

SEXUALITÄT

EINE BIOLOGISCHE STUDIE

VON

ALEXANDER BRÄNDT

PROF. EMER. DR. MED. ET ZOOL.

DORPAT 1925

2000 1000 1000 1000

1000 1000 1000 1000

1000 1000 1000 1000

Vorwort.

Den Begriff der Sexualität möglichst weit fassend, werden wir ohne Bedenken zugeben, dass wohl kaum ein anderes biologisches Forschungsgebiet in der Neuzeit so aktiv wie das vorliegende geworden ist. Dabei wurden wir mit Entdeckungen beschenkt, welche förmlich als wissenschaftliche Offenbarungen mächtig wirkten. Ich erinnere hier namentlich an die Chromosomenlehre, besonders in ihrer Beziehung zur Befruchtung und Erbllichkeit, an die experimentellen Forschungen auf dem Gebiete der Geschlechtsentstehung und -wandlungen. Daher eine wahre, für den Einzelnen in ihrem ganzen Umfange nicht übersehbare Flut von Schriften. Auch an zusammenfassenden Darstellungen fehlt es nicht.

Bereits in jungen Jahren trug ich mich mit der Absicht, der Verknüpfung von Sexualität und Feminismus näher zu treten. Die Veranlassung hierzu boten einerseits die Anwendung des von mir aufgestellten und physiologisch erklärten Haller'schen Hirngesetzes auf das absolute und relative Hirngewicht des Weibes, und andererseits die sich in den sechziger und siebziger Jahren in Petersburg durchsetzende feministische Hochflut, welche mich in näheren persönlichen Konnex mit vielen ihrer Vertreter beiderlei Geschlechts brachte.

Wenn ich am späten Lebensabend mich dazu entschliesse, zur Veröffentlichung meiner gewissermassen Lebensarbeit zu schreiten, so geschieht es in der Hoffnung, dass darin Altes und Neues auf dem betreffenden Gebiete zu einem möglichst objektiven Bilde verflochten wird und zeigen dürfte, wie etwa in allgemeinen Zügen alles sich zum Ganzen webt oder, bescheidener: weben könnte. Übrigens ist es zunächst nur der erste, spezieller-

biologische Teil der Schrift, welcher hiermit an die Öffentlichkeit tritt. Was den zweiten Teil, welcher der biologisch-soziologischen Begründung des Feminismus, der Frauenfrage, gewidmet ist, anbetrifft, so sah ich mich veranlasst dessen Publikation als besondere Schrift auszuscheiden, um so mehr, als dieser Teil, dem Thema gemäss, unwillkürlich in mehr populärer Form abgefasst wurde.

Während einer Reihe von Jahren durch politische Vorgänge ausser Konnex mit der wissenschaftlichen Welt gesetzt, konnte ich erst neuerdings hier, in Dorpat, für die gegenwärtige Schrift unerlässliches ergänzendes Material zusammentragen, wobei mir besonders die Herrn Kollegen, die Prof. A. Lipschütz und A. Sommer und Privatdozent Edm. Spohr behilflich waren, wofür ich ihnen hiermit meinen besten Dank ausspreche.

Dorpat, August 1924.

Der Verfasser.

Kapitel 1. Anfänge der Sexualität.

