplasma zahlreiche dunkel-schwarz gefärbte Granula übrig und dazwischen andere, die blass-

gelblich erscheinen.“ Das sind nach Held zwei Arten von Eigranulis, die er als schwarze und gelbe Eigranula unterscheiden will. Ebenso erscheinen auch an denjenigen Präparaten, welche ausschliesslich nach der Altmannschen Methode tingiert sind, die einen Granula nach Held rot, die anderen „leicht orangegebl“¹⁾. Nach meiner Überzeugung gibt es aber nur eine einzige Sorte von Eiplastochondrien: die gelben sind weiter nichts als schwarze bezw. rote, welche ihre Farbe abgegeben haben. Die Differenzierung von Zelloidinschnitten, welche bis zu 30 μ dick sind, muss notwendig längere Zeit in Anspruch nehmen, so dass sich ein Teil der Eigranula sehr leicht entfärben kann.

Meistens wendet Held die beiden Färbungen, von denen eine jede für sich allein geeignet ist, die vorhandenen Plastochondrien zur Anschauung zu bringen, nacheinander an. Lässt man nun die Molybdänhämatoxylinfärbung vorausgehen und färbt mit Fuchsin nach, so werden zunächst alle Granula rot tingiert; das Fuchsin überdeckt das Hämatoxylin, soweit das letztere nicht schon extrahiert war. Bei dem Differenzierungsverfahren mit Pikrinsäurealkohol lässt sich der rote Farbstoff aus den kleinen Granulis verhältnismässig leicht entfernen, wie man leicht konstatieren kann, wenn man die Altmannsche Methode auf Paraffinschnitte von 5 μ allein anwendet. Dagegen halten die grossen Granula das Fuchsin energisch fest. Wir erhalten also Präparate, in denen die grossen Granula rot, die kleinen schwarz (Fig. 26 bis 38 oder 39 von Held) oder auch schwarz und gelb gefärbt sind.

Gegen dieses letztere Färbungsergebnis ist an und für sich nichts einzuwenden. Jedoch folgt daraus keineswegs, dass die männlichen und weiblichen Plastochondrien substantiell verschieden sind; denn es könnte sich, wie ich schon 1913, S. 242 bemerkt habe, um weiter nichts als um eine Konzentrations-Doppelfärbung¹⁾ im Sinne von A. Fischer, d. h. um eine rein physikalische Erscheinung handeln.

¹⁾ Fischer (1899) führt unter anderen Beispielen für eine solche an, dass er Granula verschiedener Grösse, die er durch Fällung einer 40%igen Albumoselösung mit Platinchlorid erhalten hatte, mit Methylgrün-Fuchsin in prachtvoller Weise doppelt färben konnte, und zwar die grösseren substanzreicheren Granula blaugrün, die kleineren rot.

Held will nun aber nicht bloss die „grogen Granula“ der eingedrungenen Spermien, sondern auch „ihre kleiner gewordenen Teilungsprodukte“ different haben färben können. Seine Fig. 40 bis 46 zeigen Eizellen, in denen gleich grosse Granula teils schwarz, teils rot gefärbt sind.

Hierzu möchte ich zunächst C. Rabl zitieren, welcher 1915 S. 131 schreibt: „Ich habe die schönen Präparate Helds über die Befruchtung von *Ascaris* selbst gesehen und glaubte¹⁾, als sie noch frisch waren und die Farbenunterschiede der zwei Arten von Körnern (Plasmosomen Held) noch gut erkennen liessen, die vom Spermatozoon eingeführten Plasmosomen von den schon von früher her im Ei vorhandenen unterscheiden zu können.“

Dass C. Rabl in bezug auf die Unterscheidungsmöglichkeit der Granula in den „frischen“ Präparaten nur „glaubte“, muss doch zu denken geben.

In der Tat wird selbst durch einen so kräftigen Farbenunterschied zwischen schwarzen und roten Körnern, wie die Heldsche Tafel VII ihn zeigt, absolut nicht bewiesen, dass die roten Körner „spermiogener“ Natur sind. Es könnte sich hier um eine ähnliche Erscheinung wie bei den von Held durch Einfachfärbung dargestellten schwarzen (bezw. roten) und gelben Granulis des unbefruchteten Eies, d. h. also um eine unreine Tinktion handeln. Bei Anwendung der Doppelfärbung könnte es auch beim Vorhandensein gleich grosser und gleich beschaffener Körner in den befruchteten Eiern besonders an dicken Schnitten sehr leicht passieren, dass bei der Differenzierung mit Pikrinsäure-Alkohol ein Teil der Granula das Fuchsin abgibt, während ein anderer Teil es noch festhält; bei den ersteren wird dann das Schwarz der vorausgesandten Molybdänhämatoxylinfärbung zum Vorschein kommen.

Damit will ich aber keineswegs in Abrede stellen, dass sich ein Verfahren wird auffinden lassen, durch welches die zerlegten männlichen Plastochondrien separat gefärbt werden können.

Held erscheint der Gedanke „neu und überraschend“, „dass die Protoplasmagranula einer Spermie und diejenigen des Eies so different beschaffen seien, dass man sie voneinander unterscheiden könnte“. Darin muss ich ihm widersprechen; denn wir

¹⁾ Von mir gesperrt.

wissen seit langem, dass die plastosomatischen Bestandteile des reifen Spermiums sich färberisch vielfach anders verhalten als z. B. die Plastosomen der Spermatiden oder der Eizellen. Zum Beispiel lässt sich der Spiralfaden reifer Säugetierspermien mit Hilfe der Plastosomenmethoden meistens nicht mehr tingieren; Benda (1914, S. 27) bemerkt, dass die „Mitochondrien“ hier „tatsächlich unter einer chemischen oder physikalischen Modifikation persistieren, die nur ihre Farbstoffaffinität verändert“; bei der Befruchtung werden sie „sicherlich reorganisiert und reaktiviert.“¹⁾

Zweifellos wird man nun auf diese Verhältnisse Doppelfärbungen bei der Befruchtung gründen können. Ich selbst habe 1915 bei Mytiluseiern nach Fixierung mit Altmannschem Gemisch und aufeinanderfolgender Färbung mit Eisenhämatoxylin und Säurefuchsin die Eiplastochondrien schwarz, das Nebenkernorgan des in das Ei eingedrungenen Spermiums dagegen rötlich tingiert erhalten können. Diese Färbung kommt anscheinend folgendermaßen zustande. Das Nebenkernorgan des Mytilusspermiums besteht aus fünf Kügelchen, welche am hinteren Umfang des Kopfes um den Ansatz des Schwanzes herum gelegen sind. Diese lassen sich nach Fixierung mit Altmannschem Gemisch sowohl mit Eisenhämatoxylin als auch mit Säurefuchsin nach Altmann tingieren, geben aber den Farbstoff bei beiden Verfahren sehr leicht wieder ab und erscheinen dann ganz durchsichtig und hell. Wendet man nun bei dem befruchteten Ei zunächst eine Eisenhämatoxylinfärbung an, so kann man sehr leicht die Eiplastochondrien, welche im Mittel die gleiche Grösse haben wie die Kügelchen des Nebenkernorgans, noch stark schwarz gefärbt erhalten, während diese letzteren bereits völlig entfärbt sind. Schickt man alsdann eine Säurefuchsinfärbung (am besten die Kullsche Modifikation derselben) nach, so gelingt es, den Kügelchen des Nebenkernorgans nachträglich einen rötlichen Ton zu verleihen; dagegen erscheinen die Eiplastochondrien nach wie vor rein schwarz, wahrscheinlich, weil die Rotfärbung, welche sie durch das Säurefuchsin erhalten, gegen ihre durch das Eisenhämatoxylin bewirkte intensive Schwärzung nicht aufkommen kann.

¹⁾ In ähnlicher Weise habe ich mich selbst schon 1913, S. 245, bezüglich des plastosomatischen „Nebenkerns“ bei Insekten geäußert.

Weiter ist es nun sehr wohl denkbar, dass die Körner, welche nach meiner Annahme durch Zerlegung der Kügelchen des Nebenkernorgans entstehen, sich ebenfalls noch eine Zeitlang, bis zu ihrer völligen „Reaktivierung“, anders färben als die weiblichen.

Ich muss aber dabei bleiben, dass die beiden Granulasorten, welche Held im befruchteten Ascarisei (nach eingetretener Zerlegung der männlichen Plastochondrien) herausgefärbt hat, keineswegs verschiedenen Ursprungs zu sein brauchen.

Die Schilderung der tatsächlichen Verhältnisse beginnt Held mit derjenigen der Protoplasmastruktur des reifen Eies. Er beschreibt ein sehr feines und enges Netzwerk oder Gitter, dessen Maschen von „Interfilarmasse“ erfüllt sind; bei einem Teil der Eier haben sich stärkere „Protoplasmastrahlen“ ausgebildet, welche vom Kern in radiärer Richtung ausgehen.

Dieses Plasmagitter, sagt Held S. 91, hat Meves „vollständig in dem Fixierungsbild des Ascariseies übersehen“; dabei verweist er auf meine Erklärung (1911, 1, S. 692), dass ich von einem Fadenwerk in der Grundsubstanz nichts wahrgenommen hätte.

Ich muss nun aber behaupten, dass das „Netzwerk“ von Held besonders an dickeren Schnitten überhaupt nicht zu übersehen ist. Es handelt sich jedoch gar nicht um ein solches, sondern um jenes bekannte Bild, welches durch Vakuolisierung der Grundsubstanz bedingt wird: die Heldschen Netzfäden sind die optischen Durchschnitte von Wabenwänden! Die Plasmafäden, deren vitale Existenz ich 1911, 1 als zweifelhaft bezeichnet habe, liegen in dem „Netz- oder Plasmagitter“ von Held eingeschlossen!

Held ist also bis zu dem Problem, welches ich 1911 im Auge gehabt habe, überhaupt nicht vorgedrungen. Ich bekämpfe seit Jahren die Bendasche Anschauung, dass die „Mitochondrien“ in „Plasmafäden“ eingefügt seien, und vertrete den Standpunkt, dass sie gleichzeitig mit diesen in der Regel nur bei ungenügender Fixierung mit den zum Plastosomenstudium dienenden Reagentien sichtbar sind und dann vielfach mit den „Plasmafäden“ verbacken erscheinen.¹⁾

¹⁾ Was speziell das Ascarisei anlangt, so habe ich schon früher darauf hingewiesen, dass diejenige Substanz, aus welcher die Granula der Ovozyten

Held hat nun, wie er sagt, mit Hilfe der Molybdänhamatoxylinfärbung feststellen können, dass die Eiplastochondrien entweder „der Substanz der Fäden eng angeschmiegt sind oder in ihr eingebettet liegen“. „In der Substanz der derberen Fäden, in derjenigen der breiteren Plasmabalken“, schreibt er S. 80, „sind die Granula sicherlich eingeschlossen. Das wäre eine intrafilare Lage“. In Wirklichkeit hat es sich hier nur um eine Lage innerhalb der Grundsubstanzlamellen gehandelt!

Darin aber hat Held völlig Recht: die „Protoplasmafäden“, welche er beschreibt, bekommt man nicht, wie ich es 1911, I von dem Fadenwerk behauptet habe, dessen Vitalität ich als zweifelhaft bezeichnete, nur dann zu sehen, wenn die Wirkung der Osmiumsäure eine ungenügende gewesen ist. Wenn Held aber daneben behauptet: „Die von mir (Held) untersuchten und in Chromosmium fixierten Eier sind sicherlich nicht weniger stark osmiert gewesen, wie die von Meves untersuchten Objekte“, so ist dies in Anbetracht dessen, dass Held ca. 1 cm lange Stücke der Uterusschläuche fixiert hat, ausgeschlossen.

Das „Geheimnis“ der zweierlei Sorten von Eiplastochondrien von dem Held S. 203 spricht, habe ich oben bereits gelüftet und brauche ich hier nicht wieder darauf zurückzukommen.

Held beschreibt ferner, dass die Plastochondrien im Eikörper ungleich verteilt sind, was mir ebenso vollständig wie die Existenz des „Plasmagitters“ entgangen sei. Ich bemerke dazu, dass ich in Übereinstimmung mit den Gebrüdern Zoja gefunden habe, dass die Plastochondrien in Eiern, die sich erst kürzlich von der Rhachis gelöst haben, besonders in der Gegend des sog. disque polaire von van Beneden stärker angehäuft sind. Von einer anderen ungleichen Verteilung habe ich in der Tat nichts wahrgenommen und bezweifle auch, dass es sich dabei um eine regelmässige Erscheinung handelt.¹⁾

Im Protoplasma des Spermiums sollen nach Held zwei

geformt sind, in den Zellen der Wachstumsperiode, wie schon L. und R. Zoja angeben, lange, vielfach gewundene und verschlungene Fäden (Plastokonten) bildet, von denen es ausgeschlossen erscheint, dass sie ihrerseits noch wieder in Plasmafäden eingelagert sein sollten.

¹⁾ Aber, wie Boveri (1910, S. 106) festgestellt hat, gibt es ja allerdings z. B. auch *Ascaris*-weibchen, deren Eier wenigstens auf dem Stadium, auf welchem sie entleert werden, einen deutlich polaren Bau darbieten.

Arten von „Plasmosomen“ = Plastosomen existieren, grosse oder Makrosomen und sehr viel feinere oder Mikrosomen.

Diese Angabe stelle ich dahin richtig, dass es im *Ascarispermium* nur eine einzige Sorte von Plastosomen gibt; das sind die Plastochondrien, welche ich unter diesem Namen beschrieben habe. Hingegen muss ich nach meiner Kenntnis der *Ascarispermien*, die sich keineswegs auf *Altmannpräparate* beschränkt, die vitale Existenz von „Mikrosomen“ in Abrede stellen. Die bezüglichen von *Held* beschriebenen Bilder sind nach meinem Dafürhalten Kunstprodukte, welche durch Überfärbung bzw. Mitfärbung der Grundsubstanz (oder durch Niederschlagsbildung in der letzteren bei der Silberbehandlung) zustande gekommen sind. Würden tatsächlich distinkte Körner in der Grundsubstanz des *Spermiums* noch neben den von mir sogenannten Plastochondrien vorhanden sein, so wäre es auf alle Fälle unangebracht, sie mit diesen letzteren unter einer Bezeichnung zusammenzuwerfen.

Indem *Held* zur Beschreibung des Befruchtungsvorgangs übergeht, konstatiert er zunächst, dass an Präparaten seiner Doppelfärbung in der Grundsubstanz des *Spermiums* während der Zentrierungsperiode kleine schwarz gefärbte Granula in zunehmender Menge auftreten. Nach *Held* sollen es Eigranula sein, welche in das Innere des *Spermiums* eingedrungen sind. Ich behaupte dagegen, dass diese kleinen Granula des *Spermienprotoplasmas* ausnahmslos durch Zerlegung der grossen männlichen Plastochondrien entstanden sind. Sämtliche Übergänge zwischen grossen und kleinen Plastochondrien des *Spermiums* lassen sich in meinen Präparaten während einer bestimmten Periode im *Spermienprotoplasma* leicht auffinden. Die Schwarzfärbung, welche die kleinen Granula des *Spermienprotoplasmas* bei der *Heldschen* Doppelfärbung zeigen, kann aber nicht als Beweis für die ovogene Natur dieser Granula angeführt werden; denn, wie wir oben bereits gesehen haben, lässt diese Doppelfärbung, soweit sie nicht überhaupt unreine Tinktionen liefert, einfach alle kleinen Körner schwarz, alle grossen rot erscheinen.

Bei *Filariaeiern*, bei denen die männlichen Plastochondrien in das *Eiprotoplasma* auswandern, bevor sie sich völlig zerlegt haben, werden zu keinem Zeitpunkt Granula vom Kaliber der

Eiplastochondrien im Spermienprotoplasma angetroffen (vgl. die Tafeln I und II meiner Filariaarbeit 1915, 1). Schliesslich würde ein Eindringen männlicher Plastochondrien in den Spermienkörper ein Vorgang sein, dessen Bedeutung nicht einzusehen wäre.

Eine schon mehrfach erörterte Differenz zwischen Held und mir betrifft die Art und Weise, wie die Aussaat der männlichen Plastochondrien (der Makrosomen von Held) vor sich geht.

L. und R. Zoja (1891) haben dem Anschein nach eine Auswanderung unverkleinerter männlicher Plastochondrien angenommen. Jedenfalls habe ich eine solche gelegentlich meiner vorläufigen Mitteilung (1910, 2) beobachtet, in welcher ich die Beschreibung der Gebrüder Zoja bestätigt habe. Auch Retzius hat 1911 konstatiert, es liesse sich an den geeigneten Präparaten „überall dartun, dass die mit den Spermien in die Eier von *Ascaris megalocephala* eindringenden, relativ grossen Protoplasma-körner sich in die betreffenden Eier distribuieren.“

Die Eier, auf welche sich meine erste Schilderung aus dem Jahre 1910 bezog, wiesen nun aber, wie ich schon 1911, 1 S. 686 und wiederum 1913, S. 241 festgestellt habe, unverkennbare Fixierungsfehler auf. Als ich dann später den Inhalt der Uterus-schläuche von sorgfältig warm gehaltenen Würmern möglichst rasch nach dem Tode des Wirts in der Altmannschen Mischung zerzupfte, und zwar so, dass womöglich jedes einzelne Ei mit dem Reagens in Berührung kam, gewann ich die einwandfreien Präparate, welche ich 1911, 1 völlig naturgetreu beschrieben und abgebildet habe; bei ihnen fand ich, dass die Plastochondrien des Spermiums sich in allen Fällen vor der Auswanderung in kleinere Körner von der Grösse der Eiplastochondrien zerlegt haben.

Held lässt demgegenüber in seinen vorläufigen Mitteilungen (1912) die männlichen Plastochondrien, wie L. und R. Zoja (1891), ich früher (1910, 2) und Retzius (1911) angenommen haben, unzerlegt aus dem Spermienkörper in das Eiprotoplasma übertreten, sich in ihm zerstreuen und dann erst zerfallen. In seiner ausführlichen Arbeit (1916) hat er sich aber meiner Darstellung aus dem Jahre 1911 bereits insofern genähert, als er nunmehr zwei Typen (A und B) annimmt, welche sich durch eine „ungleich schnelle Umwandlung und Aufteilung der Makrosomen“ unterscheiden. „Bei dem Typus A, dem Typus der langsameren Teilungsweise, werden alle Makro-

somen erst im Dotter zu kleineren Granulis vervielfältigt, nachdem sie von der Spermie her ausgestreut worden sind. Bei dem Typus B dagegen beginnt der gleiche Prozess schon innerhalb der Spermie, ohne allerdings alle Makrosomen zu ergreifen.“ Dagegen hat Held (S. 183) einen „dritten Typus, den von Meves beschriebenen, niemals gefunden“. Sollte dieser Typus ihm bei seinen weiteren *Ascaris*-untersuchungen noch begegnen, so werde er ihn „selbstverständlich anerkennen“ und als Typus C rangieren; bis dahin bestreite er das Vorkommen dieses Typus.

Meinerseits bleibe ich bei der Ansicht, dass die Ausstreuung unzerlegter männlicher Plastochondrien bei *Ascaris* ein durch den Eintritt abnormer Verhältnisse überstürzter, krankhafter Vorgang ist. Das Gegenteil wird nicht dadurch bewiesen, dass Held „bei Wurm 15“, dessen Eier er „unter allen Kautelen“ konserviert hat, nur den Typus A und B aufgefunden hat. Lässt sich ein Übergang unzerlegter männlicher Plastochondrien bei Anwendung derselben Vorsichtsmassregeln, welche ich 1911 beobachtet habe, bei der Mehrzahl der untersuchten Würmer nachweisen, so will ich, wie ich schon 1917, S. 308 erklärt habe, gern aufhören, ihn als eine pathologische Erscheinung zu betrachten und mich der Meinung von Romeis¹⁾ anschliessen, dass es bei *Ascaris* verschiedene Modifikationen des Vorgangs gibt. Im übrigen erscheint mir dieser Punkt prinzipiell nach wie vor belanglos.

Held (1916) möchte nun aber seine Leser glauben machen, dass in meinen Präparaten eine „partielle Verteilung der Makrosomen“ (Typus B) vorläge, die ich vollständig übersehen hätte. Er hat die Figuren meiner Abhandlung (1911, 1) „mit der Lupe“ (!) untersucht und zunächst in Fig. 8 „rechts von der Spermie ein Makrosom“ entdeckt, „das nicht kleiner ist wie viele von den in der Spermie gelegenen“. In Wirklichkeit liegt hier ein Korn, welches der Lithograph etwas zu gross gezeichnet hat; sein Durchmesser beträgt aber noch nicht halb so viel wie derjenige eines unzerlegten männlichen Plastochondriums! Ferner findet Held in meiner Fig. 10 „dicht oberhalb des Spermienrandes, aber voll-

¹⁾ Romeis (1913) teilt mit, dass er in vielen seiner Präparate ebenso wie Held, „und zwar schon früher als dieser“, grössere Körnchen in der Peripherie des Eies aufgefunden habe; in anderen Präparaten konnte er sie jedoch nicht wahrnehmen.

ständig im Dotter eingeschlossen, vier Makrosomen, von denen nur eines etwas kleiner ist, und etwas weiter davon entfernt noch ein derartiges auffallendes Korn“. In der Tat ist der obere Rand des Spermiums an dieser Stelle bei der Reproduktion nicht richtig wiedergegeben worden; er musste ein klein wenig höher gelegt werden. Schliesslich hat Held bei seinen Lupenstudien auch noch in meinen Fig. 15—17 „größere Körner frei im Dotter“ bemerkt. Hier handelt es sich aber um Stadien, auf welchen nicht nur die Zerlegung, sondern auch die Ausstreuung der männlichen Plastochondrien im wesentlichen beendet ist; die Annahme von Held, dass diese etwas grösseren freien Körner spermio gener Natur seien, ist rein willkürlich.

Meinerseits kann ich nur die Versicherung wiederholen, dass in den Präparaten, welche meiner 1911 in diesem Archiv veröffentlichten Schilderung der Befruchtung des Ascariseies zugrunde liegen, von einer Ausstreuung unzerlegter Plastochondrien keine Rede sein kann. Wo eine solche stattgefunden hat, wie es in meinen ersten Ascarispräparaten (1910, 2) der Fall war, ist dies ein Vorgang, der überhaupt nicht übersehen werden kann.

Held versucht weiter meine 1911, 1 gegebene Beschreibung in ihrer Bedeutung zu schmälern, indem er (S. 185) die Frage aufwirft: „inwieweit haben die Beobachtungen von Meves den Vermischungsvorgang der spermio genen Granula mit den eigenen des Eies aufgeklärt?“ und sie dahin beantwortet (S. 186), dass meine Untersuchung „nur im allgemeinen und nach einer Seite hin es hat wahrscheinlich machen können, dass Spermien granula in den Eidotter eindringen“.

Gegen diese Behauptung von Held lege ich meinerseits nachdrücklichste Verwahrung ein und konstatiere, dass die Auswanderung der männlichen Plastochondrien und ihre Vermischung mit den weiblichen durch meine Darstellung und die begleitenden Figuren auf das klarste bewiesen worden ist.

Von meiner Schilderung (1911) habe ich 1913, S. 233 bis 234, folgende Zusammenfassung gegeben:

„Indem das eingedrungene Spermium gegen die Eimitte wandert (wobei es mehr und mehr kugelig wird), bedeckt sich seine Oberfläche mit Plastochondrien, welche aus dem Innern austreten. Auf der Oberfläche des Spermiums zerlegen sie sich in kleinere Körner; ebenso zerlegen sich auch die Plastochondrien, welche im Innern der Samenzelle zurückgeblieben sind, und zwar zuerst diejenigen im Schwanzteil, während sie im Bereich des Kopfteils

zunächst noch durchweg mehr gross bleiben. Später, bald nachdem das Spermium die Eimitte erreicht und sich völlig abgekugelt hat, sind seine sämtlichen Plastochondrien in kleine Körner, welche es dicht durchsetzen, von der Grösse der Eiplastochondrien zerfallen.“

„Wenn das Spermium sich dem Eizentrum nähert, dreht es seine Schwanzspitze gegen dieses. Um die Schwanzspitze als Mittelpunkt beginnen nun die Plastochondrien der Eizelle sich anzusammeln¹⁾. Nachdem das Spermium die Eimitte eingenommen hat, umgeben sie es auf allen Seiten, so dass sie eine vollständige Umhüllung desselben bilden; dagegen haben sie sich aus den peripheren Teilen der Eizelle gänzlich zurückgezogen.“

„Auf einem weiteren Stadium beginnen die männlichen Plastochondrien in das Eiprotoplasma überzutreten²⁾. Zunächst wird die Mitte des kugeligen Spermienkörpers von Körnern frei; dagegen häufen sie sich in der Peripherie des Spermiums und in der Umgebung desselben im Eiprotoplasma an. Auf diese Weise entsteht folgendes Bild: das körnerfreie Zentrum des Spermienkörpers wird von einer sehr körnerreichen Zone eingefasst, welche über den Rand des Spermiums in das Eiprotoplasma hinübergreift und den Kontur des Spermiums verdeckt. Nach aussen grenzt sich diese Zone mit unregelmässig zackigem Kontur gegen eine weniger körnerreiche ab, in welche wahrscheinlich erst wenig oder keine männlichen Plastochondrien gedrungen sind.“

„Die Auswanderung der männlichen Plastochondrien wird in der Folge immer stärker. Schliesslich hat der Spermienkörper seine sämtlichen Körner an die Eizelle abgegeben; das Spermium besteht nunmehr (abgesehen vom Kern) ausschliesslich aus zytoplasmatischer „Grundmasse“ oder aus Zwischen-substanz; die Konturen des Spermienkörpers, welche durch die überwandernden Plastochondrien verdeckt waren, treten wieder deutlich hervor.“

Was aber meine Figuren anlangt, so kann selbst Held nicht umhin, zuzugeben, dass sie auffällige Zwischenstadien zeigen, „welche indirekt für den Austritt der Spermiengranula in den Dotter sprechen“. Wenn er S. 185 hinzufügt, hierbei dürfe nicht übersehen werden, dass „die ganze von Meves gegebene Darstellung und Deutung völlig im Bann der Zojaschen Idee der Granulaaussaat steht“, so ist dieses wiederum eine der von ihm beliebten Entstellungen.

Gleichzeitig mit der Ausstreuung der „Makrosomen“ geht nach Held eine „Zerlegung“ der Spermiengrundsubstanz vor sich.

¹⁾ In seltneren Fällen beobachtet man, dass sich zunächst unabhängig vom Spermium im Zentrum des Eies eine Ansammlung von Plastochondrien bildet, in welche das Spermium mit dem Schwanzteil voran hineinrückt.

²⁾ Es ist möglich, wenn es sich auch nicht konstatieren lässt, dass einzelne männliche Plastochondrien sich schon auf früheren Stadien von der Spermienoberfläche abgelöst haben.

Die Spermiengrundsubstanz soll sich vom Zentrum des Eies aus „wie ein sich auflösender und im Eidotter zerflatternder Schleier“ ausbreiten (S. 148), so dass z. B. zur Zeit der beendeten I. Reifungsteilung der ganze Querschnitt des Eies bis zur Oberfläche hin von solchen spermioenen Protoplasmateilen durchsetzt ist. Mit der Zerlegung der Grundsubstanz soll die Verteilung der Spermienmikrosomen einhergehen (S. 190); „der Transport der Mikrosomen ist an die Grundsubstanz der Spermie gebunden“. Abkömmlinge der Spermienmikrosomen sollen nach Held noch in den ersten Blastomeren als morphologische Elemente der Protoplasmastruktur, anscheinend in besonderer Verteilung, enthalten sein; sie sollen hier in der Hauptsache nur die Oberfläche des Protoplasmaleibes durchsetzen.

Ich habe demgegenüber bereits oben konstatiert, dass die von Held beschriebenen Mikrosomen des Spermiums nach meiner Überzeugung weiter nichts als Kunstprodukte sind. Auch wenn dies nicht der Fall sein sollte, so würde die Behauptung von Held, dass Abkömmlinge der Mikrosomen in den Blastomeren des Vierzellenstadiums „eine feinere und besondere Protoplasmagranulierung geliefert haben“, meines Erachtens jeder Grundlage entbehren.

Von den Plastosomen habe ich 1911, 1 gesagt, dass sie mir als der einzige Bestandteil des Protoplasmas erscheinen, welcher bei der Vererbung wirksam sein kann; die Grundsubstanz könne keine Rolle dabei spielen, weil sie z. B. bei der Histogenese des Säugetierspermiums bis auf einen minimalen Rest abgeschnürt wird. Dieser Einwand, den ich mir nach Held „selbst gemacht“ habe, erscheint Held „zum mindesten als zu einseitig“. „Es käme zunächst darauf an, zu zeigen, was der Rest für feinere Strukturteile führt und ob diese später im Dotter zugrunde gehen oder nicht. Die Kleinheit kann an und für sich kein sicheres Merkmal dagegen sein, solange man nicht die Möglichkeit seiner Persistenz und vor allem die Grösse seiner Teilung und Vermehrung beurteilen kann.“ Meine Betrachtung soll nach Held „bereits“ (!) „alle Mikrosomen ausser acht gelassen“ haben. „Da diese aber ebenfalls, wenn auch vielleicht nur zum Teil, im Dotter des befruchteten Eies erhalten bleiben und in den ersten Blastomeren weitergeführt werden, so muss jene Auffassung dementsprechend geändert und erweitert werden.“ Und was die

Zwischen- oder Grundsubstanz des Ascarisspermiums anbeträfe, so werde sie in sehr feiner Weise im ganzen Eidotter verteilt; was aus ihr werde, sei nur eine offene Frage geblieben, weil die Methode fehle, ihre Umsetzungen zu verfolgen. Held schreibt sogar S. 76 oben, dass der „Plasmakörper“ des Spermiums (womit nach dem Zusammenhang nur die Grundsubstanz gemeint sein kann) „vielleicht den wichtigsten Anteil des Protoplasmas bei der Befruchtung zu vermitteln“ habe!

Meinerseits halte ich daran fest, dass mein Einwand gegen eine Beteiligung der Grundsubstanz bei der Vererbung (den nicht ich mir gemacht habe, sondern den die Natur uns allen an die Hand gibt) von grösstem Gewicht ist. Ich möchte ihn noch durch den Hinweis unterstreichen, dass bei den Spermien vieler Tiere überhaupt keine nachweisbare Grundsubstanz vorhanden ist. Selbst dann aber, wenn das Spermium protoplasmatische Grundsubstanz in grösserer Menge führt, so ist diese nach meiner Überzeugung strukturlos und kann als Vererbungsträger wohl deshalb nicht in Betracht kommen, weil es sich, wie ich mit Hensen, Naegeli u. a. annehme, bei der Vererbung um einen „morphologischen, durch geformte Substanzen getragenen Vorgang“ (Hensen 1911, S. 384) handelt. Damit ist nicht gesagt (vergl. Meves 1911, 1, S. 109), dass von der Grundsubstanz des Ascarisspermiums nicht noch irgendwelche chemische Wirkungen ausgehen können, welche möglicherweise sogar (z. B. für die Einleitung der Entwicklung) sehr wichtig sind.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass Held die Granula der Attraktionssphären „für etwas besonderes hält“. „Denn ich finde“, sagt er, „dass diese Granula bei meiner Doppelfärbung zum Unterschied von den reinen Altman n-Präparaten, wie sie die Meveschen Figuren 3, 4 usw. zeigen, nicht wie die gewöhnlichen Plasmosomen rein rot gefärbt sind, sondern sich durch einen auffallenden Orangeton auszeichnen . . .“ „Die Plasmosomen, die ich im Dotter von einem bestimmten Stadium der Befruchtung an in spermiogene und oogene einteile, halten sich in der Hauptsache von dieser Stelle der orangefarbenen Granula frei.“

Meinerseits muss ich die Annahme Helds von der besonderen Natur der Granula, welche um die Zentrosomen angehäuft sind, als irrtümlich bezeichnen. Ich behaupte, dass die Plastochondrien

der Attraktionssphären z. B. in den Figuren 46 a und b von Held durch die Fixierung verdorben sind, und füge hinzu, dass Held wie aus diesem, so auch sonst fast aus jedem anderen Fixierungs- und Färbungsartefakt einen neuen Befund macht. Gut erhaltene Attraktionssphären aus Präparaten, die nach Anschneiden der Eischalen mit Altmannschem Gemisch fixiert und mit Säurefuchsin-Pikrinsäure gefärbt sind, habe ich 1914, 1 auf Tafel VI und VII abgebildet.

Mit obigen Bemerkungen möchte ich es einstweilen an der Kritik der Heldschen Arbeit genug sein lassen, obwohl ich noch lange nicht alle Irrtümer, welche sich darin finden, zur Sprache gebracht habe. Ich will nur noch hinzufügen, dass ich meine Angaben (1911, 1) auch in allen übrigen Punkten, in denen sie von denjenigen Helds abweichen, aufrecht erhalte.

Schreiner hat in der zum Teil schon oben besprochenen Einleitung seiner 1916 erschienenen Abhandlung auch das Beweismaterial geprüft, welches durch meine Arbeiten zugunsten einer Mitwirkung der Plastosomen bei der Vererbung herbeigeschafft worden ist, und hat konstatiert, dass sowohl ich wie Duesberg (1912) zugeben müssen, dass die im Ascarisei ausgestreuten männlichen Plastochondrien „sich bald unserer weiteren Verfolgung vollkommen entziehen“.

Schreiner fordert demgegenüber allen Ernstes den direkten Beweis ihrer Persistenz; meine, „in jeder neuen Arbeit wiederkehrenden Beteuerungen, dass die männlichen Plastochondrien unmöglich untergehen können“, genügen nicht, um „dem Ungläubigen solche Belege zu ersetzen“.

Schreiner sucht sich also vor der Plastosomentheorie der Vererbung durch negative Beweise zu retten, „mittels deren“, wie Naegeli 1884, S. 218 sagt, „die neueren Forschungen der Morphologen im Widerspruche mit der klaren Forderung einer logischen und exakten Methode so manche unhaltbare Meinung in die Wissenschaft einführen wollen. Der negative Beweis kann nichts Positives dartun; er sagt uns weiter nichts, als dass auf diesem Wege der Forschung die Grenze des Könnens erreicht sei.“

In dem vorliegenden Fall existiert nicht das leiseste Anzeichen dafür, dass die männlichen Plastochondrien, nachdem sie sich in kleinere Körner zerlegt haben, zugrunde gehen. Wenn

Schreiner behaupten will, dass sie verschwinden, so möge er es doch seinerseits beweisen. Zugunsten der letzteren Annahme lässt sich, wie ich 1915, 1 S. 30 bemerkt habe, kaum etwas anderes geltend machen, als dass eine Persistenz der männlichen Plastochondrien im Ei „mit der Monopolstellung unvereinbar ist, welche dem Chromatin der Samenzelle von vielen Seiten bei der Übertragung erblicher Eigenschaften eingeräumt wird“. Dagegen gibt es zahlreiche Gründe, welche für ein Erhaltenbleiben dieser Elemente sprechen.

Weiter polemisiert Schreiner gegen die Plastosomentheorie der Vererbung auf Grund der unhaltbaren Meinung, die er sich gebildet hat, dass die Plastosomen „als Neubildungen aufzufassen“ seien, welche (zwischen je zwei Zellteilungen) aus dem Kern hervorgehen. Zwar sei „von mehreren Seiten“ nachgewiesen worden, dass Plasmagranula während der Furchungsteilungen, ähnlich wie während anderer Zellteilungen, von einer Zelle auf ihre Tochterzellen übertragen werden. Auch wüssten wir, dass die Plasmagranula sich während der weiteren Embryonalentwicklung zu Kettchen und Fäden umbilden und die Fäden vielleicht wieder in Körnchen zerfallen können. In keinem Fall sei aber das Schicksal dieser Plasmaelemente während der Embryonalentwicklung bis jetzt in so eingehender Weise verfolgt worden, dass wir berechtigt seien, über ihre Vermehrungsweise „irgende welche begründete Meinung“ zu haben (!). Die Angaben, welche sich hierüber in meiner Filariaarbeit finden, sind nach Schreiner, der die Plastosomen aus Nukleolarsubstanz (!) entstehen lässt, „charakteristisch für die Oberflächlichkeit, mit welcher diese wichtige Frage noch behandelt wird.“ Meves, sagt Schreiner, „fand in jungen Furchungsstadien des Eies von *Filaria papillosa* zahlreiche ganz feine Plasmakörnchen, in späteren Stadien dagegen dicke Stäbchen in sparsamer Anzahl. Meves kümmert sich aber nicht im geringsten darum, wie sich diese ganz anders gestalteten Plasmaelemente herausgebildet haben. Es genügt ihm die Überzeugung, dass sie, wie ihre Bildung auch vor sich gegangen sein möge, aus den vereinigten männlichen und weiblichen ‚Plastochondrien‘ des Eies sicher entstanden sein müssten.“

Trotz Schreiner kann es nun aber heute als ausgemacht gelten, dass die Plastosomen genuine Bestandteile des Proto-

plasmas sind, welche nur wachsen und sich teilen können und von einer Zellgeneration auf die andere übergehen. Die Richtigkeit dieses Satzes ist gerade für die Embryonalentwicklung durch die Arbeiten von mir (1908), Duesberg (1910), Rubaschkin (1910, 1912), Levi (1915 und früher) u. a. völlig sichergestellt worden. Die Kontinuität der Plastosomen, sagt Duesberg (1912) mit Recht, „konnte vom befruchteten Ei bis zu den vorgeschrittensten Stadien, die untersucht worden sind, selbst bis zum Erwachsenen erwiesen werden“.

Die von Zeit zu Zeit immer wieder auftauchenden Angaben über eine nukleäre Abstammung der Plastosomen halte ich keiner neuen Widerlegung für wert, nachdem ich ihre Irrtümlichkeit zuerst 1907, 1, S. 480 dargetan habe (vergl. auch Duesberg 1912).

Ich habe nun in meiner Filariaarbeit beschrieben, dass, nachdem die männlichen Plastochondrien aus dem Spermium in das Eiprotoplasma ausgewandert sind und sich hier in kleinere Körner vom Kaliber der Eiplastochondrien zerlegt haben, in der Eizelle und ebenso noch in den ersten Blastomeren ausschliesslich kleine Plastochondrien, auf den späteren Stadien der Furchung dagegen an Stelle der kleinen Plastochondrien Plastokonten vorhanden sind. Da die Kontinuität der Plastosomen, wie gesagt, feststeht, hätte ich eine Entstehung der Fäden aus den Körnern ohne weiteres annehmen dürfen, zumal die Tatsache, dass Plastochondrien „sich zu Fäden aneinanderreihen oder zu Fäden auswachsen“ können, jedem Plastosomenforscher bekannt ist. Ich erinnere daran, dass ich schon 1900 durch den Hinweis darauf die von Benda in einem anderen Sinne gebrauchte Bezeichnung „Mitochondrien“ oder „Fadenkörner“ zu rechtfertigen gesucht habe. Speziell im Lauf der Furchung ist ein Übergang von Plastochondrien in Plastokonten bereits in verschiedenen Fällen, von Duesberg, Rubaschkin, Levi u. a., beobachtet worden.

Meine Behauptung, dass die Plastokonten, welche bei Filaria während der Furchung auftreten, aus Körnern entstehen, beruhte nun aber keineswegs auf einer blossen Annahme, sondern mir haben schon 1915 zahlreiche Zwischenstadien zwischen meinen Figuren 37 und 38, welche ich hier als Textfiguren 1 und 3 reproduziert habe, vorgelegen. Allerdings habe ich in meiner Filariaarbeit geschrieben, dass ich die Herausbildung der dicken Plastokonten

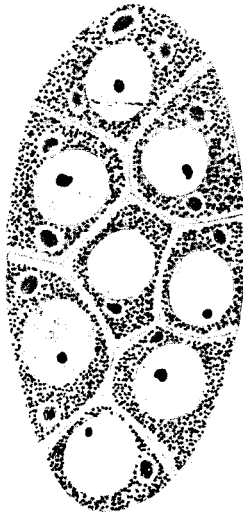


Fig. 1.



Fig. 3.

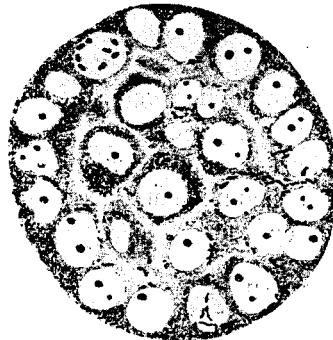


Fig. 2.

- Fig. 1. Längsschnitt durch ein frühes Furchungsstadium des Eies von *Filaria papillosa*. Acht Zellen auf dem Schnitt getroffen. Das Protoplasma enthält zahlreiche feine Plastochondrien und daneben vereinzelte rundliche homogen aussehende Ballen unbekannter Natur. Nach Meves 1915, 1.
- Fig. 2. Querschnitt eines späteren Furchungsstadiums. Das Protoplasma enthält an Stelle der Plastochondrien (Fig. 1) ziemlich reichliche feine Plastokonten, welche besonders in der Nähe der Kernoberfläche gelegen sind.
- Fig. 3. Längsschnitt eines stark vorgerückten Furchungsstadiums. Circa 70 Zellen getroffen. Ihr Protoplasma enthält dickere Plastokonten in geringer Anzahl. Nach Meves 1915, 1.

in den Furchungszellen „nicht verfolgt“ hätte; damit habe ich aber nur sagen wollen, dass ich die Zwischenstadien zeichnerisch nicht festgelegt hätte. An den Plastosomen spielen sich, einige Zeit nach Beginn der Furchung anfangend, in umgekehrter Reihenfolge dieselben Prozesse ab, wie ich sie für die Wachstumsperiode der Oozyten geschildert habe. Während im Lauf dieser Wachstumsperiode aus dicken Plastokonten dünnere und aus diesen Plastochondrien hervorgehen, lagern sich die Körner in den Furchungszellen zu dünnen Fäden zusammen, die sich später immer mehr verdicken.

Das Studium dieser Vorgänge in den Furchungszellen bereitet allerdings, jedenfalls bei Anwendung derjenigen Methode, welche ich 1915 zur Sichtbarmachung der Plastosomen bei *Filaria* hauptsächlich gebraucht habe (Fixierung mit modifiziertem Flemmingschen Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin) erhebliche Schwierigkeiten.

In Fig. 2 habe ich aus meinen alten Präparaten den Querschnitt eines Furchungsstadiums abgebildet, das nach der Grösse der Kerne etwa in der Mitte zwischen Fig. 1 und 3 stehen dürfte.

Da ein Untergehen der in das Eiprotoplasma übergetretenen männlichen Plastochondrien meines Erachtens nicht in Frage kommt, war ich ferner zu der Annahme berechtigt, „dass nicht nur die Eiplastochondrien, sondern auch die in der Eizelle ausgesäten und zerlegten männlichen Plastochondrien an der Entstehung der Plastokonten Anteil genommen haben“.