Der Aufschwung, welchen das Studium der Zelle und der einzelligen Wesen nunmehr genommen, hat zu den seit lange bekannten Zellorganen oder Organellen eine Anzahl neuer, noch feinerer Bauteile gefügt und uns bereits das einzellige Wesen als komplizierten Organismus erkennen lassen. Es nimmt daher nicht wunder, dass schon so manchen einfachen, einzelligen Wesen nächst den Grundeigenschaften und Phänomenen organischen Lebens, auch eine Sexualität zukommt, und dass sogar hin und wieder die Annahme laut wird, die Sexualität gehöre zu den Grundeigenschaften der Organismen überhaupt. Dies um so mehr, als sie sogar mechanisch in gewissen kolloidalen und gelösten organischen und selbst anorganischen Verbindungen unter sonstigen Imitationen von Lebensvorgängen anklingt (Bonsdorf, Schrön, Lehmann, Bütschli u. a.)¹⁾. Zugelassen, wir hätten es hier nicht mit nur äusserlichen Aehnlichkeiten, sondern mit einem tieferen Parallelismus zu tun, so brauchte deshalb die Sexualität immerhin noch keine Grundeigenschaft aller Uroorganismen zu sein; kommen doch die betreffenden, an leblosen Substanzen zu beobachtenden, an eine sexuelle Annäherung und Verschmelzung erinnernden Erscheinungen nur in gewissen Lösungen und Mischungen vor, mag auch Attraktion von Gleich und Gleich schon im anorganischen Reiche wurzeln. Hierzu kommt, dass die einfachsten noch kernlosen — oder wenigstens anscheinend noch kernlosen — Organismen, die Moneren Haeckels (Chromaceen, Bacterien), tatsächlich eine ungeschlechtliche Fort-

1) Bereits im J. 1874 konnte ich eine Zusammenstellung von damals bekannten Beobachtungen „Über die Imitation organischer Bildungen und der Lebenstätigkeit niederer Organismen“ geben (Труды Спб. Общества естествоисп. т. 5. вып. 2, с. XI). Noch heute gilt eine dreifache betreffende Parallele zwischen den Reichen: dem des Anorganischen, dem der Einzelligen und dem der Mehrzelligen. Molekuläre und chemische Kräfte waren der Ausgangspunkt, von welchem sich in Aeonen bereits bei den Protisten die ehemals nur den höheren Organismen zugeschriebenen Phänomene ausbildeten.

pflanzung durch Teilung oder Sporenbildung als ausschliessliche Fortpflanzungsweise zur Schau tragen. Zudem beruht ja jede Vermehrung auf einer an sich geschlechtslosen Teilung, gleichviel ob ihr eine Zellverschmelzung vorangeht oder nicht (s. Kap. 5).

Die altherkömmliche Vorstellung setzt als Anfang organischen Werdens ein mehr oder weniger gleichförmiges Urprotoplasma voraus. Erst eine weitere, zweite Stufe bilden, um mit Strassburger (Zeitpunkt, p. 115) zu reden, Organismen mit im Protoplasma zerstreuten Chromatinkörnern; auf einer dritten Stufe hätten wir ein Zusammenballen der Chromatinkörner und endlich auf der vierten eine Abgrenzung des betreffenden Ballens durch einen denselben umgebenden Kern. — Gewohnt die Erscheinungen der Sexualität sich vornehmlich an den Kernen abspielen zu sehen, dürfte man geneigt sein den eines solchen entbehrenden Wesen höchstens Vorstufen einer Sexualität zuzusprechen.

Mag man die von Haeckel vor so vielen Jahren beschriebene *Protomyxa aurantiaca* als Repräsentant seiner Klasse der Moneren, also als noch absolut kernloses Wesen gelten lassen oder, nach Analogie mit anderen sonst ähnlichen Wesen, wie z. B. *Pelomyxa*, bei denen überaus zahlreiche zerstreute Chromatinkörnchen durch neuere Färbemethoden nachgewiesen wurden, einfach den Rhizopoden einreihen, immerhin eignet sich dieses Lebewesen als Ausgangspunkt für allgemeine Betrachtungen über Sexualität. Zunächst richten wir unser Augenmerk auf ein encystiertes ausgewachsenes Exemplar und dessen Zerfall durch eine Art von Furchungsprozess in eine Menge spindelförmiger Schwärmer. Diese heften sich auf einer Unterlage fest und metamorphosieren sich zu amöboiden Wesen, welche dazu bestimmt sind, unter selbständiger Nahrungssuche sich zu je einem neuen ausgewachsenen Individuum zu gestalten. Nun aber sah Haeckel die massenhaft dicht beieinander erbrüteten jungen amöboiden Wesen ihren Hunger auch dadurch befriedigen, dass sie mit ihren Pseudopodien sich zunächst netzförmig vereinigten, um dann, auf abgekürztem Wege, zu einem grösseren Individuum zu verschmelzen¹⁾. Lehrreich wäre hierbei zunächst eine teilweise Annullierung des Resultats der Fortpflanzung als nume-