2. *Phallusia* und *Mytilus*.

Bei der Ascidie *Phallusia* und der Muschel *Mytilus*, bei denen ich den Befruchtungsvorgang 1913 und 1915 studiert habe, ist die Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung viel weniger demonstrativ wie bei *Ascaris* und *Filaria*, weil bei den erstgenannten Tieren ein starkes Missverhältnis zwischen der Menge der männlichen und derjenigen der weiblichen Plastosomen, zuungunsten der ersteren, besteht.

Dieses Missverhältnis dürfte R. Hertwig im Auge haben, wenn er schreibt (1916, S. 135—136): „In der Neuzeit hat es nicht an Versuchen gefehlt, den Chromosomen ihre Bedeutung als Vererbungsträger abzuspochen, dafür die Substanz der Mitochondrien als das eigentliche Idioplasma zu deuten. Die Ver-

suche gründen sich auf den Nachweis, dass Ei- und Samenzelle reich an Mitochondrien sind, vernachlässigen dagegen die Tatsache, dass der Reichtum an Mitochondrien in Ei- und Samenzelle ein ganz verschiedener ist.“

Hierzu darf ich bemerken, dass ich meinerseits stets die Ansicht vertreten habe, dass die Vererbung durch Protoplasma und Kern zusammen bewirkt wird. Im übrigen hat schon Pfeffer (1897, S. 47) ausgeführt, dass sich aus der geringen Menge des Protoplasmas ein entscheidendes Argument gegen die Bedeutung desselben nicht ableiten lässt. „Denn von der Körpermasse“, sagt er, „hängt doch nicht die Bedeutung eines Menschen im Gemeinwesen ab und die Bakterien demonstrieren sehr schön, wie eine winzige lebendige Masse, indem sie zu intensiver Vermehrung befähigt ist, die gewaltigsten Leistungen zu vollbringen und selbst die grössten Organismen zu vernichten vermag. Zudem können gewaltige Reizerfolge durch unglaublich geringe Mengen ausgelöst werden.“

Bedenkt man nun aber, dass die Plastosomen eine Anlage-substanz darstellen, so muss die Menge der schliesslich vorhandenen männlichen Plastosomen allerdings eine Rolle spielen. Die Schwierigkeiten, welche sich daraus ergeben, dass diese Menge im Anfang (gleich nach dem Eindringen des Spermiums) meistens eine ausserordentlich geringfügige ist, lassen sich jedoch leicht aus dem Weg räumen. Der oft enorme Volumensunterschied zwischen Spermium und Ei hat seinen Grund doch nicht nur darin, dass der Reichtum an Protoplasma bzw. Plastosomen ein verschiedener ist; auch der Kern des Eies ist dem Kopf des Spermiums an Masse ungeheuer überlegen.¹⁾ Trotzdem erweisen sich Sperma- und Eikern bei der Befruchtung als äquivalent. Dann ist aber auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass die im frisch besamten Ei vorhandene Ungleichheit der männlichen und weiblichen Plastosomen durch nachträgliche Vermehrung der ersteren beseitigt werden könnte. Allerdings ist wohl ausgeschlossen, dass der Ausgleich sich in allen Fällen bis

¹⁾ Betrachten wir dagegen die Stammzellen von Spermium und Ei, die Spermatogonien und Oogonien, so sind diese bei vielen Tieren nicht nur an Grösse, sondern auch in bezug auf den Bau von Kern und Protoplasma, speziell auch in bezug auf Menge und Gestalt der Plastosomen, so völlig gleich, dass sie sich überhaupt nicht unterscheiden lassen.

zum Beginn der ersten Furchungsteilung (Auftreten der Zelleibsteilung) vollzieht. Zum Beispiel erscheint es kaum annehmbar, dass das ganze grosse Phallusiaei schon bis zum Abschluss der ersten Furchungsteilung von männlichen protoplasmatischen Erbstoffen durchsetzt sein könnte. Das ist aber auch durchaus nicht nötig: in den Furchungszellen ist für die völlige Durchdringung noch Zeit genug. „Die Befruchtung vollendet sich“, wie ich schon 1915, 2, S. 56 geschrieben habe, „vielfach erst im Lauf der Keimbildung“. Auch die nach meinem Dafürhalten theoretisch notwendige Vereinigung der männlichen und weiblichen Plastosomen tritt ja allem Anschein nach in den meisten Fällen erst während der Furchung ein.

Noch erheblich viel stärker als bei Phallusia und Mytilus ist das Missverhältnis in bezug auf die Menge der männlichen und weiblichen Plastosomen, wenn wir die kolossalen Eier vieler Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel den oft sehr winzigen Spermien derselben Tiere gegenüberstellen.

Hier treten nun aber bei der Befruchtung normalerweise mehrere, zum Teil sogar zahlreiche Spermien in das Ei ein. Der Kopf eines derselben wandelt sich zu einem Spermakern um, welcher mit dem Eikern kopuliert. Die übrigen Spermien verhalten sich bei den verschiedenen Tieren verschieden; sie gehen nach den Autoren entweder sofort zugrunde oder aber ihre Köpfe bilden sich ebenfalls zu Spermakernen um, welche bei Selachiern und Reptilien bestehen bleiben und die sog. Merozytenkerne liefern.

Rückert (1899) hat bei einem Ei von Torpedo allein in der Keimscheibe (!) nicht weniger als 57 Spermaköpfe gezählt.

Der Nutzen dieser sog. physiologischen Polyspermie ist bisher ausschliesslich mit Rücksicht auf die Spermaköpfe diskutiert worden.

Boveri (1882, 2 S. 401) bezeichnet es als auffallend, dass die Polyspermie gerade den grössten Eiern zukommt. „Man könnte daran denken, dass dies kein zufälliges Zusammentreffen sei, sondern dass sich die Polyspermie in Anpassung an die Grösse des Eies ausgebildet habe, da ja in einer grossen Protoplasmamasse bei einer grösseren Anzahl von Spermakernen mehr Aussicht besteht, dass einer davon rechtzeitig den Eikern auffindet, als wenn nur ein einziger vorhanden ist“.

Die gleiche Auffassung wird von Sobotta (1896) vertreten.

Rückert (1899) betont demgegenüber, dass bei Selachiern die Köpfe derjenigen Spermien, welche sich in den groben Dotter einbohren, sehr bald zugrunde gehen. „Es kommen somit für die Befruchtung nur diejenigen Spermaköpfe in Betracht, welche direkt von oben in die Keimscheibe und allenfalls noch in den sie seitlich unerschliessenden feinen Dotter eindringen. Dies ist aber ein verschwindend kleiner Bruchteil des ganzen Eies, und wird man daher nicht annehmen dürfen, dass die Polyspermie eine Anpassung an das grosse Volumen des Eies sei. Höchstens käme in dieser Hinsicht das Volumen des Keimes in Betracht. . . .; ob aber der Unterschied zwischen manchen Selachierkeimen, z. B. denen von *Torpedo ocell.*, und grösseren monosperm befruchteten Eiern, z. B. denen einiger Anuren, so bedeutend ist, dass sich daraus für die Selachier die Notwendigkeit der Polyspermie für die Erhaltung der Art ableiten lässt, steht doch dahin“. Rückert ist seinerseits zu der Vorstellung gelangt, dass die Polyspermie bei Selachiern infolge der mit dem Wachstum des Eies einhergehenden Rückbildung einer ursprünglich vorhandenen starken Eihaut eingeführt worden ist. „Dass damit ein grösserer oder geringerer Vorteil für das Gelingen der Befruchtung und die Weiterentwicklung des Eies verbunden war, ist eine wohl mögliche, aber nicht notwendige Annahme. Es reicht für die Erklärung vollständig aus, wenn wir wissen, dass das Ei gegen die Nachteile und Gefahren, welche das Eindringen einer Mehrzahl von Spermaköpfen mit sich bringen kann, geschützt war oder sich durch Anpassung zu schützen vermochte.“

Korschelt und Heider (1903, S. 696) bemerken zu der Frage nach der Funktion der zu mehreren oder zu vielen in das Ei eintretenden Spermien folgendes: „Lieferten sie wirklich mehrere oder sogar zahlreiche Kerne und veranlassen sie sogar eine Zerklüftung des Dotters, wie dies letztere bei den Selachiern der Fall ist, so wird man von einer Beeinflussung der Dottermasse durch sie, vielleicht im Sinne einer besseren Verwendung bei der weiteren Entwicklung des Embryos sprechen und daraus den Schluss ziehen dürfen, dass möglicherweise auch den wenigen überzähligen Spermatozoen, die bei verschiedenen Tieren ausser dem die Befruchtung vollziehenden Spermatozoon, in das Ei eindringen, eine ähnliche Funktion zukommt.“

„Insofern“, fahren Korschelt und Heider fort, „als hier generative Zellen bzw. Kerne zu einer ‚vegetativen‘ Verrichtung verwendet werden, zeigt diese Erscheinung eine gewisse Ähnlichkeit mit der sog. doppelten Befruchtung der Angiospermen, allerdings tritt auch sofort ein Unterschied darin hervor, dass dort einer der generativen (‚Sperma‘)-Kerne mit einem der polaren Kerne des Embryosacks verschmilzt, also nicht allein wie die oben besprochenen Spermakerne die weitere Umwandlung durchläuft. Von dieser Vereinigung, d. h. also der Mitverwendung eines generativen Kerns, geht die Bildung des Endosperms aus (Nawaschin 1898, Guignard 1899 u. 1901, Strasburger 1900). Vielleicht wird man die Ähnlichkeit als eine allzu entfernte befinden, doch wollten wir immerhin darauf verweisen.“

Meinerseits suche ich den Sinn der physiologischen Polyspermie darin, dass den grossen, dotterreichen Eiern, bei denen sie vorkommt, durch die oft in beträchtlicher Zahl eindringenden Spermien männliches Plastosomenmaterial in grösserer Menge zugeführt wird. Wenn der Vorgang der Polyspermie nicht weiter verbreitet ist, so dürfte dies an den damit verbundenen Gefahren liegen, welche in dem Auftreten einer pluripolaren ersten Furchungsspindel und in pathologischer Weiterentwicklung des Eies bestehen.

3. Echinus.

a) Ausführung der Hypothese, welche ich 1912 an das Verhalten der männlichen plastosomatischen Substanz bei der Befruchtung des Seeigeleies geknüpft habe.

Bei Echinus habe ich 1912 zu meiner nicht geringen Überraschung konstatieren können, dass das plastosomatische Mittelstück des Spermiums bei der ersten Furchungsteilung in eine der beiden Blastomeren übergeht. Dadurch wurde ich veranlasst, die Hypothese, welche Van der Stricht, Lams und Henneguy für das Säugetierei aufgestellt haben (s. unten), auf das Seeigelei zu übertragen. Ich nahm an, dass das Mittelstück bei der Furchung zunächst weitergegeben wird, um später in Körner zerlegt zu werden, und dass die Nachkommen derjenigen Zelle, in welcher diese Zerlegung stattfindet, den Seeigel hervorgehen lassen; die Zellen, welche keine Mittelstücksubstanz erhalten, bilden nach meiner Vorstellung diejenigen Teile des Pluteus, welche bei der Entstehung des definitiven Tieres abgeworfen oder resorbiert werden.

Diese Hypothese, welche ich im folgenden näher ausführen und gegen Angriffe verteidigen will, lässt sich unschwer mit einer

Anschauung zur Deckung bringen, welche schon vor langer Zeit von Joh. Müller und Carus vertreten, von späteren Autoren aber allerdings aufgegeben worden ist: mit der Anschauung, dass das definitive Echinoderm auf dem Wege des Generationswechsels als Knospe an der Larve entsteht.

Die ersten Forscher, welche die Entwicklung der Seesterne (Echinaster, Asteracanthion) studierten (Sars, Agassiz, Desor), betrachteten sie als eine unvollkommene Metamorphose.

„In der Tat“, sagt Joh. Müller (1850, S. 103—104), „der Seestern konnte entstanden sein wie der Schmetterling aus der Raupe, der Frosch aus der Froschlarve, und wie die Larvenform des Echinaster von der Seesternform absorbiert wird, oder wie der Schwimmapparat, die Larvengebilde vom Seestern sich abstossen, so wird die Form der Froschlarve von der Form des Frosches absorbiert und teilweise wie Schwanz und Kiemen aufgegeben.“

Joh. Müller fand nun aber bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Seesterne, Ophiuren und Seeigel etwas ganz anderes. Das Wesentliche und Neue besteht nach ihm in folgendem: „Die neue Tierform“, sagt er (1850, S. 104), „erscheint in der alten wie eine Knospe, zuerst sehr klein, an einer Stelle bei Seite innerhalb der vollkommen organisierten Larve; diese Knospe entwickelt sich auf Kosten des Mutterstammes. Ich verglich bei der ersten Mitteilung über diese Gegenstände die Larve mit einem Stickerahmen und das Echinoderm mit der darauf aufgeführten Stickerlei. Das Echinoderm ist lange ein völlig neues Geschöpf in der Larve; ich zeigte, dass sein Mund von dem Mund der Larve verschieden ist, von neuem und an einer ganz anderen Stelle entsteht, dass die Achse der Larve sich mit der Achse des Echinoderms kreuzt, dass die beiden Seiten des einen und andern verschieden, die Bauch- und Rückenseite der Larve ein anderes als die Bauch- und Rückenseite des Echinoderms, vorn und hinten bei beiden verschieden sind. Ich bewies aber auch, dass, indem die Larve verloren geht, ihr Magen und Darm das einzige ist, welches in das neue Tier aufgenommen wird.“

Auf Grund dieser Beobachtungen kam Joh. Müller (1848, S. 305 und 1850, S. 104—105) zu dem Resultat, dass die Metamorphose der genannten Echinodermen „der Larvenerzeugung oder der geschlechtslosen Knospenerzeugung beim Generationswechsel verwandt“ ist. „Am nächsten steht sie der Metamorphose

des *Monostomum mutabile* (siehe Siebold, Wieg. Arch. 1855). Das heisst, sobald die Larvenerzeugung nur eine einzige Knospe statt mehrerer hervorbringt, so ist sie von der Metamorphose der Echinodermen nicht zu unterscheiden. Ob aber eine oder mehrere Knospen erzeugt werden, kann nicht wesentlich sein. Die *Bipinnaria asterigera* ist nicht als Schwimmapparat des Seesterns aufzufassen, wie es die norwegischen Naturforscher angesehen. Die Larve der Asterien, Ophiuren, Seeigel ist die Amme des Echinoderms im doppelten Sinne des Wortes, einmal im Sinne des Herrn Steenstrup, d. h. im Sinne des Generationswechsels, dann auch im gewöhnlichen Sinne des Wortes: denn die Larve speist das Echinoderm als ihre Knospe.“

In einer 1849 erschienenen Schrift von V. Carus „Zur näheren Kenntnis des Generationswechsels“ wird den Echinodermen auf Grund der Untersuchungen von Sars und Joh. Müller ein Generationswechsel zugeschrieben, welcher sich von demjenigen bei Medusen, Salpen und Trematoden nur dadurch unterscheidet, dass jede Amme nicht viele, sondern nur ein einziges Individuum grosszieht. Dieses entwickelt sich aus einer im Innern der Amme befindlichen Keimmasse. Der Ausdruck Larve für die Zwischenstufen in der Entwicklung der Echinodermen ist daher nach Carus (S. 29) „unrichtig gewählt, indem allerdings die Metamorphose an einem und demselben materiellen Substrat, aber nicht unmittelbar an dem vorhergehenden Gliede der Differenzierungsreihe, sondern mit Hilfe neuer keimfähiger Grundlagen ausgeführt wird“.

Joh. Müller (1850, S. 105) betonte demgegenüber, dass ihm hier aus den vorliegenden Beobachtungen zu viel gefolgert zu werden scheine; er müsse bei seiner früheren Ausdrucksweise stehen bleiben, dass die Metamorphose dieser Tiere „der Larvenerzeugung oder der geschlechtslosen Knospenerzeugung beim Generationswechsel verwandt sei“. „Das Echinoderm entsteht als eine Knospe, als ein sehr kleines in dem Leibe der Larve, es wird ein neues Wesen angelegt, genährt, ausgebildet; aber ausser dem hier offenbaren Generationswechsel kommt etwas vor, welches unter das Prinzip der Metamorphose gehört und nicht unter das Prinzip des Generationswechsels. Das durch Knospe entstandene neue Wesen umwächst den Magen und Darm des alten; auch der After der Larve, wenn ein solcher vorhanden war

(Bipinnaria), bleibt bei dem neuen Tier; der Magen und Darm aber wird ganz hinübergenommen. Es geschieht also mit Magen und Darm, was mit den meisten Organen, nicht allen, bei der Verwandlung des Frosches geschieht, dass sie in die neue Form mit hinübergenommen werden. Ausser den Verdauungsorganen besitzt die Echinodermlarve keine wesentlichen anderen inneren Eingeweide; die neue Form nimmt nicht den Schlund, aber das Haupteingeweide bis ans Ende des Verdauungsapparates mit. Und damit ist bewiesen, dass das Prinzip der Metamorphose ebenso unverkennbar bei der Entwicklung der Echinodermen auftritt als das Prinzip des Generationswechsels. Ich verstehe unter Generationswechsel nichts anderes als die Folge zweier Organismus-Formen, wovon die eine in oder an der anderen als Minimum zuerst entsteht, als Knospe; die zweite, nämlich die entwickelte Knospe erst die zur geschlechtlichen Zeugung bestimmte Form ist, aus welcher durch geschlechtliche Zeugung die geschlechtslose Form hervorgeht, die wieder zur Knospenerzeugung bestimmt ist.“

In der Folgezeit hat man jedoch den Gedanken, dass bei den Seesternen, Ophiuren und Seeigeln ein, wenn auch nur partieller, Generationswechsel (oder eine Metagenese) vorliegen könnte, fallen gelassen, und heute ist wohl die Auffassung allgemein, dass „in bezug auf die Echinodermen die Metamorphosenatur bei der Entwicklung nicht bezweifelt werden darf“ (Metschnikoff, 1869, S. 59).

Korschelt und Heider bemerken zu dieser Frage in ihrem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte (1890, S. 287) folgendes: „Während frühere Forscher zu glauben geneigt waren, dass der Seestern sozusagen als Knospe an der Larve entstände, wissen wir heute, dass auch hier ein Übergang des Larvenkörpers in denjenigen des ausgebildeten Tieres stattfindet. Allerdings treten dabei gewisse Modifikationen auf, indem sich der Körper des Echinoderms zunächst nur in einem verhältnismässig kleinen Abschnitt des Larvenkörpers anlegt. Erst allmählich wird dann der grössere Teil der Larve zu der Bildung des Seesterns herangezogen. In bestimmten Fällen allerdings scheint dieser letztere Vorgang auszubleiben, und das Echinoderm nimmt dann nur aus einem Teil des Larvenkörpers seinen Ursprung. Bei diesem Entwicklungsmodus löst sich der junge Seestern vom Larven-

körper ¹⁾ ab, und dieser letztere soll noch längere Zeit zu existieren vermögen (Joh. Müller, Koren und Danielsen). Ein solches Verhalten konnte Veranlassung geben, den Vorgang als Knospung anzusehen, welche Auffassung aber durch die zu schildernde Umwandlung des Larvenkörpers bei anderen Seesternen widerlegt wird.“

Mir scheint nun aber die Metamorphose aller Seesterne, Ophiuren und Seeigel prinzipiell übereinzustimmen, und möchte ich auf Grund der Feststellung, dass das Mittelstück des Echinidenspermiums bei der ersten Furchungsteilung der einen von

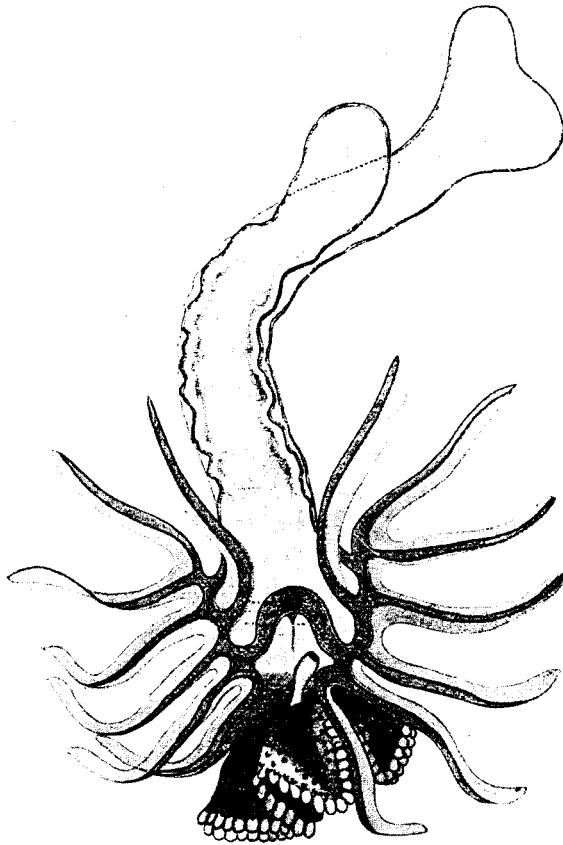


Fig. 4.

Bipinnaria asterigera, Larve von *Luidia Sarsi* Düb. et Kor., mit dem jungen Seestern. Nach Joh. Müller 1850.

¹⁾ Gemeint ist die als *Bipinnaria asterigera* beschriebene Seesternlarve, auf welche Joh. Müller in dem oben angeführten Zitat ebenfalls Bezug nimmt, und welche ich hier in Fig. 4 abgebildet habe.

beiden Tochterzellen zuerteilt wird, die Anschauung von Joh. Müller und Carus von neuem aufnehmen und damit die Hypothese verbinden, dass die Zellen, welche die Knospe bilden, von derjenigen Blastomere eines späteren Furchungsstadiums abstammen, in der das Mittelstück, nachdem es bis dahin unverändert weitergegeben war, in Körner zerlegt wird.

Das weitere Schicksal des Mittelstücks (nach Abschluss der ersten Furchungsteilung) auf dem Wege der Beobachtung zu verfolgen, bin ich 1914, 2 bemüht gewesen. Ich habe die Furchung des Seeigeleies bis zum 32.-Zellenstadium studiert, habe aber niemals eine Zerlegung dieses Spermienbestandteils beobachten können. Dagegen habe ich ein in seiner Form gänzlich unverändertes Mittelstück in Keimen verschiedenen Alters bis zu dem genannten Entwicklungsstadium hin aufgefunden, und zwar in so zahlreichen Fällen, dass ich die Möglichkeit, es handele sich um disperm oder polysperm befruchtete Eier, die sich normal entwickelt hätten, nicht in Rechnung zu stellen brauchte; ich traf es entweder in einer Zelle der animalen, oder, und zwar, soviel ich mich erinnere, in der Mehrzahl der Fälle, in einer solchen der vegetativen Hälfte an; jedoch niemals in einer der vier „Mikromeren“ des 16-Zellen-Stadiums.

Daraufhin konnte ich nun allerdings damals (1914, 2) nicht umhin, mir die Frage vorzulegen, ob die Plastosomentheorie der Vererbung nicht durch diese Befunde zu Fall gebracht werde. Ich habe mich aber angesichts der zahlreichen Gründe, welche die Annahme einer Mitwirkung der Plastosomen bei der Vererbung für mich unabweisbar machen, in meiner Überzeugung nicht erschüttern lassen.

Mit am schwersten wiegt für mich die Erkenntnis, welche mich 1908 zur Aufstellung meiner Theorie veranlasst hat, dass die Plastosomen genuine und Grundelemente des Protoplasmas darstellen, welche im Lauf der Ontogenese die verschiedensten Neuformationen bilden. Sie sind ferner im Ei und Spermium konstant vorhanden und machen einen integrierenden Bestandteil beider aus. Wir kennen apyrene, d. h. kernlose Spermien (vgl. Meves 1902), aber solche, welche keine Plastosomen besitzen, sind noch nicht nachgewiesen worden.¹⁾ Die protoplasmatische

¹⁾ V e j d o v s k y (1911—1912) will allerdings bei einer Heuschrecke *Diestramena* und M o n t g o m e r y (1912) bei *Peripatus* gefunden haben, dass

Grundsubstanz der Samenbildungszelle wird bei Säugetieren im Lauf der Spermiogenese bis auf einen ganz minimalen Rest abgeworfen; dagegen werden sämtliche Plastosomen zum Aufbau des Spermiums herangezogen. Die Plastosomen bilden an den Spermien verschiedener Tiere die mannigfachsten Strukturen, welche in ausserordentlich wechselnder Weise (bald an der Seite des Kopfes, bald hinter demselben um die Ursprungsstelle des Schwanzfadens herum, bald als Hülle um einen mehr oder minder langen Anfangsteil des letzteren) lokalisiert sind. Daraus schliesse ich, dass ihnen keine motorische (Benda) oder mechanische (Koltzoff) Funktion zukommen kann und dass sie überhaupt weniger für das Eigenleben der Spermien von Bedeutung sind als vielmehr ein Material darstellen, welches erst im Ei zur Wirksamkeit gelangt.

Wie das Verhalten des Mittelstücks des Echinidenspermiums im besamten Ei beweist, kann diese Wirksamkeit nun aber nicht etwa darin bestehen, dass in Gestalt der männlichen plastosomatischen Substanz ein spezifischer chemischer Stoff ins Ei eingeführt wird, welcher die Entwicklung anregen soll. Somit scheint mir für das Vorhandensein der Plastosomen am Spermium keine andere plausible Erklärung übrig zu bleiben, als dass diese Elemente Vererbungsträger darstellen.

Eine Beteiligung der Plastosomen bei der Befruchtung ist ferner besonders bei *Ascaris* und *Filaria*, aber auch bei *Phallusia* und *Mytilus*, direkt nachgewiesen worden. Das Verhalten der männlichen plastosomatischen Substanz, wie wir es im Seeigelei beobachten, darf aber nicht für sich allein, sondern nur unter Berücksichtigung des Befruchtungsvorganges bei anderen Tieren beurteilt werden.

Hierzu kommt noch, dass Teile des Spermiums, welche ihre Rolle mit dem Eindringen desselben in das Ei ausgespielt haben, wie z. B. der Schwanzfaden bei *Echinus* oder das Spitzenstück bei *Mytilus*, sehr rasch resorbiert werden. Wäre das Mittelstück des Seeigelspermiums dem Untergang bestimmt, so würde es im Ei schnell zugrunde gehen.

Ich blieb daher schon 1914, 2 bei der Überzeugung, von

die Samenfäden sich gegen Ende der Reifung ihrer Plastosomen entledigen. Jedoch sind diese Angaben sicher unzutreffend. Vgl. Meves 1913, S. 244 bis 246.

welcher ich heute mehr als je durchdrungen bin: dass durch das Verhalten des Mittelstücks bei der Furchung des Seeigeleies ein Ziel angestrebt wird, welches ich nur in der Richtung einer Mitwirkung bei der Befruchtung und Vererbung zu erblicken vermag.

Während ich nun aber 1912, 2 noch für möglich hielt, dass der Darm der Echinidenlarve über eine der „Makromeren“ männliche plastosomatische Substanz beziehen könnte, musste ich diese Ansicht 1914, 2 aufgeben und glaubte ich damals mich auf die Annahme beschränken zu sollen, dass alle oder fast alle Teile des jungen Seeigels mit Ausnahme des Darms und der Vasoperitonealblasen mit Mittelstückssubstanz versorgt werden. „Die Zellen der zuletzt genannten Organe“, schrieb ich noch 1915, 1, S. 39, „würden demnach allerdings keine männlichen Plastosomen erhalten; die Möglichkeit aber, dass fast der ganze übrige Leib des jungen Seeigels durch das Mittelstück des Samenfadens väterliche Eigenschaften ererbt, bleibt bestehen“.

Nachdem ich nun aber neuerdings auf das embryologische Prinzip der Substitution bzw. Methorisis (siehe unten) aufmerksam geworden bin, kehre ich zu meiner alten Hypothese zurück, dass das definitive Echinoderm aus Zellen besteht, welche sämtlich mit männlicher plastosomatischer Substanz versehen sind.

Bevor ich in die weitere Erörterung eintrete, sei die Entwicklung der Seesterne, Ophiuren und Seeigel nach der neuesten Darstellung von Heider (1913) und nach dem Lehrbuch von Korschelt und Heider (1890) skizziert. Die ersten Stadien bis zum Beginn der Umwandlung in das definitive Tier beschreibt Heider (1913, S. 310) für alle Echinodermen gemeinsam folgendermassen:

„Das kleine, mit feinen Dotterkörnern gleichmässig durchsetzte Ei der Echinodermen entwickelt auf dem Wege einer totalen und eigentümlich regulären Dotterklüftung (sog. Radiärtypus der Furchung) eine kugelförmige Coeloblastula, aus welcher durch Einstülpung eine Gastrula entsteht. Die gallerterfüllte Furchungshöhle (primäre Leibeshöhle) wird durch den relativ kleinen Urdarm nicht völlig verdrängt. Indem in diesen Raum vom Scheitel des Urdarmes aus Zellen der Darmwand amöboid einwandern, kommt es zur Ausbildung eines Mesenchymgewebes, aus welchem das Bindegewebe, das Skelettgewebe und die Blutlakunen des ausgebildeten Tieres, aber nicht die Körpermuskeln hervorgehen. Oft setzt die Mesenchymbildung schon vor der Entwicklung der Urdarmeinstülpung ein, doch auch in diesem Falle vom vegetativen Pole aus erfolgend. Nur spärlich lauten einige Angaben, dahingehend, dass auch vom Ektoderm aus Mesenchym gebildet werden könne.“

„In der Regel wird der Blastoporus nicht verschlossen. Aus ihm, dessen Lage uns ursprünglich den hinteren Pol der Primärachse kennzeichnet,

geht die Afteröffnung der Larve hervor. Während der Urdarm sich streckt, krümmt er sich etwas nach der Seite, und jene Seite, gegen die er sich biegt, kennzeichnet uns die spätere Ventralseite der Larve. Sein Vorderende deutet

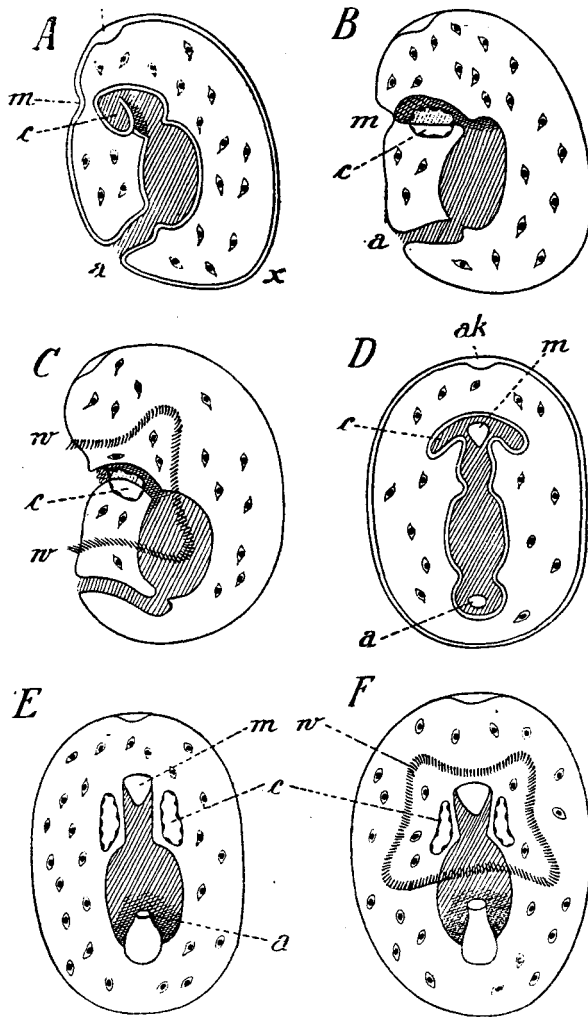


Fig. 5.

Entwicklung der Echinodermenlarve. Schema. A, B und C Ansichten dreier aufeinander folgender Stadien von der linken Seite gesehen; D, E und F dieselben Stadien, von der Bauchseite gesehen. a After, ak Akron (Scheitelplatte), e primäres Enterocoelsäckchen, m Mund resp. Mundbucht, w Wimpernschnur. Nach Heider aus „Kultur der Gegenwart“ Teil 3, Abt. 4, Bd. 2, 1913.

gegen eine inzwischen als Einsenkung des Ektoderms entstandene Mundbucht (Fig. 5 A, m). Bevor er aber mit dieser Mundbucht sich vereinigt, schnürt er von seinem Vorderende rechts und links je ein Säckchen (Fig. 5 A und D, c) ab, welche als primäre Enterocoelsäckchen bezeichnet werden sollen. . . . Der Darmkanal gliedert sich nun durch auftretende Einschnürungen in drei Abschnitte: Ösophagus, Magen und Intestinum (Fig. 5); durch Vereinigung mit der Mundbucht wird er durchgängig und zur Nahrungsaufnahme geeignet. Auch der After (a) verändert seine Lage. Er rückt an der Ventralseite empor, wodurch der Enddarm in seiner Verlaufsrichtung gegen die des Magens abgeknickt wird. Man könnte vielleicht diese Lageveränderung des Enddarms und der Afteröffnung am richtigsten dadurch erklären, dass man ein stärkeres Anwachsen der dorsalen hinteren Partien des Embryos (bei x in Fig. 5 A) annimmt.“

„Es wird nun jene Partie der Ventralfläche, welche den Mund enthält, ein wenig nach innen eingebuchtet und dieses versenkte Mundfeld umgibt sich mit einer ungefähr trapezförmig gestalteten Wimperschnur (Fig. 5 C und F w)“

„Überblicken wir in kurzem den Bau des so erreichten Larvenstadiums (Fig. 5 C und F). Es hat im allgemeinen noch immer rundlich ellipsoidischen Körperrumriss. Das Vorderende ist durch die Scheitelplatte, die wenig hervortritt und bald verschwindet, gekennzeichnet. An der Ventralseite finden wir das eingebuchtete umsäumte Mundfeld. Der Darm verläuft ventralwärts eingekrümmt und in drei Abschnitte gegliedert vom Munde zum After. Der Raum zwischen Darmwand und äusserer Haut ist von Mesenchym erfüllt. Zu beiden Seiten des Ösophagus finden sich die primären Enterocoelsäckchen.“

Aus dem gekennzeichneten Anfangsstadium bilden sich nun die verschiedenen Formen der Echinodermlarven hervor, welche als Pluteus, Auricularia, Bipinnaria und Brachiolaria unterschieden werden. Von Vorgängen, die sich während dieser Zeit im Innern abspielen, ist vor allem die Weiterentwicklung der Enterocoelsäckchen ins Auge zu fassen.

„Wir fanden in der jungen Larve zwei Coelomsäckchen zu den beiden Seiten des Ösophagus (Fig. 5 C und F, c). Diese strecken sich nach hinten und schnüren zwei neben dem Magen gelegene Säckchen (Fig. 6 A, B ls, rs) ab. Wir haben dann zwei Paare von Säckchen. Das vordere Paar (vorderes Enterocoel lve, rve) liegt neben dem Ösophagus, das hintere Paar, welches dem Magen seitlich angeschmiegt ist (ls, rs), wollen wir als Somatocoel bezeichnen, weil aus ihm die eigentliche Leibeshöhle des Echinoderms hervorgeht. Die Autoren bezeichnen es meist als hinteres Enterocoel. Das linke vordere Enterocoelsäckchen (Fig. 6 lve) entsendet nun einen kurzen Kanal (Porenkanal Fig. 6 B, po) nach der Rückenwand und mündet mit einem meist ziemlich in der Medianlinie des Rückens gelegenen Porus nach aussen. Dieser Rückenporus oder Hydporus ist als Anlage der ersten primären Durchbohrung der Madreporenplatte zu betrachten“

„Bald sprosst aus dem linken vorderen Enterocoel nach hinten eine neue Knospe hervor (Fig. 6 C, lh). Sie wird zur Hydrocoelanlage, d. h. zur Anlage des Ambulakralgefäßsystems. Frühzeitig nimmt sie hufeisenförmige

Gestalt (Fig. 6 D, lh) an, und wenn das Hufeisen sich zu einem Ringe schliesst, so ist der zirkumorale Gefässring gebildet. Man erkennt auch bald, dass von dem Hufeisen fünf Zipfel hervorwachsen, in denen wir die Anlage der Radiärkanäle des Ambulakralsystems zu erkennen haben. Die Verbindung in welcher das Hydrocoelsäckchen mit dem linken vorderen Enterocoel steht, ist als Anlage des Steinkanal zu betrachten (Fig. 6 D, st). Wir verstehen nun, warum der Steinkanal nicht direkt in der Madreporenplatte ausmündet, sondern vielfach in eine unter dieser Platte gelegene Ampulle. Offenbar haben wir in dieser Ampulle einen Rest des linken vorderen Enterocoelsäckchens (la) zu erblicken. Aber aus diesem Säckchen geht überdies noch der Axial-

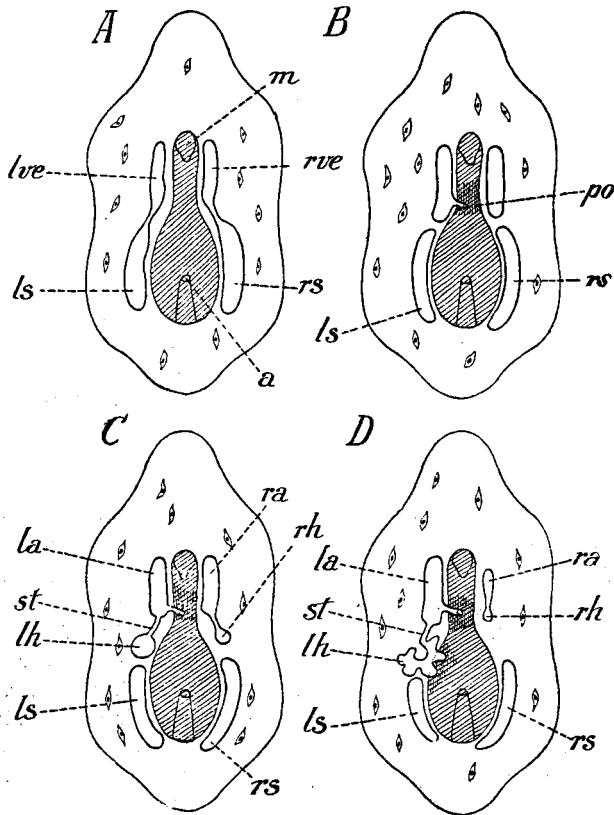


Fig. 6.

Schema der Entwicklung der Coelomsäckchen in einer Echinodermenlarve. Ansicht vom Rücken. a After, la linkes Axocoel, lh linkes Hydrocoel, ls linkes Somatocoel, lve linkes vorderes Enterocoel, m Mund, po Rückenporus, ra rechtes Axocoel, rh rechtes Hydrocoel, rs rechtes Somatocoel, rve rechtes vorderes Enterocoel, st Steinkanal. Nach Heider aus „Kultur der Gegenwart“, Teil 3, Abt. 4, Bd. 2, 1913.

sinus hervor. Wir wollen es von dem Momente an, da sich das Hydrocoel-säckchen von ihm abtrennte, als Axocoelsäckchen bezeichnen.“

„Die gleichen Umwandlungen erfährt wenig später das rechte vordere Enterocoelsäckchen. Auch dieses wird in ein rechtes Hydrocoel (Fig. 6 D, rh) und rechtes Axocoel (ra) gesondert. Doch haben diese Bildungen mehr rudimentären Charakter und scheinen bald zu verschwinden, ohne dass bestimmte Teile des ausgebildeten Echinoderms aus ihnen hervorgingen“

„Wenn wir Fig. 6 C betrachten, so erkennen wir, dass die Coelomanlage der Echinodermlarve aus drei hintereinander liegenden Paaren von Säckchen besteht, welche wir als Axocoel (la, ra), Hydrocoel (lh, rh) und Somatocoel (ls, rs) bezeichnen. Das linke Axocoel mündet durch den Porenkanal dorsalwärts aus. Das linke Hydrocoel ist dem linken Axocoel durch den Steinkanal (st) verbunden. Die beiden Somatocoele umgreifen den Magen. Würden sie ihn völlig umwachsen, so müsste ein in der Medianebene gelegenes Mesenterium zur Ausbildung kommen.“

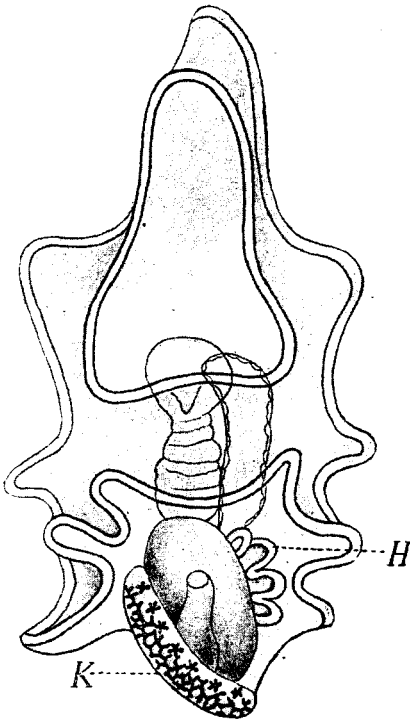


Fig. 7.

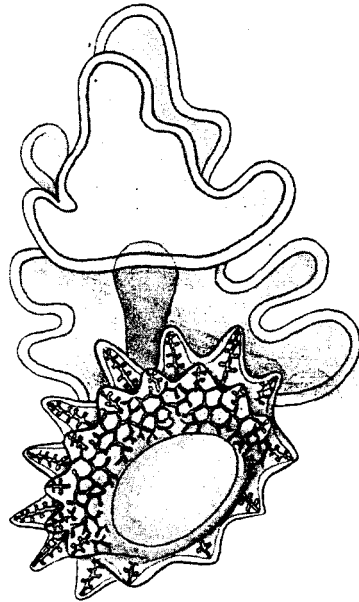


Fig. 8.

Bipinnularlarven mit der Anlage des Seesterns in verschiedenen Stadien. H Wassergefässrosette. K Kalkausscheidung, in der Anlage der antiambulacralen Fläche des Seesterns gelegen. Nach Joh. Müller 1852.