1) Auch bei Myxomyceten sieht man amöboid gewordene geschwisterliche Sporen massenhaft zu einem Plasmodium zusammenfliessen.

rische Zunahme. Ferner lässt sich die Verschmelzung von jungen amöbenartigen Individuen als noch unregelmässige Vorstufe einer Kopulation betrachten. Bei dieser dürfte es sich um ein gegenseitiges Verspeisen, unter Wegfall einer Assimilation, also um eine direkte stoffliche Anreicherung handeln.

Die Verschmelzung noch geschlechtsloser Isogameten (bald amoeboider Wesen, bald schwärmender Geisselzellen), argumentiert Haeckel (Gonochorismus), „kann einfach als eine besonders günstige Form des Wachstums angesehen werden. Da alle Fortpflanzung auf das Wachstum über ein individuelles Grössenmass hinaus zurückgeführt werden kann, erscheint hier die Verschmelzung der kopulierenden Zellen nur als eine besonders bequeme und vorteilhafte Art der Nahrungsaufnahme.“

Dem Dichter, aber vielleicht nicht minder auch dem Arzt, Fr. v. Schiller gehört der Gedanke, das Getriebe der Welt werde durch Hunger und Liebe erhalten. Es lässt sich dies dahin weiter ausführen, dass beiderlei dabei massgebende Faktoren keineswegs etwas Gegensätzliches bilden, vielmehr als biologisch einheitlich betrachtet werden können, indem auch die „Liebe“, als Streben nach Zueignung eines anderen Wesens, eine spezielle Form des Hungers darstellt, da es sich bei der Befruchtung (um mit Kammerer zu reden) um Stillung eines „Protoplasmahungers“ handelt. Die Verschmelzung ineinander aufgehender, amöboid beweglicher jugendlicher Protomyxen lässt sich eben von diesem Standpunkte als Vorstufe des Geschlechtsphänomens ansehen¹⁾. Zu einer amöboiden Aufnahme fester Stoffe befähigt, finden diese Wesen darunter auch assimilierbare und schliesslich adaequate in der Person von ihresgleichen, welche ihnen unmittelbar, ohne chemischen Ab- und Wiederaufbau, einverleibt werden, wodurch die denkbar günstigste Art und Weise der Ernährung in Erscheinung tritt. Dass hierbei die stoffliche Bereicherung zweier Individuen eine gegenseitige ist, und dass sogar mehrere nahe von einander erbrütete Individuen sich bei dieser Bereicherung beteiligen können, ändert nicht wesentlich an einem Vorgange, welchen wir kurz als eine Art von Kannibalismus bezeichnen können.

1) Eine neuere psychologische Hypothese möchte jedem Gefallen an Menschen, an Dingen, wenn nicht gar allen psychischen Phänomenen, einen sexuellen Untergrund zuschreiben (Pansexualismus). Diesem gegenüber möchte man fragen, ob man nicht gleich lieber auf den Nahrungstrieb zurückgehen sollte?

Eine Begegnung und Verschmelzung nahe verwandter, ja geschwisterlicher, Individuen wird bei solchen einzelligen Wesen besonders begünstigt, bei welchen die Nachkommen schon innerhalb einer mütterlichen Cyste — durch Hungerattraction sollte ich meinen — zu Verschmelzungen miteinander getrieben werden.