Die ungemein komplizierte Metamorphose, durch welche die Echinodermenlarve in die ausgebildete Form übergeführt wird, findet sich bei Heider nur kurz behandelt; ich schildere sie mit den Worten von Korschelt und Heider:

„Die erste Anlage des Seesterns findet im hinteren Teile des Larvenkörpers statt. Links vom Magen liegt die fünfstrahlige Anlage des Wassergefäßsystems (Fig. 7 H), während auf der rechten Seite des Magens eine Anlagerung von Mesenchymzellen auftritt, in der sich bereits die ersten Skeletteile (Fig. 7 K) ausscheiden. Durch die Wassergefäßrosette wird die ventrale oder ambulakrale Seite des künftigen Seesterns bezeichnet, durch

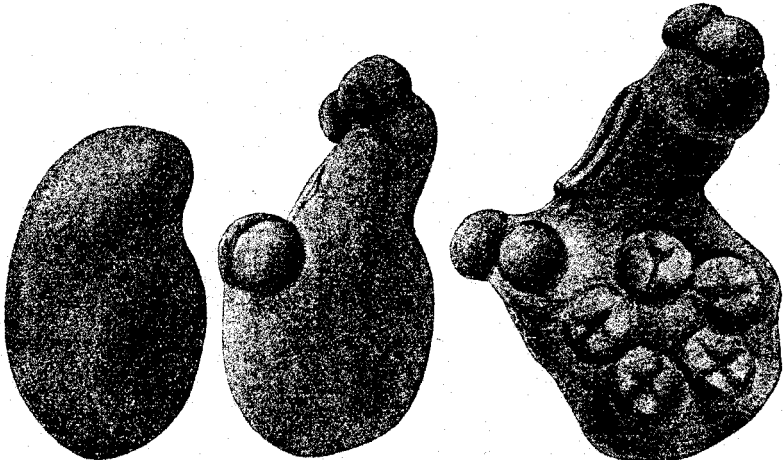


Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

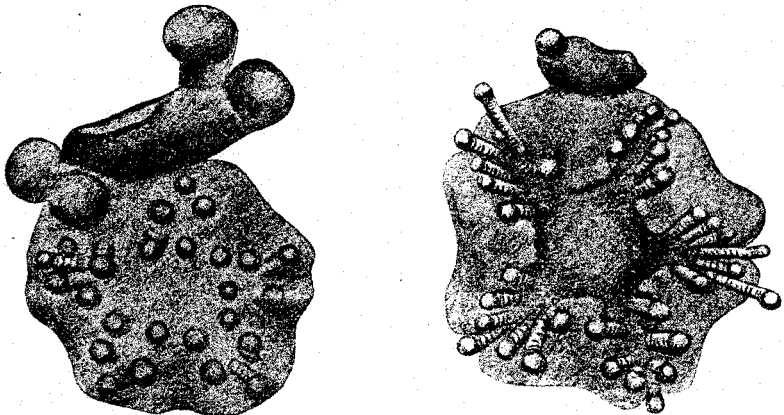


Fig. 12.

Fig. 13.

Fünf Stadien aus der Entwicklung von *Echinaster sepositus* (Gray). Nach Nachtsheim, aus Zool. Anz., Bd. 44, 1914.

die Skelettbildung seine dorsale oder antiambulakrale Fläche. Beide kommen getrennt zur Anlage. Schon sehr früh ist an ihnen der fünfstrahlige Bau des Seesterns zu erkennen. An der ambulakralen Fläche äussert er sich dadurch, dass in der Larvenhaut unmittelbar über den Radialen der Wassergefäßrosette fünf Falten entstehen, an der antiambulakralen Fläche aber lagern sich die Kalkstäbchen in Form eines Fünfecks entsprechend ab. Beiderseits ist mit der Ablagerung der kutisbildenden Mesenchymzellen zu Seiten des Magens zugleich eine Verdickung der Epidermis verbunden. — Das Verständnis dieser Vorgänge wird dadurch erschwert, dass die ambulakrale und antiambulakrale Fläche nicht parallel, sondern beinahe im rechten Winkel gegeneinander geneigt sind. Zwischen beiden liegt der umfangreiche Magen. In der allerdings einem etwas früheren Stadium entsprechenden Fig. 7 sieht man die Wassergefäßrosette (H) zum Teil verdeckt vom Magen, während die Anlage der antiambulakralen Fläche diesem aufliegt. Die letztere entwickelt sich in der Weise weiter, dass sich aus den Kalkkonkrementen eine Anzahl von Platten bildet (vgl. weiter unten), welche eine pentagonale Fläche darstellen. Indem diese sodann in fünf Fortsätze auswächst, wird die Rückenfläche der Arme des Seesterns angelegt. Auf ihr erscheinen warzenförmige Höcker, aus denen später die Stacheln hervorgehen.“

„Auf dieser Stufe kommt der Seestern, wenigstens in bezug auf seine dorsale Aussenseite, der Gestaltung des ausgebildeten Tieres bereits nahe und man sieht ihn der Larve anhängen, deren hinteres Ende er ganz eingenommen hat (Fig. 8). Ihr vorderer Abschnitt ist noch recht wohl erhalten, doch beginnt nunmehr auch dessen Rückbildung. Er verkümmert allmählich, indem seine Substanz durch die als Phagozyten funktionierenden Mesenchymzellen aufgenommen, intrazellulär verdaut und wohl zur Verwendung beim Aufbau des neuen Körpers brauchbar gemacht wird (Metschnikoff). Zugleich mit diesen Vorgängen verringert sich der Umfang des Magens; infolgedessen vermögen sich die beiden getrennt angelegten Flächen des Seesterns einander zu nähern. Sie decken sich und verwachsen schliesslich miteinander“

„Es fragt sich jetzt, in welcher Weise der Larvendarm sich zu dem neugebildeten Seestern verhält. Die älteren Angaben lassen darüber nichts Genaueres erkennen, weshalb wir uns in bezug hierauf an die neueren Untersuchungen von Ludwig über *Asterina gibbosa* halten“¹⁾

¹⁾ Bei den Seesternen finden sich mannigfache Ausnahmen von der typischen Gestaltung der Larven. Dies ist z. B. der Fall bei der erwähnten *Asterina* und ferner bei *Echinaster*, dessen Entwicklung neuerdings (1914) von Nachtsheim untersucht ist. Die Figuren 9—13 habe ich der Mitteilung von Nachtsheim entnommen. Die anfangs kugelförmigen Larven nehmen zunächst ein birnförmiges Aussehen an, mit spitzerem Vorder- und breiterem Hinterende. Bei der in Fig. 9 dargestellten Larve hat sich unterhalb des Vorderendes (oben) eine Delle ausgebildet, das erste Anzeichen der Entwicklung des für die *Echinaster*larve charakteristischen Haftorgans. Die Entwicklung des Haftorgans geht folgendermassen vor sich: „Die Delle vertieft sich, das Vorderende wölbt sich gegen die Delle vor, und unterhalb derselben entstehen

„Bei *Asterina* löst sich der Munddarm der Larve vom Magen ab und hängt als ein nach innen blind geschlossenes Rudiment dem Larvenmunde an. Der Darm ist eine Zeitlang ohne jede Verbindung mit der Aussenwelt. Der definitive Mund des Seesterns wird sodann dadurch gebildet, dass eine Ausbuchtung des Magens gegen die Körperwand vorwächst und schliesslich nach aussen durchbricht. Der Magen selbst wird in den Seestern hinübergenommen Schon früher als die Verbindung des Darms mit dem Munde ist der After obliteriert und erst nach Bildung der Mundöffnung entsteht der neue After.“

Ebenfalls bei der *Pluteus*larve der Ophiuren „legen sich die ambulakrale und antiambulakrale Fläche gesondert an und liefern erst durch ihre Vereinigung den späteren Stern“ (Fig. 14).

Zwischen der Metamorphose der Echiniden und derjenigen der übrigen Echinodermen besteht (nach der Darstellung Metschnikoffs) insofern ein gewisser Unterschied, als „sich hier eine Einstülpung der Larvenhaut bildet, an deren Grunde die erste Anlage des Seeigelkörpers auftritt. So kommt es, dass diese erste Anlage nicht frei zutage liegt, sondern ähnlich wie durch ein Amnion von einer Falte der Larvenhaut überdeckt wird.“

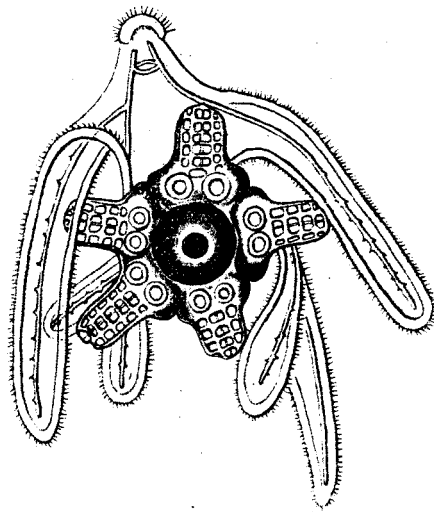


Fig. 14.

Pluteuslarve mit dem jungen Ophiurenstern. Nach Joh. Müller 1848.

zu gleicher Zeit zwei buckelförmige Erhebungen. Auch aus dem vorgewölbten Vorderende differenzieren sich sehr bald zwei solche buckelförmige Erhebungen heraus.“ In Fig. 10 ist das Haftorgan schon nahezu fertig. Der zukünftige Seestern bildet sich aus dem hinteren Teil der Larve. Das Haftorgan wird, nachdem es seine Aufgabe erfüllt hat, resorbiert.

„Die Umbildungsvorgänge des Pluteus in den Seeigel sind folgende: Im Innern des mit vier Armen versehenen Pluteus von *Strongylocentrotus lividus* liegen rechts und links vom Magen die Enterocoelsäcke; das Hydrocoel lagert sich über dem linken derselben und hat die Form einer Retorte, deren Stiel am Rücken der Larve nach aussen mündet (ähnlich in Fig. 15 und 16 von einem Spatangiden, doch liegen bei diesen Formen die Verhältnisse etwas anders). Später, wenn der Pluteus sechsarmig geworden ist, bildet sich über dem Hydrocoel eine Einstülpung der äusseren Haut (Fig. 15). Dieselbe geht hervor aus einer Verdickung der Epidermis, welche sich allmählich einsenkt und mit ihrem Boden schliesslich das Hydrocoel berührt. Der verdickte, scheibenförmige Grund der Hauteinstülpung ist die erste Anlage der Unterfläche des Seeigelskörpers (von J o h. M ü l l e r als „Seeigelscheibe“ bezeichnet).

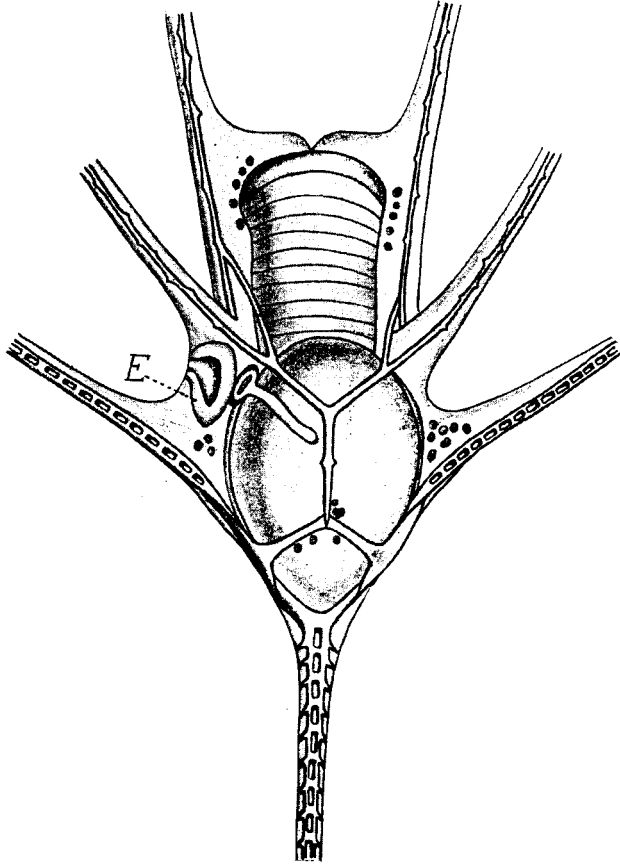


Fig. 15.

Pluteuslarve eines Spatangiden, mit Einstülpung (E) der Larvenhaut. Der Boden der Einstülpung ist die sogenannte Seeigelscheibe. Nach M e t s c h - n i k o f f 1869.

Über sie legen sich die weit schwächeren Seitenteile der Einstülpung als ein amnionartiger Überzug (Fig. 16). Die Einstülpungsöffnung hat sich verengt, bleibt aber erhalten, während bei den Spatangiden später andere Verhältnisse eintreten. — Das Hydrocoel wächst jetzt in fünf Fortsätze aus, und das gleiche tut die Seeigelscheibe, indem sie einen Hautüberzug über jeden der Fortsätze bildet. Dadurch sind die ersten fünf Füßchen des Seeigels entstanden“

„Während der geschilderten Veränderung im Bereich der Seeigelscheibe macht sich auch die erste Andeutung der Rückenfläche des künftigen Seeigels bemerkbar Bei fortschreitender Entwicklung nimmt die Scheibe immer mehr an Umfang zu und dabei erweitert sich auch die Einstülpungsöffnung wieder Zu dieser Zeit beginnt das Larvenskelett zu zer-

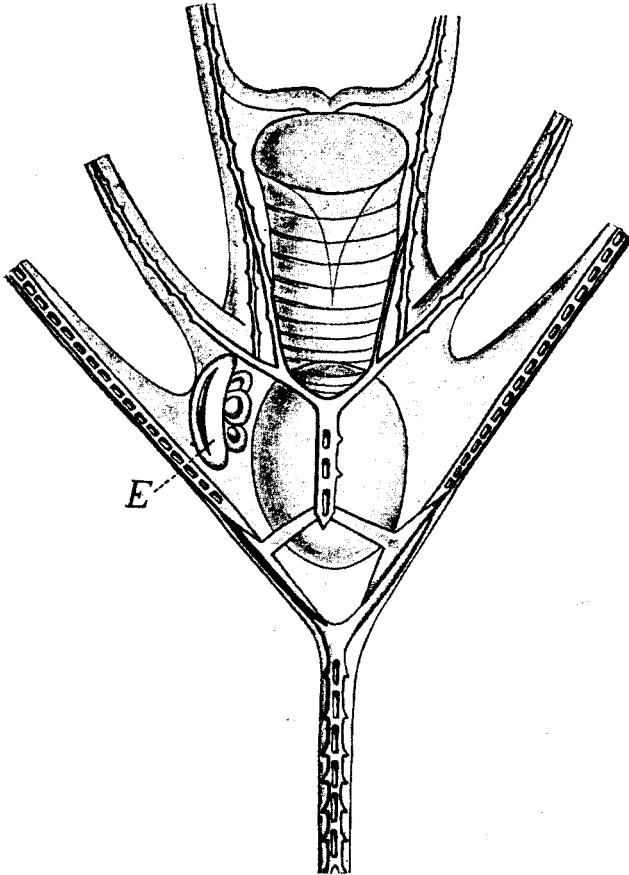


Fig. 16.

Pluteuslarve eines Spatangiden, mit Hauteinstülpung (E), von welcher das Hydrocoel überdeckt wird. Nach Metschnikoff 1869.

fallen und die Pluteusarme werden infolgedessen zurückgebildet. Der Körper nimmt dadurch ungefähr die Form einer Halbkugel an, mit der Scheibe als Basis. Immer mehr hat sich der Umfang der Scheibe vergrößert, und entsprechend wurde auch die Öffnung der Einstülpung erweitert. Die amnion-ähnliche Hülle verstreicht aber dabei allmählich und schliesslich bildet sie nur noch eine Ringfalte, welche den Umfang der Scheibe umgibt und am Ende verschwindet. So scheint auch das „Amnion“ direkt in die Haut des Seeigels überzugehen, und zwar dürfte es denjenigen Teil der Haut liefern, welcher die sohlenartige Bauchfläche mit dem gewölbten Rücken verbindet.“
„Die inneren Larvenorgane gehen in den Seeigel über“

Im folgenden soll nun zunächst untersucht werden, auf welche Weise die Anlagen der ventralen und dorsalen Körperfläche des jungen Seeigels mit männlicher plastosomatischer Substanz ausgestattet werden könnten; es soll die Frage beantwortet werden, wie dies möglich ist, trotzdem das Mittelstück im Beginn der Furchung bald in einer animalen, bald in einer vegetativen Blastomere gefunden wird.

Die Untersuchungen von Vöchting auf botanischem, von Driesch u. a. auf zoologischem Gebiet haben gezeigt, dass das Schicksal einer Zelle oder Zellgruppe bei der Entwicklung durch den Ort bestimmt wird, welchen sie im Keimganzen einnimmt.

Dieser Ort kann nun aber durch Zellgleiten (Cytolisthesis, Roux) geändert werden.

Wir wissen durch zahlreiche entwicklungsmechanische Experimente, dass sich flächenhaft berührende Zellen vielfach gleitende Bewegungen ausführen. Driesch (1892) hat gefunden, dass speziell bei Echiniden Halblastulae, welche aus einer der beiden Blastomeren des Zweizellenstadiums hervorgegangen sind, durch Gleiten der Zellen aneinander zu einer verkleinerten Ganzform geschlossen werden. Garbowski (1905), der Bruchstücke von Echinidenkeimen mit anderen, welche er mit Neutralrot vital gefärbt hatte, zusammenkoppelte, beobachtete an den neuen Individuen im weiteren Verlauf der Furchung regulatorische Prozesse, die auf Umformung und Verlagerung der Blastomeren beruhen. „Die Zellen werden je nach Bedarf verlängert oder zugerundet, zwängen sich unter anderen durch, in das Innere einer Morula geratende Blastomeren bahnen sich den Weg zur Oberfläche, es werden Lücken in klaffenden Wänden der Keime ausgefüllt und dgl. mehr.“

Das Zellgleiten bildet aber nicht nur bei gestörtem, sondern auch bei normalem Entwicklungsgeschehen, wie Korschelt und Heider (1902, S. 230) sagen, einen „bedeutungsvollen Faktor“; man wird nach den genannten Autoren „keine Ontogenie beobachten können, bei der nicht Einschlägiges zur Erscheinung käme“.

Unter diesen Umständen würde es demnach keinen Unterschied machen, welcher Blastomere das Mittelstück des Echinidenspermiums bei der Furchung zuerteilt wird, falls wir nur annehmen dürfen, dass diejenige Zelle, in welcher die supponierte Zerlegung des Mittelstücks eintritt, bzw. ihre Nachkommen, nachträglich durch Zellgleiten an die richtige Stelle gelangen.¹⁾

Dass durch die Cytolisthesis bewirkt werden könnte, dass der sich entwickelnde Urdarm aus Zellen besteht, welche mit Mittelstückssubstanz versorgt sind, ist wohl ausgeschlossen, da die ganze untere Wand der Blastula, wie besonders die Beobachtungen von Boveri (1901, S. 649 und Fig. 37—40) lehren, zur Bildung des Urdarms eingestülpt wird. Dann würden aber auch die Zellen des sekundären Mesenchyms²⁾, welche sich von der Kuppe des Urdarms ablösen, von männlicher plastosomatischer Substanz frei sein müssen. Diese sind es aber, welche nach der Auffassung

¹⁾ Auf botanischem Gebiet hat Krabbe (1886) auf die allgemeine Verbreitung von Zellverschiebungen aufmerksam gemacht, welche er auf „gleitendes Wachstum“ zurückführt. Dieselbe Erscheinung ist später von anderen, neuerdings besonders von Klinken (1914) und Neeff (1914) studiert worden. Letzterer Autor schreibt in seiner „Zusammenfassung der Ergebnisse“ S. 541—542: „Die Zellen zeigen durch ihre Wachstumsbewegungen eine relative Selbständigkeit innerhalb des Gewebeverbandes. Indem die einzelnen Zellen aus dem festen Verband der Nachbarzellen sich loszulösen und auf der Nachbarzellwand in ziemlich grosser Ausdehnung zu gleiten vermögen, . . . offenbaren sie eine gewisse Unabhängigkeit von den Nachbarzellen. Dieser selbständigen Funktion der Zelle, als Elementarorganismus betrachtet, tritt . . . sofort ihre Abhängigkeitsbeziehung zum Organismus gegenüber, die sie als Teil eines Ganzen beherrscht: das polare Wachstum. Die Zelle als Glied des Organismus führt ihre Bewegungen nicht willkürlich, sondern nach gesetzmässigen Wechselbeziehungen im Organismus in bestimmter Richtung aus.“

²⁾ Bei Echiniden scheiden noch vor dem Auftreten der Urdarmeinstülpung am vegetativen Pol der Blastula Zellen aus dem Epithelverband aus, die das sog. primäre Mesenchym bilden, aus welchem nach Boveri das Larvenskelett hervorgeht.

der meisten Autoren das „Bindegewebe, Skelettgewebe und die Blutlakunen des ausgebildeten Tieres“ entstehen lassen.

Meines Erachtens wäre nun aber zu untersuchen, ob nicht noch auf viel späteren Stadien der Entwicklung eine neue (tertiäre) Mesenchymbildung einsetzt. Vielleicht erfolgt sie von der „Seeigelscheibe“ sowie von demjenigen Ektodermbezirk aus, welcher zur Rückenfläche des jungen Seeigelkörpers wird. Auf eine weitere Möglichkeit für die Entstehung eines tertiären Mesenchyms komme ich unten zurück.

Obwohl nun der Larvendarm und damit auch die Anlage des Vasoperitonealsystems ursprünglich aus Zellen besteht, welche keine männliche plastosomatische Substanz enthalten, so könnte doch in dieser Beziehung später eine Änderung eintreten.

Im Lauf der Entwicklung kommt es häufig vor, dass alte Organe zugrunde gehen und durch neue ersetzt werden.