Hier lässt sich die von R. Hertwig entdeckte und als *Autogamie**) bezeichnete, nunmehr an einer namhaften Anzahl von Protozoen bestätigte, Erscheinung anschliessen, welche eine ganze Literatur ins Leben rief, u. a. auch eine zusammenfassende Schrift von M. Hartmann. Ueberall handelt es sich jedoch nicht um Vorgänge, welche sich an einem einzigen einzelligen Wesen als solchem abspielen, sondern um Verschmelzung von dessen Nachkommen. Diese stellen sogar in gewissen Fällen erst Geschwisterkinder 1. und 2. Grades, in andern Fällen allerdings bloss leibliche Geschwister dar. Sie können auch endogen in einer Mutterzelle entstanden sein, ja noch mehr, das zugehörige Protoplasma braucht sich nicht einmal von dem der Mutterzelle zu sondern, und die Fusionen können sich mithin an den Kernen allein vollziehen. Immerhin besteht die Mutterzelle nicht mehr als solche, sondern statt ihrer ein Syncytium.

Actinosphaerium Eichhorni, für welches R. Hertwig zunächst den Begriff der Autogamie feststellte, ist schon an sich kein einzelliges Wesen, wie die so nahe verwandte *Actinophrys*, sondern ein Syncytium**), eine Mehrheit von Zellen, ein Uebergang zu den kolonialen Protozoen und Mesozoen, gleichzeitig ein länger anhaltendes erstarrtes Fortpflanzungsstadium. Die Erscheinungen, welche sich an dessen Kernen abspielen, gehören also nicht dem Muttertiere, sondern dessen Nachkommen an. Hartmann spricht hier von Paedogamie 1. Grades, wobei er zugibt, es handle sich streng genommen um eine solche 3. Grades, worauf schon Guilliermond hingewiesen. Wenn bei *Actinosphaerium* eine Anzahl von Kernen resorbiert wird, so mag man

*) Eine Bezeichnung, auf welche die Selbstbefruchtung gewisser hermaphroditischer Wesen, wie z. B. der Band- und Saugwürmer, nicht minderes Anrecht hätte, ja im entsprechenden Sinne — für Selbstbefruchtung hermaphroditischer Blüten — auch in der Botanik gebräuchlich ist.

**) Gleich den Amöbenformen mit zwei, mehreren und mit zahlreichen Kernen (*Pelomyxa binucleata*; *P. palustris*). Man hat über letztere in verschiedenem Sinne geurteilt. Wenn *Actinosphaerium*, im Gegensatz zu *Actinophrys*, bereits als mehrkerniges Wesen „geboren“ wird, so ist das wohl ein Zeichen von frühzeitiger Vermehrung; kennen wir doch auch Metazoen, welche bereits als Stöckchen zur Welt kommen (Bryozoen).

an analoge Erscheinungen bei gewissen Schnecken, dem Alpensalamander etc. denken. Die dadurch den Uebrigbleibenden zugute kommende Nahrung dürfte denselben noch nicht genügen, da sie gleichsam activ übereinander herfallen und miteinander verschmelzen. So könnte man sich die Sache vom Gesichtspunkte einer prinzipiellen Uebereinstimmung von Hunger und Geschlechtstrieb vorstellen.

Ziehen wir hier weiter die Tatsachen heran, welche Prowazek für den Myxomyceten *Plasmodiophora brassicae* festgestellt. Zunächst vermehren sich die Kerne des Plasmodiums durch mitotische Teilung bedeutend; darauf separiert sich um jeden der Kerne das anliegende Protoplasma, so dass eine entsprechende Anzahl endogen entstandener Zellen in Erscheinung tritt. Letztere verschmelzen unmittelbar paarweise miteinander, also ohne vorhergehende Reduktionsteilung, zu einer sich encystierenden Spore. Dieser Vorgang dürfte meines Erachtens die Mitte halten zwischen einem gegenseitigen Verspeisen und einer typischen geschlechtlichen Kopulation. Im Verschmelzungsprodukt, der Spore (auch als Zygote angesprochen), erfolgt eine zweimalige Vermehrung der Kerne, eine Reduktionsteilung mit nachfolgender Verschmelzung der je zwei endgiltigen, peristierenden Kerne. Eine Sonderung des Protoplasmas in der „Spore“ geht allerdings nicht vor sich; doch scheint es mir unwesentlich, ob gesonderte oder zu einem Syncytium verbundene Zellen vorliegen. Jedenfalls handelt es sich auch hier nicht um eine sich selbst befruchtende Einzelzelle.

Die Frage, ob die „Autogamie“ eine primitive oder eine rückgebildete Befruchtung sei, wird von Hartmann (1909) eingehender besprochen. Er kommt zum Schlusse, letzteres liesse sich für die meisten Fälle behaupten, sei auch für die übrigen das Wahrscheinlichere; wenn auch die Möglichkeit des Vorkommens primitiver Autogamie nicht mit Sicherheit in Abrede gestellt werden kann. Diese Frage, sollte ich meinen, büsst an prinzipieller Bedeutung ein, wenn wir das topographische Moment, das räumliche Zusammendrängen der Paarlinge, als das für das Zustandekommen der Autogamie Ausschlaggebende betrachten.

Die geschlechtliche Verschmelzung von einer „kannibalischen“ Nahrungsaufnahme einzelliger Wesen ableitend, wird man in erster Instanz an eine nur gelegentliche, rein mechanische Verschmelzung völlig gleichartiger Individuen, bzw. Teilstücke derselben, zu denken haben. Als weitere, schon ausgesprochenere Vorstufe der Sexualität denke ich mir ein Üblich- und Typischwerden dieser auf Nahrungstrieb beruhenden Erscheinung, eine

Vorstufe, welche immer noch keinerlei bauliche, oder selbst nur stoffliche Verschiedenheit der Kontrahenten, mithin auch noch keine Sexualität, voraussetzt. Wie sich diese zum Wesen der Sexualität gehörende Verschiedenheit im Laufe der Stammesgeschichte im Einzelnen ausgebildet, ist in Dunkel gehüllt; doch werden wir eine gewisse, nicht zu unterschätzende Andeutung bereits in einem Grössenunterschied der Kontrahenten erblicken, da dieser schon an sich, und darauf, kraft der ungleichen Relation zwischen Volum und Oberfläche, funktionell und, sekundär, auch baulich auf die Ausbildung lokomotorischer Organelle einwirken konnte. Im Sinne des soeben Ausgesprochenen lässt sich auch zur Kontroverse Stellung nehmen, ob, wie manche annehmen, die Sexualität dem Sexualphänomen vorausgegangen oder umgekehrt¹⁾. — Teleologisch lässt sich das Typischwerden paarweiser Verschmelzungen ungleicher einzelliger Wesen, und mit ihm die Sexualität, sowohl durch den Nutzen einer Säfteauffrischung, als auch durch den Anstoss zur Artenbildung motivieren.

Es „finden sich vielfach bei Protozoen Zellverschmelzungen, die auch mit Kernfusionen verbunden sein können, neben normaler Befruchtung, die aber durch ihren ganz unregelmässigen, äusserst variablen Verlauf, der oft deutlich die Zeichen des Pathologischen aufweist, ohne Weiteres erkennen lassen, dass es sich um keine Befruchtung handeln kann. Es handelt sich hierbei um die sogen. Plastogamie, die besonders bei Rhizopoden weit verbreitet ist und die unter schlechten Lebensbedingungen in degenerierten Kulturen usw. auftritt. Schon der Umstand, dass bei der Plastogamie meist mehr wie 2 Individuen (3—10 und noch mehr) und besonders auch 3 und mehr Kerne verschmelzen können, beweist, dass sie mit Befruchtung nichts zu tun hat.“ (Man gedenke jedoch der Polyspermie, S. Kap. 4). „Was aber die plastogamischen Zell- und Kernverschmelzungen vor allem von der Befruchtung trennt, das ist das Fehlen von Reduktionsteilungen.“ (Hartmann, p. 56). Die gemeinschaftliche Umkapselung zweier — oder auch mehrerer — ausgebildeter Protozoenindividuen ist nicht mit Notwendigkeit als Anfangsphase einer Kopulation anzusehen. (Was man Mero gameten nennt, sind ihre Nachkommen, an sich vollwertige Zellindividuen,