Kleinenberg (1886, S. 216) spricht in diesem Fall von einem Wechsel oder einer Substitution der Organe. „Das nachfolgende Organ lässt sich in keiner Weise morphologisch von dem vorhergehenden ableiten, aber jenes hatte dieses zur genetischen Voraussetzung, es konnte nur in einem gerade so angeordneten Organismus entstehen und ist allein durch das Vorhandensein eines früheren, später aufgelösten, geordneten Zustandes erklärlich.“ Kleinenberg (S. 223) bezeichnet sogar als „theoretisch möglich, dass die endgültige Organisation eines Tieres allein auf Substitutionen beruht“, und vermutet schon (S. 217) speziell von der Umwandlung der Echinodermlarve in das definitive Tier, dass sich dabei „ziemlich ausgedehnte Substitutionen vollziehen“.

Eine der Substitution nahe verwandte Erscheinung ist diejenige der Grenzverschiebung oder Methorisis (von $\mu\epsilon\tau\acute{\alpha}$ und $\acute{o}\rho\omicron\varsigma$ = Grenze). Schimkewitsch (1908, S. 585) versteht darunter folgendes. „Entsteht ein Organ aus zwei Anlagen verschiedener Herkunft, welche oft verschiedenen Keimblättern angehören, so kann die Grenze zwischen diesen beiden Anlagen, infolge des Überhandnehmens der einen derselben und der gleichzeitigen Abnahme der anderen, nach der einen oder der andern Richtung hin verschoben werden. Es ist nun wohl denkbar, dass die eine Anlage schliesslich völlig durch die andere verdrängt

werden kann, und dass das Organ gemischter Herkunft dann zu einem gleichgearteten Organ wird.“

Man hat nach Schimkewitsch zwei Kategorien von Methorisis zu unterscheiden. Bei der ersten Kategorie erfolgt

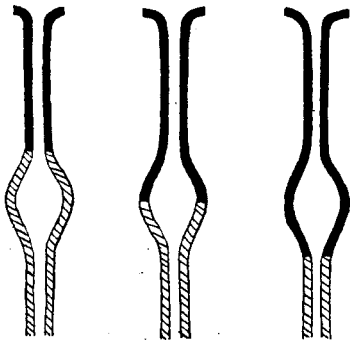


Fig. 17.

Schematische Darstellung der Methorisis. Nach Schimkewitsch 1908.

die allmähliche Ersetzung der einen Anlage durch die andere auf die Weise, dass die ersetzende Anlage ihre ursprünglichen morphologischen Charaktere beibehält; in diesem Fall wird ein Teil der Funktionen der ersetzten Anlage auf die neue Anlage übergehen müssen. Bei der zweiten Kategorie gleicht die ersetzende Anlage der ersetzten (Fig. 17); es findet ein voller Ersatz der verdrängten Teile, nicht nur in morphologischer, sondern auch in physiologischer Hinsicht statt.

Es scheint mir nun sehr wohl möglich, dass der Magen-Darmkanal des späteren Echinoderms unter gänzlicher Verdrängung des Larvendarms durch Substitution oder Methorisis neu entstehen könnte. Der definitive Mund liegt inmitten der zur oralen Körperhaut werdenden Seeigelscheibe. Der Magen-Darmkanal der Larve verliert nach Beginn der Metamorphose seine Verbindung mit der Aussenwelt. Mund und Anus der Larve gehen nicht in die entsprechenden Bildungen des erwachsenen Tieres über. Der Ösophagus des jungen Seeigels bildet sich von dem definitiven Mund aus in Form einer Einstülpung, welche mit einem Auswuchs des Magens zusammentrifft (Mac Bride 1903, S. 310—311). Die Afteröffnung entsteht sehr spät, bei *Echinus microtuberculatus* erst, nachdem der junge Seeigel einen Durchmesser von ca. 6 mm erreicht hat (Bury 1895, S. 82 und Mac Bride 1903).

Auf dem Wege der Substitution oder der Methorisis könnte nun auch die Epithelbeschaffenheit des Vasoperitonealsystems geändert werden.

Das linke Coelomsäckchen öffnet sich schon auf einem sehr frühen Stadium (nach Mac Bride bei *Echinus esculentus* am vierten Tage) durch den „Wasserporus“ an der Rückenfläche der

Larve im Bereich desjenigen Ektodermbezirkes, welcher zur dorsalen Fläche des definitiven Echinoderms wird¹⁾ (vgl. die nebenstehende Figur 18 nach Metschnikoff). Erst viel später (bei *Echinus esculentus* am neunten Tage) teilt es sich in eine vordere und hintere Hälfte (linkes vorderes Enterocoel und linkes Somatocoel). Demnach besteht die Möglichkeit, dass das Epithel des linken Coelombläschens bis zum Eintritt der Teilung in ein linkes vorderes Enterocoel und ein linkes Somatocoel auf dem Wege der Methorisis vom Ectoderm der larvalen Rückenfläche aus neu gebildet wird.

Da linkes und rechtes Somatocoel sehr bald ineinander übergehen, können auch die Zellen, welche das rechte Somatocoel auskleiden, durch Substitution bezw. Methorisis einen anderen Charakter annehmen. Dagegen kann in der Epithelbeschaffenheit derjenigen Bildungen, welche aus dem rechten vorderen Enterocoelsäckchen hervorgehen, kein Wechsel eintreten. Diese haben aber, wie wir gesehen haben, „mehr rudimentären Charakter und scheinen bald zu verschwinden, ohne dass bestimmte Teile des ausgebildeten Echinoderms aus ihnen hervorgehen“.

Schliesslich sei noch auf die Möglichkeit hingewiesen, dass ein tertiäres Mesenchym durch Knospung vom Vasoperitonealepithel neu gebildet wird, nachdem dieses letztere seine Natur geändert hat.

Auf diese Weise glaube ich als vorstellbar erwiesen zu haben, dass sämtliche Zellen des definitiven Seeigels mit männlicher plastosomatischer Substanz versorgt sind. Dabei habe ich nichts anderes getan, als zwei allgemein gültige embryo-

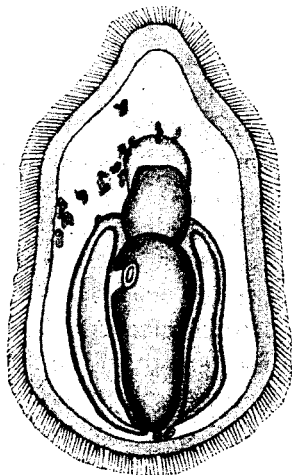


Fig. 18.

Seesternlarve (von der Rückenfläche gesehen), an der man bereits den Rückenporus erkennen kann. Nach Metschnikoff 1869.

¹⁾ Heider hat bei der oben reproduzierten bildlichen Darstellung, welche er von der Entwicklung der Coelomsäckchen gibt, auf dieses zeitliche Verhältnis keine Rücksicht genommen.

logische Prinzipien, dasjenige der Cytolisthesis und dasjenige der Substitution bzw. Methorisis, auf die Entwicklung der Echiniden angewandt.

Wie sich mir herausgestellt hat, ist meine Hypothese ferner im Grunde eine ganz alte, welche ich in ein neues Gewand gekleidet habe. Die Metamorphose der Seesterne, Ophiuren und Seeigel ist, wie wir gesehen haben, schon vor langer Zeit von Joh. Müller und Carus als ein mit Knospung einhergehender Generationswechsel aufgefasst worden. Wenn nun der Generationswechsel darin besteht, dass „die Entwicklung durch das Einschleichen neuer Zwischenreihen unterbrochen wird, und dass also die Entwicklung mit Generationswechsel sich von der mit Metamorphose durch das Auftreten neuer Keime unterscheidet“ (Carus 1849; vgl. auch denselben 1856, S. 6), so würde bei den genannten Echinodermen, falls ihre Ontogenese in der oben skizzierten Weise verläuft, in der Tat ein Generationswechsel vorliegen. Meine Hypothese gibt aber erst eine Erklärung dafür, worin das Besondere der „neuen Keime“ besteht, und zugleich eine Rechtfertigung für ihr Auftreten.

Im Gegensatz zu den Seesternen, Ophiuren und Seeiegeln entwickeln sich andere Echinodermen, wie z. B. die Holothurien und das pentakrinoide Stadium von Comatula, durch direkte Umformung der Larvengestalt. Bei diesen müsste demnach die plastosomatische Substanz, welche von dem Spermium in das Ei hineintransportiert wird, bei der ersten Furchungsteilung ebenso wie z. B. bei *Ascaris* auf beide Blastomeren verteilt werden.

Ein Übergang der männlichen plastosomatischen Substanz in eine der beiden ersten Furchungszellen, wie ich ihn bei Echiniden gefunden habe und bei Seesternen und Ophiuren bestimmt annehme, könnte dagegen möglicherweise auch noch in anderen Tierklassen, z. B. bei den Heteronemertinen und bestimmten Gephyreen, zur Beobachtung kommen.

Bei den Heteronemertinen, auf welche ich in diesem Zusammenhang schon 1912, 2, S. 117 hingewiesen habe, geht aus dem Ei die als *Pilidium* und *Desors* Typus bekannte Larvenform hervor. Der Wurm legt sich mit Hilfe von Ektodermeinstülpungen an, die in der Umgebung des Mundes auftreten und später als Kopf- und Rumpfscheiben den Darm umwachsen. Das Ektoderm der Larve geht bei der Metamorphose zugrunde und die Nemertine

schlüpft, nach dem Ausdruck von Bürger, aus dem Pilidium wie aus dem Ei.

In ähnlicher Weise wird bei bestimmten Gephyreen (*Sipunculus*) ein grosser Teil des Larvenektoderms zur Bildung einer Embryonalhülle (*Serosa*) verwandt, welche von dem fertigen Tier abgeworfen wird.

Es ist nun von grösstem Interesse, dass die Larvenhaut der Nemertinen und Gephyreen schon 1908 von Hubrecht als ein Vorläufer des Trophoblasten der Säugetiere angesprochen worden ist, dessen Zellen nach der Hypothese von Van der Stricht, Lams und Henneguy gleichfalls keine männliche protoplasmatische Erbmasse führen.

b) Die an meiner Seeigelhypothese geübten Kritiken.

Ich beginne damit, die Berechtigung des Zweifels zu erörtern, welcher von C. Rabl (1915) und Held (1916) an der Richtigkeit meiner Deutung des sog. Mittelstücks des Echinidenspermiums geäussert worden ist.

C. Rabl ist gleich mir der Überzeugung, dass geformte Bestandteile des Protoplasmas bei der Vererbung mitwirken und hält es speziell für wahrscheinlich, dass den Plastosomen bei der Befruchtung von *Ascaris* eine wichtige Rolle zukommt; er bezeichnet es aber in einer Anmerkung zu S. 131 als fraglich, „welchem Teil eines Spermatozoons von *Ascaris* das sogenannte Mittelstück eines Echinidenspermiums entspricht“. „Letzteres“, heisst es daselbst, „enthält wohl sicher nicht das Zentrosoma, wie man eine Zeitlang glaubte. Mit voller Sicherheit geht dies aus den schönen Beobachtungen von Retzius (*Biologische Untersuchungen* 1912, XV) und Meves (*Arch. f. mikr. Anat.* 1912) hervor¹⁾. Könnte nicht vielleicht der Anfang des Schwanzes eines Echinidenspermatozoons dem Hals plus Verbindungsstück eines Säugetierspermatozoons entsprechen? Dabei bleibt aber immer noch die Frage offen: was ist das sogenannte Mittelstück des Spermatozoons eines Echiniden, und was hat es für eine Bedeutung? Die Bedeutung, die man ihm früher zuschrieb, hat es gewiss nicht; auch nicht die, die Meves vermutete. — Die

¹⁾ Zu der Anführung von Retzius vergl. das unten auf S. 126 Gesagte.

Spiralhülle des Verbindungsstückes eines Säugetierspermatozoons entsteht bekanntlich nach Brunn und Benda (neuerdings durch Duesberg bestätigt) aus der Aneinanderreihung oder Verschmelzung kleiner protoplasmatischer Körner (Brunnscher Körner oder Mitochondrien von Benda). Wenn dieses Stück bei der Befruchtung mitverwendet wird, so gelangen durch dasselbe bestimmt geformte Gebilde des Protoplasmas, die man mit dem allgemein von Arnold gebrauchten Namen Plasmosomen bezeichnen kann, in das Ei. Existiert nun an der Schwanzwurzel eines Echinidenspermatozoons etwas, was mit diesen zwei Abschnitten eines Säugetierspermatozoons verglichen werden kann und vor allem: existiert ein Homologon des Spiralfadens des Verbindungsstückes?“

Abgesehen davon, dass es „Zentrosomen“ in der Spermatide und am Spermium überhaupt nicht gibt, sondern nur Zentriolen, und dass es unzulässig ist, die v. Brunnschen Körner, Mitochondrien oder Plastochondrien mit dem Arnoldschen Namen Plasmosomen zu bezeichnen, unterliegt es nun aber nicht dem geringsten Zweifel, dass das Homologon des Spiralfadens bei Säugetieren das sog. Mittelstück bei Echinus ist.

Die plastosomatische Natur dieses Mittelstückes ist längst in einwandfreier Weise erwiesen worden. Zuerst hat es Pictet (1891, S. 95) als einen „Nebenkern“ im Sinne von v. la Valette St. George angesprochen. Von letzterem Gebilde wissen wir, dass es durch eine Vereinigung von Körnern entsteht, von denen ich (1900) gezeigt habe, dass sie mit Mitochondrien oder Plastochondrien identisch sind. Pictet selbst hatte bereits gefunden, dass das Mittelstück des Echinidenspermiums durch Verschmelzung einer Anzahl stark lichtbrechender Körnchen gebildet wird. Auch Field (1895, S. 252) beschreibt, dass im Protoplasma der Spermatide kleine Granula verstreut sind, welche zu immer grösseren verschmelzen, bis sie eine geringe Anzahl von stark lichtbrechenden Kügelchen bilden, die sich schliesslich zu einer einzigen Masse, dem Mittelstück, vereinigen. Nach beiden Autoren sollen nun allerdings die von ihnen beobachteten Körner von den Fasern der letzten Reifungsspindel abstammen. Ich habe mich aber 1912, 2, S. 101 davon überzeugt, dass diese letztere Angabe nicht zutrifft, dass die Körner vielmehr Plastochondrien darstellen.

Zu dem gleichen Resultat wie ich selbst, dass das Mittel-

stück als ein echter Nebenkern aufgefasst werden muss, ist auch Retzius (1910, S. 62) auf Grund seiner weit ausgedehnten vergleichend-morphologischen Studien über den Aufbau der Spermien gekommen.

Eine andere Bildung, welche mit der Spirale des Säugetiersamenfadens homologisiert werden könnte, existiert am Echinuspermium nicht.

Nach Held (1916, S. 204) hat „der Mevessche Befund bei *Parechinus miliaris*, wonach das Mittelstück der Spermie nur in die eine der beiden ersten Blastomeren und anscheinend in völlig unverändertem Zustand übergeführt wird, nicht erwiesen, dass dieses so ungegliederte und allein gefärbte Gebilde des Mittelstückes auch das ganze wirkende Spermioplasma repräsentiert“. „Wenn sich ausschliessen lässt erstens, dass die Seeigelspermie keine den *Ascaris*-Mikrosomen z. B. vergleichbare Granula enthält, und dass zweitens die Altmannsche Fuchsfärbung niemals heterogene Gebilde in sonst homologen Zellen darstellt, so wäre erst dann eine eindeutige Schlussfolgerung gegeben.“

Die von Held beschriebenen „Mikrosomen“ des *Ascaris*-Spermiums sind nun aber nach meiner Überzeugung wahrscheinlich weiter nichts als ein Trugbild, welches durch Färbung der protoplasmatischen Grundsubstanz (oder Niederschlagsbildung, siehe oben) zustande gekommen ist. Davon abgesehen lässt sich am Echinusspermium nicht die geringste Spur von Grundsubstanz, welche Träger von „Mikrosomen“ sein könnte, nachweisen; dass aber der Schwanzfaden selbst „wirkendes Spermioplasma“ repräsentieren sollte, ist mir unwahrscheinlich. Dagegen lässt sich ganz gewiss nicht ausschliessen, „dass die Altmannsche Fuchsfärbung niemals heterogene Gebilde in sonst homologen Zellen darstellt“. Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie beweisen aber, wie gesagt, dass das Mittelstück des Echinusspermiums dem Nebenkern von *v. la Valette* St. George homolog ist.

Andere Autoren lehnen eine Beteiligung des Mittelstücks bei der Vererbung auf Grund der von mir mitgeteilten Beobachtungen ab oder bezeichnen sie wenigstens als unwahrscheinlich.

Nach G. Hertwig (1912, S. 237—238) „ist zuzugeben, dass für einen Anhänger der Übertragung erblicher Charaktere durch

das Spermaprotoplasma die gleichmässige Verteilung desselben auf die Blastomeren eine notwendige Annahme ist“.

„In einer soeben erschienenen Arbeit hat nun aber Meves den ausserst wichtigen Nachweis führen können, dass das Mittelstück des Seeigelspermatozoons bei der ersten Teilung nicht gleichmässig auf die beiden ersten Blastomeren verteilt wird, sondern nur in eine der beiden Furchungszellen zu liegen kommt. Ja, es scheint fast, als ob es auch bei der nächsten Teilung nicht gleichmässig verteilt würde. Doch stehen hierüber die endgültigen Untersuchungen noch aus. Auf jeden Fall aber sind die Beobachtungen von Meves, der als Anhänger der Lehre, dass die Plastochondrien erbliche Eigenschaften übertragen, gerade die gleichmässige Verteilung des Spermaplasma auf die Blastomeren nachweisen wollte, höchst bemerkenswert. Sie zeigen mit absoluter Sicherheit, dass das Spermaplasma nicht als Idioplasma anzusprechen ist, dass allein der Spermakern die väterlichen Eigenschaften überträgt, die in den zahlreichen beim Seeigel angestellten Bastardierungsversuchen zutage treten. Somit sind die Untersuchungen von Meves ein neuer wichtiger Beweis für die Richtigkeit der von O. Hertwig und Strasburger aufgestellten Theorie: „Die Kernsubstanzen sind allein die Träger des Idioplasma“.

In bezug auf die letztere Folgerung kann ich G. Hertwig nun allerdings nicht beistimmen, wohl aber darin, dass von allen Bestandteilen des Spermiums nur der Kern auf die Gestaltung des Pluteus (nicht aber des Seeigels!) Einfluss besitzt; denn nur die Kerne, nicht aber die Plastosomen, sind in allen Zellen des Pluteus männlich und weiblich zugleich. Treten also, wie es bei der Kreuzung einiger Echinidenarten der Fall ist, Plutei auf, welche in bezug auf die Skelettstruktur gemischten Vererbungstypus zeigen (im allgemeinen tragen ja die Bastardlarven den mütterlichen Charakter zur Schau!), so können die hier zum Vorschein kommenden Merkmale nur durch den Kern übertragen sein.

Ebenso wie G. Hertwig sucht auch O. Hertwig (1912 bis 1916) die Tatsache, dass das Mittelstück bei der ersten Furchungsteilung in die eine der beiden ersten Blastomeren übergeht, als einen Beweis dafür zu verwerten, dass der Kern der alleinige Vererbungsträger sei.

In der „Allgemeinen Biologie“ von O. Hertwig (vierte Aufl. 1912) heisst es auf S. 404: „Von den Gegnern der Idioplasmakerntheorie ist häufig als Einwand geltend gemacht worden, dass kein Grund vorliege, dem Kern vor dem Plasma einen Vorzug einzuräumen, da die im Mittelstück und kontraktile Faden enthaltene protoplasmatische Substanz sich bei der Befruchtung doch auch dem Eiplasma beimische und sich vermehren und auf alle Tochterzellen verteilen könne, wenn sich dies auch nicht direkt habe beobachten lassen. Der Einwand ist jetzt hinfällig geworden. In einer wichtigen, mit zuverlässigen Methoden ausgeführten Untersuchung der Befruchtung des Seeigelleies hat Meves festgestellt, dass das aus Chondriosomen entstandene Mittelstück des Samenfadens sich nach seinem Eindringen unverändert erhält und während der ersten Teilung nur in eine der beiden Tochterzellen gerät. Während also die Kernsubstanz äquivalent auf alle Tochterzellen verteilt wird, ist dies ganz sicher bei den übrigen Bestandteilen des Samenfadens nicht der Fall. Schon jetzt steht nach der zuverlässigen Beobachtung von Meves, der selbst das Gegenteil erwartet hatte und beweisen wollte, fest, dass wenigstens die Hälfte aller Zellen der Seeigellarve vom Mittelstück keine Substanz besitzt. Es erscheint aber auch sehr fraglich, ob überhaupt bei den Deszendenten der Tochterzelle, welche das Mittelstück erhalten hat, eine gleichmässige Verteilung desselben stattfindet. Vorderhand erscheint dies jedenfalls sehr unwahrscheinlich. Hoffentlich werden auch über diesen Punkt die weiter fortgesetzten Untersuchungen von Meves bald die gewünschte Aufklärung bringen.“

In ähnlicher Weise hat sich O. Hertwig auch in seinem neuerdings (1916) erschienenen Werk „Das Werden der Organismen“ ausgesprochen.

„Zugunsten der Kernidioplasmatheorie“, sagt er daselbst S. 123, „ist ferner auch eine Art von apagogischem Beweis, d. h. ein Beweis e contrario, mit aufzuführen. Er betrifft den von gegnerischer Seite häufig erhobenen Einwand, dass kein Grund vorliege, dem Kern vor dem Plasma einen Vorzug einzuräumen; denn die im Mittelstück und kontraktile Faden des Spermatozoon enthaltene protoplasmatische Substanz mische sich bei der Befruchtung doch auch dem Eiplasma bei, sie könne sich vermehren und auf alle Tochterzellen verteilen, wenn sich dies auch nicht direkt habe beobachten lassen.“

Auch dieser Einwand ist nach dem gegenwärtigen Stand der exakten Forschung hinfällig geworden. Denn es ist jetzt durch Beobachtung an einzelnen tierischen Objekten sichergestellt, dass Mittelstück und Faden des Spermatozoon bei der Vererbung keine Rolle spielen können.

In einer wichtigen, mit zuverlässigen Methoden ausgeführten Untersuchung der Befruchtung der Seeigelleier hat Meves nachgewiesen, dass der aus Chondriosomen bestehende Teil vom Mittelstück des Samenfadens sich nach seinem Eindringen unverändert im Ei erhält und während der ersten Teilung nur in eine der beiden Tochterzellen gerät. Dasselbe wiederholt sich auch noch in einer ganzen Reihe der nächstfolgenden Teilungen. Das Mittelstück nimmt auch jetzt noch am Vermehrungsprozess der Zellen nicht teil und wird als ganzes immer nur in eine der beiden Tochterzellen aufgenommen. Während also die Kernsubstanz äquivalent auf alle Tochterzellen verteilt wird, ist dies ganz sicher bei den übrigen Bestandteilen des Samenfadens nicht der Fall. Wenn das Ei z. B. in 32 Zellen zerfallen ist, findet man nur in einer von ihnen das Mittelstück. An der Richtigkeit dieser Untersuchungen ist um so weniger zu zweifeln, als Meves sie unternommen hatte in der Erwartung, das Gegenteil durch sie beweisen zu können.

Was ferner das Schicksal der kontraktile Geißel des Samenfadens im Ei betrifft, so liegen hierüber zwei Angaben von Van der Stricht und Lams vor. Der eine hat am Ei der Fledermaus, der andere am Ei des Meerschweinchens nachgewiesen, dass der Schwanz des Samenfadens noch längere Zeit nach der Befruchtung bestehen bleibt und bei der ersten Teilung gleichfalls nur einer der beiden ersten Tochterzellen zugeteilt wird. In meinen Augen sind derartige Beobachtungen, denen sich jetzt, wo die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet ist, wohl bald ähnliche anreihen werden, ein wichtiger indirekter Beweis dafür, dass die Bedeutung eines Idioplasma nur der Kernsubstanz zukommen kann. Denn alle übrigen Substanzen, die noch im Samenfaden vorkommen, wenn wir von dem in mancher Hinsicht noch rätselhaften Zentrosom absehen, erfüllen schon von vornherein nicht die Grundbedingung, die man an eine Vererbungssubstanz stellen muss, nämlich die Bedingung, dass sie bei der Zellteilung auf die Embryonalzellen gleichmässig verteilt wird.

Zu der Stellungnahme von O. Hertwig hat sich nun schon C. Rabl (1915, S. 131) folgendermassen geäussert. Er bemerkt zunächst, dass ihm hinsichtlich meiner Ergebnisse über das Verhalten des Mittelstückes des Echinidenspermatozoons bei der Befruchtung (1912) weitere Untersuchungen notwendig scheinen. „Jedenfalls“, fährt er fort, „ist es verfrüht, jetzt schon ein bestimmtes Urteil darüber abzugeben; und so kurzer Hand, wie dies von O. Hertwig in der neuesten Auflage seiner Allgemeinen Biologie geschehen ist, ist die Frage sicher nicht zu entscheiden“.

In der Tat lehnt O. Hertwig eine Mitwirkung des Mittelstückes bei der Vererbung ja lediglich deshalb ab, weil das „Idioplasma“ auf die beiden ersten Blastomeren gleichmässig verteilt werden müsse. Was nun zunächst die Forderung anlangt, dass die Verteilung eine „gleichmässige“ sei, so bitte ich hierzu meine früheren Ausführungen 1908, S. 854 und folgende zu vergleichen.

Meines Erachtens genügt es ferner, wenn die protoplasmatische Erbmasse bei der Furchung dem Plasma derjenigen Blastomeren beigemengt wird, welche dem definitiven Tier Entstehung geben. Es könnte als eine Verschwendung des kostbaren Plastosomenmaterials erscheinen, welches an den Spermien der meisten Tiere nur in sehr geringer Menge vorhanden ist, wenn z. B. bei Heteronemertinen und Sipunculus die Zellen der Larvenhaut, bei Säugtieren diejenigen des Trophoplasten damit ausgestattet würden.

Dass das Mittelstück des Echinidenspermiums bis mindestens zum 32 = Zellenstadium unverändert weitergegeben wird, spricht nach meiner Ansicht mehr für als gegen meine Hypothese; denn sie wäre kaum durchführbar, wenn eine Zerlegung des Mittelstücks schon viel früher eintreten würde.

Will man meine Hypothese zurückweisen (vielleicht, weil man sich innerhalb der Grenzen der Beobachtung halten will), so wird man wenigstens zugeben müssen, dass das Verhalten des Mittelstücks bei der Befruchtung des Seeigeleies nicht als ein Beweis *e contrario* zugunsten der „Kernidioplasmatheorie“ angeführt werden kann. Wir würden dann hier höchstens ein „non liquet“ aussprechen dürfen.

Buchner (1913) wiegt zunächst die „Chromidienlehre“ und die „Mitochondrienlehre“ gegeneinander ab.

„Was man früher in manchen Punkten der Chromidienlehre mit Recht vorwerfen konnte, gilt heute in vollem Maße für die Mitochondrienlehre, die in einer vom Kern stets unabhängigen spezifischen Substanz im Plasma eine Struktur von prinzipieller Bedeutung für die Funktion der Zelle, für die histologische Differenzierung, für die Vererbung väterlicher und mütterlicher Eigenschaften sieht. Hat die Chromidienlehre die dem Plasma *a priori* inwohnenden Strukturen vernachlässigt, so tut dies heute in gesteigertem Maße die Mitochondrienlehre mit der Funktion des Kerns. Hat diese manches vereint, was heterogener Natur ist, so schablonisiert jene heute in ungleich höherem Maße. Man hat denen, die den Kernaustritt von Chromatin beschrieben haben, eine nicht genügende Färbetechnik vorgeworfen; heute mehren sich die Stimmen, die die Bendasche Methode, auf die sich die Identität aller Mitochondrien und ihre Unabhängigkeit vom Kern stützt, als eine hierfür sehr ungeeignete, weil keineswegs selektive Färbung bezeichnen, in bedenklicher Weise.“

Nachdem Buchner so seinem Herzen Luft gemacht und der „Mitochondrienlehre“ im allgemeinen seine Meinung gesagt hat, fährt er folgendermassen fort: „Und ich glaube endlich nicht, dass je die Chromidienlehre so gewaltsam ihre Be-

funde der Theorie zuliebe gedeutet hat, wie Meves dies tut, wenn er annimmt, dass aus einer Seeigelblastomere nur larvale, bei der Metamorphose resorbierte Organe, aus der anderen das definitive Tier wird, nur weil er selbst beobachtete, dass die väterlichen mitochondrialen „Vererbungsträger“ stets nur in eine Blastomere gelangen. Gerade dieses Objekt ist ein klassisches Beispiel für ein harmonisch-äquipotentielles System der formbildenden Faktoren, und die Entwicklungsgeschichte lehrt uns, dass Mesenchym, Coelom und Darm je zur Hälfte aus einer der ersten Furchungblastomeren gebildet werden.“

Den Vorwurf, dass ich den Übergang des Mittelstücks in die eine der beiden Blastomeren „gewaltsam der Theorie zuliebe“ gedeutet hätte, kann Buchner nur erheben, weil er den Wert der Plastosomen unterschätzt. Meinerseits bin ich der Überzeugung, dass diese Gebilde im Leben der Zelle und bei der Befruchtung eine mindestens ebenso wichtige Rolle spielen wie der Kern. Finden wir, dass die männliche plastosomatische Substanz bei der ersten Furchungsteilung in die eine der beiden Blastomeren übergeht, so müssen wir uns mit unserer Theorie dieser Tatsache anpassen.

Dass von den beiden ersten Blastomeren diejenige, welche das Mittelstück erhält, direkt zum definitiven Tier wird, ist niemals meine Meinung gewesen, wie Buchner zu glauben scheint, sondern ich habe schon 1912, 2 angenommen, dass das Mittelstück bei der Furchung zunächst weitergegeben wird.

Wenn Buchner ferner betont, dass das Seeigelei ein „klassisches Beispiel für ein harmonisch-äquipotentielles System der formbildenden Faktoren“ sei, so verstehe ich nicht, wie dieser Umstand einen Einwurf gegen meine Hypothese abgeben könnte; denn, wenn tatsächlich sämtliche Zellen der Seeigelblastula hinsichtlich ihrer „prospektiven Potenz“ untereinander gleich, d. h. in bezug auf ihr Entwicklungsvermögen gleichwertig sind, so erscheint es mir erst recht gleichgültig, welcher Blastomere das Mittelstück bei der Furchung zuerteilt wird. Ich gebe jedoch zu, dass meine ursprüngliche Annahme (1912, 2), der Darm der Echinidenlarve könne über eine der „Macromeren“ männliche plastosomatische Substanz beziehen, von vornherein als unwahrscheinlich zu bezeichnen war.

Buchner schreibt schliesslich, dass er bei der Lektüre der letzten eingehenden Zusammenfassung der „Mitochondrienlehre“ (gemeint ist das

Referat von Duesberg (1912), in welchem Buchner an verschiedenen Stellen Ungenauigkeit der Beobachtung und der Berichterstattung über fremde Arbeiten vorgeworfen wird) das Gefühl gehabt habe, „dass dieser Forschungszeitung unter Vernachlässigung der Wirbellosenzytologie zu einem Kapitel der Histologie der Anatomen erstarrt!“ Dass es seit Flemming und Altmann bis in die neueste Zeit hinein in erster Linie Vertreter der menschlichen Anatomie gewesen sind, welche dieses Gebiet bearbeitet haben, ist nun ja allerdings richtig. „Vernachlässigung der Wirbellosenzytologie“ kann man ihnen aber gewiss nicht zum Vorwurf machen, (von meinen eigenen und Duesbergs Schriften z. B. beschäftigen sich die Mehrzahl mit Wirbellosen). Und um zu sehen, wie wenig dieser Forschungszeitung „erstarrt“ ist, braucht Buchner nur einen Blick auf die seit 1913 neu erschienenen Arbeiten über tierische und pflanzliche Plastosomen zu werfen.

Nachtsheim (1914) hat in einem Artikel der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift: „Sind die Mitochondrien Vererbungsträger?“ diese Frage unter Hinweis auf meine Befunde bei *Parechinus mliaris* verneint.

Bei diesem Seeigel, sagt er S. 581, hoffte Meves „eine ähnliche ‚Aussaat‘ männlicher Mitochondrien bei der Befruchtung zu finden wie bei *Ascaris*, aber er kam zu einem sehr unerwarteten Resultat“.

„Das sog. Mittelstück des Echinidenspermiums enthält nach Meves Mitochondrien. Statt dass aber diese Mitochondrien in Körner zerfallen und in das Eiplasma übertreten, bleibt das Mittelstück gänzlich unverändert im Ei liegen und gelangt in die eine der beiden ersten Blastomeren. Man sollte meinen, diese Tatsache genüge, um zu beweisen, dass die männlichen Mitochondrien für das sich entwickelnde Tier völlig bedeutungslos, dass sie zum mindesten aber nicht die Rolle von Vererbungsträgern spielen können. Doch Meves ersinnt eine neue Hypothese, um seine alte Hypothese zu retten. Aus dem Seeigelei entwickelt sich bekanntlich eine Larve, der Pluteus, und erst aus diesem entsteht dann auf sehr komplizierte Weise das endgültige Tier, der Seeigel. Bei der Umwandlung des Pluteus in den Seeigel werden grosse Teile der Larve eingeschmolzen, resorbiert und nur relativ wenige Larvenorgane werden von dem jungen Seeigel übernommen. Zu diesen Organen gehört der Larvendarm. Meves meint nun, „dass die später untergehenden Teile des Pluteus aus Zellen entstehen, welche bei der Furchung keine Mittelstückssubstanz erhalten haben, dass dieses Material vielmehr ausschliesslich den-

jenigen Zellen reserviert wird, welche in die Anlage des jungen Seeigels übergehen'. Schon Buchner hat in seiner scharfen aber treffenden Kritik¹⁾ der Mitochondrienlehre darauf hingewiesen, wie gewaltsam diese Deutung der Befunde ist, zumal da gerade dieses Objekt ein klassisches Beispiel für ein harmonisch-äquipotentielles System der formbildenden Faktoren ist. Wer aber trotzdem noch daran zweifelt, dass Meves sich auf einem falschen Wege befindet, der möge dessen neueste Arbeit zur Hand nehmen, in der er das weitere Verhalten des Mittelstückes des Echinidenspermiums beschreibt. Am Schlusse der ersten Arbeit hatte er geschrieben: „Nach Erreichung des Blastulastadiums müssten zu den Zellen, welche mit Mittelstücksmasse versorgt worden sind, jedenfalls diejenigen der vegetativen Hälfte gehören, von welchen die Bildung des Urdarmes ausgeht'. Jetzt muss er gestehen: „Auf Grund der Schicksale des Mittelstückes, welche ich in der vorliegenden Arbeit festgestellt habe, kann es nun aber wohl als ausgeschlossen gelten, dass männliche plastosomatische Substanz in die Zellen des Larvendarms . . . hineingelangt'. Wer die der Arbeit beigegebenen Abbildungen unvoreingenommen betrachtet, der wird sich wohl kaum der Ansicht verschliessen können, dass dem Mittelstück des Spermatozoons bezw. seinen Mitochondrien eine Bedeutung bei der Entwicklung nicht zukommt, und Meves trügen seine Ahnungen wohl nicht, wenn er sagt: „Man wird daher in meinen Befunden am Seeigelei vielfach wohl mehr einen Beweis für das ‚Kernmonopol der Vererbung' erblicken, als den Gegenbeweis, den ich zu finden gehofft hatte.“

Meine Ahnungen gingen allerdings dahin, dass die Anhänger der O. Hertwig-Strasburgerschen Lehre versuchen würden, sich hinter meinen Seeigelbefunden zu verschanzen, wie dies auch tatsächlich eingetreten ist.

Nachtsheim schliesst mit der Versicherung, dass die Theorie vom „Kernmonopol der Vererbung“ nicht erschüttert sei, und mit folgendem Zitat nach Boveri (1894): „Mag sogar alles, was uns im Metazoenkörper als Leistung imponiert, direkt Protoplasmaleistung sein, dies schliesst so wenig die alleinige Bestimmung der individuellen Merkmale des Kindes durch die Kerne

¹⁾ Von mir gesperrt. Was es mit dieser „scharfen aber treffenden Kritik“ auf sich hat, haben wir soeben gesehen.

der kopulierenden Sexualzellen aus, wie die Herstellung eines Hauses durch Maurer und Zimmerleute ausschliesst, dass dieses Haus in seiner ganzen Besonderheit nach dem Kopf eines Architekten gebaut ist“.

Zu diesem von Boveri herangezogenen Vergleich ist nun aber zu bemerken, dass er unberechtigt ist und eine *petitio principii* enthält. Was wir behaupten dürfen, ist, dass der Kern die formative Tätigkeit der Zelle „wesentlich mit bestimmt“ (Pfeffer 1897, S. 47). Im übrigen gilt noch immer, was Flemming 1882, S. 1 geschrieben hat: „dass die Kenntnis von den Funktionen des Zellkerns noch heute so gering oder so unsicher ist, dass jetzt so gut wie zur Zeit der Entdeckung gefragt werden kann, wozu er eigentlich da sei“.

Selbst dann aber, wenn ich als erwiesen annehme, dass, wie O. Hertwig (1909, S. 54) es ausdrückt, „die Ausführung im Protoplasma, die Leitung im Kern liegt“, so muss ich meine Meinung dahin aussprechen, dass, um auf den von Boveri gebrauchten Vergleich zurückzukommen, der Architekt des Vaters sich seinen eigenen Stamm von Handwerkern zum Hausbau mitbringt.

Das Verhalten, welches das Mittelstück des Echinidenspermiums bei der Eifurchung zeigt, ist, wie ich zugebe, auf den ersten Blick geeignet, auch einen Anhänger der Plastosomenlehre der Vererbung in seiner Überzeugung irre zu machen. Das scheint der Fall bei Duesberg (1915) gewesen zu sein, welcher S. 65 meint, dass ich meine Theorie dadurch selbst umgestossen hätte, dass ich das Mittelstück auf dem Blastulastadium bald in den Zellen der animalen, bald in denjenigen der vegetativen Hälfte des Keims nachwies. Duesberg kann sich einerseits den „Optimismus“ nicht erklären, mit dem ich trotzdem an der Möglichkeit festhalte, dass das Mittelstück in die Anlage des jungen Seeigels übergeht. „D'autre part“, schreibt er, „je ne puis oublier certains faits qui ne trouvent jusqu'ici leur explication que dans l'hypothèse de la valeur idioplasmique des chondriosomes du spermatozoïde: leur constance, l'élimination de la substance fondamentale du protoplasma au cours de la spermiogenèse, l'absence de toute autre explication satisfaisante (cf. Duesberg 1912), enfin leur sort chez certaines espèces, comme

l'Ascaris, au cours des phénomènes de la fécondation. De nouvelles recherches me paraissent vivement désirables.“

Meinerseits gebe ich mich der Hoffnung hin, dass es mir gelungen ist, durch meine obigen Ausführungen Duesberg davon zu überzeugen, dass sich aus der Tatsache, dass das Mittelstück bald in einer Zelle der animalen, bald in einer solchen der vegetativen Hälfte gefunden wird, ein Einwand gegen meine Theorie nicht herleiten lässt, und, dass eine Versorgung sämtlicher Zellen des jungen Seeigels mit männlicher plastosomatischer Substanz durchaus im Bereich der Möglichkeit liegt.

Schreiner (1916) hat sich zu der Frage nach der Beteiligung der Plastosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies folgendermassen vernehmen lassen.

Retzius, beginnt er, „hatte im befruchteten Ei von *Parechinus miliaris* und *microtuberculatus* hinter dem Spermienkopf vier bis fünf Körner nachweisen können, die sich sowohl von den Dotterelementen wie anderen Körnungen des Eiplasmas deutlich unterscheiden, mit dem „Nebenkernorgan“ des reifen Spermiums aber genau übereinstimmten und zweifellos auch mit diesem identisch waren. Meves fand diesen Körper im befruchteten Ei von *Parechinus miliaris* wieder und fasste ihn als das plastosomatische Mittelstück des Samenfadens auf.“

Hierzu möchte ich bemerken, dass ich (1911, 2, 1912, 1 und 2) die Bilder, welche Retzius beschreibt und zeichnet, mit den von mir beobachteten in keiner Weise in Einklang bringen konnte. Ich habe schon 1912, 2, S. 110 bezweifelt, dass es sich bei den Körnerkomplexen, welche Retzius im befruchteten Seeigelei aufgefunden hat, überhaupt um Mittelstücke handelt; ist dies dennoch der Fall, „so müssen sie jedenfalls durch das Konservierungsmittel stark verändert sein“.

Schreiner konstatiert dann weiter, „dass es hier in der Welt leider nicht immer so geht, wie man es hätte wünschen können“, und dass die Prophezeiung meiner vorläufigen Mitteilung (1911, 1, S. 101), dass das Mittelstück des eingedrungenen Samenfadens sich alsbald in Körner zerlegen würde, nicht eingetroffen ist: „Bis zum 32-Zellenstadium gelang es Meves sein [des Mittelstücks] Schicksal zu verfolgen, und noch fand er es völlig unverändert in einer der Furchungszellen gelegen“.

„Dieser Befund verlangte selbstverständlich eine neue Hilfs-
hypothese, um mit der Theorie in Einklang gebracht werden zu
können. Die Hypothese wird auch gleich von Meves geliefert.“
Schreiner will dem Leser den Inhalt dieser Hypothese sowie
die allgemeinen Betrachtungen, welche ich daran knüpfte, nicht
vorenthalten, weil ihm beide in gleichem Grade lehrreich er-
scheinen, und zitiert den Schlusspassus meiner Filariaarbeit, auf
Grund dessen er zu dem Resultat kommt, dass die Plastosomen-
theorie der Vererbung „ihren Anhängern mit der Zahl und Kühn-
heit der zu ihrer Aufrechterhaltung notwendig gemachten Hilfs-
hypothesen nur an Wahrscheinlichkeit zu gewinnen scheint“; er
selbst ist der Ansicht, dass, nach den bei den Säugetieren und
Echinodermen gemachten Beobachtungen, die Hypothese als sehr
unwahrscheinlich bezeichnet werden darf“.

Darauf möchte ich mit einem Satz antworten, den ich einem
Vortrag von A. Lang (1909) „über Vererbungsversuche“ ent-
nehme: „Tausend Dinge, die unserer beschränkten Einsicht als
unmöglich erschienen, haben sich eben doch als tatsächlich sich
ereignend herausgestellt“.

Schliesslich hat auch noch v. Kemnitz (als dritter aus
dem Münchener zoologischen Institut, nach Buchner und
Nachtsheim) in einem Referat über meine Filariaarbeit (Arch.
f. Zellforschung, Bd. 14, 1917, S. 567) gegen meine Seeigelhypo-
these (1912) unter Hinweis auf Buchner (1913) Stellung
genommen und folgendes vorgeschlagen: „Man mache das Experi-
mentum crucis und trenne auf dem zweiten Zellenstadium die
Blastomeren einer Seeigelkreuzung, zeige, dass die Blastomeren,
die keine väterlichen Mitochondrien (Spermienmittelstück) ent-
halten, auch keine väterlichen Larven- bzw. Seeigelcharaktere
liefern und umgekehrt, und der Beweis der idioplasmatischen
Natur der Mitochondrien ist erbracht.“ Meinerseits halte ich
dieses Experiment für wenig aussichtsvoll, weil mir wahrschein-
lich ist, dass bei Besamung eines Seeigeleies mit einem artfremden
Spermium die männliche plastosomatische Substanz im Lauf der
Entwicklung der Degeneration anheimfällt; denn andernfalls
müssten meines Erachtens Echinodermenbastarde in der Natur
reichlich vorkommen.

4. *Vesperugo und Cavia.*

Am Ei der Fledermaus (*Vesperugo noctula*) hatte Van der Stricht 1909 die schöne von Lams (1910) am Meerschweinchen bestätigt Entdeckung gemacht, dass der Spermienschwanz, dessen Verbindungsstück von einer plastosomatischen Hülle umgeben ist, bei der ersten Furchungsteilung in die eine der beiden Blastomeren übergeht.

Nun hatte van Beneden, wie Van der Stricht (1909) mitteilt, bereits vermutet, dass die beiden ersten Blastomeren des Kanincheneies eine verschiedene Wertigkeit hinsichtlich der Bildung des Embryo und der Fetalhüllen besitzen.

Van der Stricht (1909), Lams (1910) und Henneguy (Diskussion zu dem Vortrag von Lams, 1910), denen ich mich angeschlossen habe, haben dann angenommen, dass diejenige Blastomere, welche den Spermienschwanz¹⁾ erhält, den eigentlichen Embryo, die andere den sogenannten Trophoblasten (im Sinne von Hubrecht) bildet.

Später (1914, 1915) hat dann Levi in einem Ei von *Vespertilio murinus*, welches in drei Blastomeren geteilt war, das Fortbestehen des Verbindungsstückes in einer der beiden kleineren Furchungszellen beobachtet. Die angeführte Hypothese würde demnach dahin abgeändert werden müssen, dass einer der vier ersten Blastomeren die Rolle der „Embryonalblastomere“ zufallen muss.

Bemerkenswerterweise hat nun Sobotta (1913, 2 und 3) ebenfalls eine Ungleichwertigkeit der vier ersten Blastomeren des Säugetiereies angenommen, und zwar in demselben Sinne, dass die eine Blastomere den Embryo, die anderen drei den Trophoblasten oder das „ausserembryonale Material“ bilden, um darauf eine Hypothese über die Entstehung eineiiger Zwillinge des Menschen und der Polyembryonie bei den Gürteltieren aufzubauen. Diese Anschauung lässt sich mit der Auffassung, zu welcher Van der Stricht, Lams, Henneguy und ich uns durch das Verhalten des Spermienschwanzes genötigt sehen, ohne weiteres in Übereinstimmung bringen. Wir haben also bei den Säugetieren denselben Fall wie bei den Echinodermen (siehe oben S. 93 und 114): dass diejenige

¹⁾ Van der Stricht scheint sämtlichen Bestandteilen des Spermienschwanzes Bedeutung für die Vererbung beizulegen; jedenfalls weist er auf die plastosomatische Hülle des Verbindungsstückes nicht speziell hin.

Hypothese, deren wir für die Plastosomenlehre der Vererbung bedürfen, sich mit einer zweiten vereinigen lässt, welche auf ganz anderen Voraussetzungen beruht.

Sobotta selbst hatte allerdings kurz vor der Aufstellung seiner Hypothese (gelegentlich eines Referats 1913, 1) den Schluss von Van der Stricht, Lams, Henneguy und mir als „sehr voreilig“ bezeichnet und hat ihn auch später (1915, S. 494) noch „glatt abgelehnt“. Wie er 1915 schreibt, ist er „weit davon entfernt“, seiner Hypothese diejenige Deutung, welche man ihr nach meiner Meinung geben muss, unterzulegen, weil er „keineswegs davon überzeugt“ ist, „dass dem Eintritt des Spermaschwanzfadens ins Ei bei der Befruchtung eine derartige Bedeutung beizumessen ist, wie das von einigen Seiten, u. a. auch von Meves, geschieht“. Sobotta wendet gegen eine Mitwirkung der Plastosomen bei der Vererbung ein, dass er den Schwanzfaden des Spermiums im befruchteten Ei der Maus „sehr oft vermisst“ habe, woraus er schliessen will, dass dieser Teil des Spermiums bei der Maus „durchaus nicht regelmässig“ in das Ei eindringt. Meinerseits vermag ich, wie ich bereits 1916, 1, S. 614 ausgeführt habe, solchen negativen Befunden keinen Wert beizulegen, zumal Lams und Doorme schon 1907, S. 305, ebenfalls bei der Maus, zu einem ganz anderen Resultat wie Sobotta gelangt sind, welches sie, wie folgt, formulieren:

„Nous croyons nos préparations et nos dessins assez démonstratifs pour établir le fait suivant, avec toute la certitude voulue¹⁾: chez la Souris blanche et les Mammifères en général, le spermatozoïde entier ou presque entier (la partie terminale de la queue parfois exceptée) entre et se loge dans le cytoplasme de l'oeuf; la fécondation consiste par conséquent dans l'apport à l'oeuf de la chromatine (tête) et du protoplasme (queue) du germe mâle.“

Literaturverzeichnis.

- Altmann, R., 1890: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. I. Aufl. Leipzig 1890 (II. Aufl. 1894).
 Artom, C., 1908: Über ein Verfahren, die beschalteten Eier von *Ascaris meg.* mit jedem gewünschten Konservierungsmittel zu fixieren. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 25.

¹⁾ Von mir gesperrt.

- Benda, C., 1898, 1: Über die Entstehung der Spiralfaser des Verbindungsstückes der Säugetierspermien. Verh. d. anat. Ges. in Kiel.
- Derselbe, 1898, 2: Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertbraten. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1897/1898.
- Derselbe, 1899, 1: Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1898/1899.
- Derselbe, 1899, 2: Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen nebst kritischen Bemerkungen. Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1899/1900.
- Derselbe, 1903: Die Mitochondria. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 12, 1902.
- Derselbe, 1914: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Verhandl. d. Deutsch. Pathol. Ges., 17. Tagung in München.
- Berthold, G., 1886: Studien über Protoplasmamechanik.
- Boveri, Th., 1888: Zellenstudien, Heft 2. Die Befruchtung und Teilung des Eies von *Ascaris megaloccephala*. Jena.
- Derselbe, 1892: Befruchtung. Merkel-Bonnets Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 1, 1891.
- Derselbe, 1901: Die Polarität von Ovozyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14.
- Derselbe, 1910: Über die Teilung zentrifugierter Eier von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 30, Teil 2.
- Derselbe und Hogue, M. J., 1909: Über die Möglichkeit, *Ascaris*-Eier zur Teilung in zwei gleichwertige Blastomeren zu veranlassen. Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg.
- v. Brunn, A., 1884: Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei den Säugetieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23.
- Buchner, P., 1913: Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre. Biol. Centralbl., Bd. 33.
- Bury, H.; 1895: The Metamorphosis of Echinoderms. Quart. Journ. of Microsc. Sc., vol. 33, 1896.
- Carus, J. V., 1849: Zur näheren Kenntnis des Generationswechsels. Leipzig.
- Derselbe, 1856: Jahresbericht über die in den Jahren 1849—1852 auf dem Gebiete der Zootomie erschienenen Arbeiten. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 7.
- Delage, Y., 1895: La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité. Paris.
- Driesch, H., 1892: Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermmentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53.
- Duesberg, J., 1910, 1: Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. Anat. Anz., Bd. 35.
- Derselbe, 1910, 2: Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la génèse des myofibrilles, avec quelques observations

- sur le développement des fibres musculaires striées. Arch. f. Zellforschung, Bd. 4.
- Derselbe, 1912: Plastosomen, „apparato reticolare interno“ und Chromidialapparat. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20.
- Derselbe: 1915: Recherches cytologiques sur la fécondation des Ascidiens et sur leur développement. Contributions to Embryology, No. 8. Publication No. 223 of the Carnegie Institution of Washington.
- Fauré-Fremiet, E., 1910: La continuité des mitochondries à travers des générations cellulaires et le rôle de ces éléments. Anat. Anz., Bd. 36.
- Derselbe, 1913: Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megaloccephala*. Arch. d'anat. micr., t. 15.
- Fischer, A., 1899: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.
- Field, G. W., 1895: On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozoon. Journ. of Morphology, vol. 11, 1895.
- Flemming, W., 1882: Zellsubstanz, Kern und Zellteilung.
- Garbowski, T., 1905: Über Blastomerentransplantation bei Seeigeln. Anz. d. Akad. der Wiss. in Krakau. Math.-naturw. Cl., ann. 1904.
- Heider, K., 1913: Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Wirbellosen. Kultur der Gegenwart. Teil 3, Abt. 4, Bd. 2. II. Zool. Teil.
- Held, H., 1912, 1: Über den Vorgang der Befruchtung bei *Ascaris megaloccephala*. Ber. d. K. sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl.
- Derselbe, 1912, 2: Über den Vorgang der Befruchtung bei *Ascaris*. Verh. d. Anat. Ges. auf d. 26. Vers. in München.
- Derselbe, 1916: Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung. I. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 89, Abt. 2.
- Hensen, V., 1911: Schlussbericht und Folgerungen aus den quantitativen Bestimmungen des Planktons im Atlantischen Ozean. Ergebnisse der 1889 ausgeführten Plankton-Expedition. Bd. V. O.
- Hertwig, G., 1912: Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Eine experimentell-zytologische Untersuchung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, Abt. 2.
- Hertwig, O., 1909: Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. Jena.
- Derselbe, 1912, 1: Allgemeine Biologie. 4. Aufl., Jena.
- Derselbe, 1912, 2: Disharmonische Idioplasmaverbindungen und ihre Folgen. Scientia, Bd. 12.
- Derselbe, 1916: Das Werden der Organismen. Jena.
- Hertwig, R., 1916: Lehrbuch der Zoologie. 11. Aufl.
- Hubrecht, A. A. W., 1909: Die Säugetierontogenese in ihrer Bedeutung für die Phylogenie der Wirbeltiere. Jena.
- v. Kemnitz, G., 1912: Die Morphologie des Stoffwechsels bei *Ascaris lumbricoides*. Ein Beitrag zur physiologisch-chemischen Morphologie der Zelle. Arch. f. Zellforsch., Bd. 7.

- Kleinenberg, N., 1886: Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychaeten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44.
- Klinken, G., 1914: Über das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen. Bibl. bot. Heft 84.
- Koltzoff, N., 1906: Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden als Einleitung in das Problem der Zellengestalt. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67.
- v. Kostanecki, K. und Wierzejski, A., 1896: Über das Verhalten der sogen. achromatischen Substanz im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an *Physa fontinalis*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47.
- Korschelt, E. und Heider, K., 1890—1910: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. 1. u. 2. Aufl. Speziell. Teil, Lieferg. 1 1890. Allgem. Teil, Lieferg. 1 1902; Lieferg. 2 1903.
- Krabbe, G., 1886: Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen. Berlin.
- Lang, A., 1909: Über Vererbungsversuche. Verh. der Deutsch. zool. Ges.
- Lams, H., 1910: Recherches sur l'oeuf de Cobaye (*Cavia Cobaya*). Maturation, Fécondation, Segmentation. Comptes rendus de l'Association des Anatomistes, douzième Réunion, Bruxelles.
- Derselbe, 1913: Étude de l'oeuf de Cobaye aux premiers stades de l'embryogenèse. Arch. de Biologie, t. 28.
- Derselbe und J. Doorme, 1907: Nouvelles recherches sur la maturation et la fécondation de l'oeuf des mammifères. Arch. de Biologie, t. 23.
- Levi, G., Das Verhalten der Chondriosomen bei den frühesten Entwicklungsstadien der Säugetiere. Verh. d. Anat. Ges. auf d. 28. Vers. in Innsbruck.
- Derselbe, 1915: Il comportamento dei condriosomi durante i più precoci periodi dello sviluppo dei Mammiferi. Arch. f. Zellforsch., Bd. 13.
- Lidforss, B., 1915: Protoplasma. Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4. Bd. 1.
- Mac Bride, E. W., 1903: The Development of *Echinus esculentus*, together with some points in the Development of *E. miliaris* and *E. acutus*. Philos. Transact. of the R. Soc. of London, vol. 195.
- Mayer, P., 1907: Über die Einbettung kleiner Objekte zum Schneiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 24.
- Metschnikoff, E., 1869: Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Petersbourg, sér. 7, t. 14.
- Meves, Fr., 1899: Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meer-schweinchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.
- Derselbe, 1900: Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.
- Derselbe, 1902: Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61, 1903.

- Derselbe, 1907, 1: Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.
- Derselbe, 1907, 2: Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz., Bd. 31.
- Derselbe, 1907, 3: Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemmings. Anat. Anz., Bd. 31.
- Derselbe, 1908: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72.
- Derselbe, 1910, 1: Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasma. Beobachtungen an weissen Blutzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklgsgesch., Bd. 75.
- Derselbe, 1910, 2: Über Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anz., Bd. 36.
- Derselbe, 1911, 1: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von *Ascaris megalcephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76.
- Derselbe, 1911, 2: Zum Verhalten des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung. Anat. Anz., Bd. 40.
- Derselbe, 1912, 1: Weitere Beobachtungen über das Verhalten des Mittelstückes des Echinidenspermiums bei der Befruchtung. Anat. Anz., Bd. 40.
- Derselbe, 1912, 2: Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. 2.
- Derselbe, 1913: Über das Verhalten des plastosomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von *Phallusia mamillata*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 82, Abt. 2.
- Derselbe, 1914, 1: Die Plastochondrien in dem sich teilenden Ei von *Ascaris megalcephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 84, Abt. 2.
- Derselbe, 1914, 2: Verfolgung des Mittelstückes des Echinidenspermiums durch die ersten Zellgenerationen des befruchteten Eies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85, Abt. 2.
- Derselbe, 1914, 3: Was sind die Plastosomen? Antwort auf die Schrift gleichen Titels von G. Retzius. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 85, Abt. 1.
- Derselbe, 1915, 1: Über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 87, Abt. 2.
- Derselbe, 1915, 2: Was sind die Plastosomen? II. Bemerkungen zu dem Vortrag von C. Benda: Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 87, Abt. 1.
- Derselbe, 1915, 3: Über den Befruchtungsvorgang bei der Miesmuschel (*Mytilus edulis* L.). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 87, Abt. 2.
- Derselbe, 1916, 1: Entgegnung auf einige Bemerkungen von J. Sobotta. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 87, Abt. 1.
- Derselbe, 1916, 2: Die Chloroplastenbildung bei den höheren Pflanzen und die Allinante von A. Meyer. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 34.

- Derselbe, 1917: Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 89, Abt. 1.
- Derselbe, 1918: Über Umwandlung von Plastosomen in Sekretkügelchen, nach Beobachtungen an Pflanzenzellen. Zugleich eine Fortsetzung meiner Diskussion mit Benda. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 90, Abt. 1.
- Miescher, Fr., 1897: Histochemische und physiologische Arbeiten. Bd. 1 und 2, Leipzig.
- Montgomery, Th. H., jr., 1912: Complete discharge of Mitochondria from the Spermatozoon of Peripatus. Biol. Bull., vol. 22.
- Müller, Joh., 1848: Über die Larven und die Metamorphose der Ophiuren und Seeigel. Abhandl. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Aus dem Jahre 1846.
- Derselbe, 1850: Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre 1848.
- Derselbe, 1852: Fortsetzung der Untersuchungen über die Metamorphose der Echinodermen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Aus dem Jahre 1850.
- Nachtsheim, H., 1914, 1: Über die Entwicklung von Echinaster sepositus (Gray). Zool. Anz., Bd. 44.
- Derselbe, 1914, 2: Sind die Mitochondrien Vererbungsträger? Naturwiss. Wochenschr. N. F. Bd. 13, Nr. 37.
- v. Naegeli, C., 1884: Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.
- Neeff, Fr., Über Zellumlagerung. Ein Beitrag zur experimentellen Anatomie. Zeitschr. f. Botanik, Jahrg. 6.
- Pictet, C., 1891: Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Mitt. aus der Zool. Station zu Neapel, Bd. 10.
- Pfeffer, W., 1886: Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, Bd. 2.
- Derselbe, 1897—1904: Pflanzenphysiologie. Bd. 1, Stoffwechsel 1897 und Bd. 2, Kraftwechsel, 1904, Leipzig.
- Rabl, C., 1915: Édouard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 88.
- Regaud, Cl. und Mawas, J., 1909: Sur la structure du protoplasma (Ergastoplasme, Mitochondries, Grains de ségrégation) dans les cellules séro-zymogènes des acini et dans les cellules des canaux exréteurs de quelques glandes salivaires des Mammifères. Compt. rend. de l'Assoc. des Anat., onzième réunion, Nancy.
- Retzius, G., 1904: Biologische Untersuchungen, N. F., Bd. 11.
- Derselbe, 1909: Biologische Untersuchungen, N. F. XIV.
- Derselbe, 1910: Biologische Untersuchungen, N. F. XV.
- Derselbe, 1911: Biologische Untersuchungen, N. F. XVI.
- Derselbe, 1914: Was sind die Plastosomen? Arch. f. mikr. Anat., Bd. 84. Abt. 1.

- Romeis, B., 1912: Beobachtungen über Degenerationserscheinungen von Chondriosomen. Nach Untersuchungen an nicht zur Befruchtung gelangten Spermien von *Ascaris megalocephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 80, Abt. 2.
- Derselbe, 1913: Beobachtungen über die Plastosomen von *Ascaris megalocephala* während der Embryonalentwicklung unter besonderer Berücksichtigung ihres Verhaltens in den Stamm- und Urgeschlechtszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, Abt. II.
- Roux, W., 1896: Über Selbstordnung sich berührender Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Arch. f. Entwicklgsmech., Bd. 3.
- Rubaschkin, W., 1910: Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. Anatomische Hefte, Bd. 41.
- Derselbe, 1912: Zur Lehre von der Keimbahn bei Säugetieren. Anat. Hefte, Heft 139 (46. Band).
- Rückert, J., 1899: Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschrift zum 70. Geburtstag von C. v. Kupffer. Jena.
- Schimkewitsch, W., 1908: Die Methorisis als embryologisches Prinzip. Zool. Anz., Bd. 23.
- Schlater, G., 1899: Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre. Biol. Centralblatt, Bd. 19.
- Schreiner, K. E., 1915: Über Kern- und Plasmaveränderungen in Fettzellen während des Fettansatzes. Anat. Anz., Bd. 48.
- Derselbe, 1916: Zur Kenntnis der Zellgranula. Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von *Myxine glutinosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 89, Abt. 1.
- Sobotta, J., 1896: Die Furchung des Wirbeltiereies. Merkel-Bonnets Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 6, 1896.
- Derselbe, 1913, 1: Eireifung und Befruchtung einschliesslich experimenteller Parthenogenese. Jahresber. über die Fortschritte d. Anat. und Entwicklungsgesch., herausgeg. v. G. Schwalbe. N. F. Bd. 18, Literatur 1912, Teil 2.
- Derselbe, 1913, 2: Über eineiige Zwillinge des Menschen und die Polyembryonie bei den Gürteltieren. Sitzgsber. d. Physik.-med. Ges. zu Würzburg, Jahrg. 1913.
- Derselbe, 1913, 3: Eineiige Zwillinge und Doppelmissbildungen des Menschen im Lichte neuerer Forschungsergebnisse der Säugetierembryologie. Studien zur Pathologie der Entwicklung, Bd. 1.
- Derselbe, 1915: Einige Bemerkungen zu der Veröffentlichung von F. Meves „Über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von *Filaria papillosa*“. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 87, Abt. 1.
- Strasburger, E., 1884: Das botanische Practicum. Jena.
- va la Valette St. George, 1885: Spermatologische Beiträge. Erste Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25.
- Derselbe, 1886: Spermatologische Beiträge. Zweite Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27.

- Van Beneden, E., 1883: Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de Biologie, vol. 4.
- Derselbe und Neyt, A., 1887: Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocephale. Bull. de l'Acad. R. des Sciences de Belgique, ann. 57, sér. 3, t. 14.
- Van der Stricht, O., 1909: La structure de l'oeuf des Mammifères (Chauve-Souris, Vesperugo noctula). Troisième partie. L'oocyte à la fin du stade d'accroissement, au stade de la fécondation et au début de la segmentation. Mémoires publiés par la Classe des Sciences de l'Acad. Royale de Belgique, 2 sér., t. 2.
- Vejdovský, F., 1911—1912: Zum Problem der Vererbungsträger. Prag, Verlag d. K. böhm. Ges. d. Wiss.
- Vöchting, H., 1878—1884: Über Organbildung im Pflanzenreich. Bd. 1 und 2, Bonn.
- De Vries, H., 1889: Intracellulare Pangenesis. Jena.
- Wigand, A., 1887: Über Kristall-Plastiden. Bot. Hefte. Forschungen aus dem botanischen Garten zu Marburg, Heft 2, Marburg.
- Zacharias, E., 1888: Über Kern- und Zellteilung. Botan. Zeitg.
- Zoja, L. und R. 1891: Intorno ai plastiduli fucsinofili (bioblasti dell' Altmann). Memorie del R. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere, vol. 16, ser. III, Cl. di Sc. m. e. n.
- Zoja, R., 1896—1898: Stato attuale degli studi sulla fecondazione. Dissertazione di libera docenza. Bolletino scientifico, anno 18—20, Pavia.
-