1) Doflein (p. 180) betont, dass Isogamie und Anisogamie bei niederen und höheren Protozoen vorkommen, ohne dass wir dafür eine Gesetzmässigkeit erkennen können. Es bliebe mithin zweifelhaft, welche von beiden den ursprünglichen Zustand darstellt. Dennoch tritt er für die Ursprünglichkeit der Isogamie ein.

nicht mehr Teile eines Ganzen. Der Terminus Merogameten degradiert sie unverdientermassen. Die intime Vergesellschaftung ihrer Elterntiere ist eine teleologische Anpassung, welche eine kleinere oder grössere Anzahl ihrer begattungslustigen, protoplasmahungrigen Nachkommen räumlich einander nähert. Die Merogameten sind selbständige Glieder in einem Generationswechsel).

Ueberaus lehrreich für die Entstehung und erste Differenzierung der beiden Geschlechter, von welcher an man ja naturgemäss erst von einer Sexualität reden kann, ist die Klasse der Algen. So schliesst sich Protosiphon recht gut dem von H a e c k e l für Protomyxa geschilderten Verhalten an, indem die von ihr erzeugten gleichförmigen Schwärmer entweder direkt zur definitiven Alge auswachsen oder erst mit einander zur Zygote kopulieren, welche alsdann auswächst. „Die Sexualität ist hier noch in den ersten Anfängen, gleichsam in einem labilen Zustande; sie kann aber bei andern Formen zu einer absolut festen Einrichtung werden“, meint hierzu O l t m a n n s (p. 70). Cladophoren, Ulven u. a. m. besitzen neben den Gameten auch deutlich unterscheidbare Zoosporen (ibid. p. 71). „Für die Erkenntnis vom Anfang und den ersten historischen Entwicklungsstufen der sexuellen Differenzierung — stellt H a e c k e l (Gonochorismus) zusammen — sind mehrere Protophyten-Gruppen höchst lehrreich, so die Paulotomeen und Konjugaten unter den Algarien, die Protococcalen, Volvocineen und Siphoneen unter den Algetten (den sogen. einzelligen Algen). In mehreren dieser Protophyten-Gruppen finden sich nebeneinander die primäre Kopulation von gleichartigen Schwärmersporen (Gameten), die Differenzierung derselben in grössere (weibliche) Makrosporen und kleinere (männliche) Mikrosporen; ferner die weitere Ausbildung der Makrogameten zu Eizellen, der Mikrogameten zu Spermazellen — endlich mit Bezug auf die Individualität der sexuell differenzierten Zellen: Hermaphroditen und Gonochoristen. In mehreren Gruppen dieser amphigonen Protophyten sind die beiden letzteren Sexualformen durch Zwischenstufen verbunden, und zwar kommt da sowohl die progressive Metaptose vor (der Uebergang von primärer Zwitterbildung der Zelle zur Geschlechtstrennung), als auch umgekehrt die Verwandlung von Gonochoristen in sekundäre (eigentlich tertiäre) Hermaphroditen (regressive Metaptose)¹⁾.

1) Erwähnenswert scheint mir das Verhalten gewisser Algen aus dem

Isogame Kopulation kommt zahlreichen Mastigophoren zu (bei Chlamydomonas, Stephanosphaera, Trichosphaerium, Entosiphon etc. gut verfolgt). Gradationen und Uebergänge von Isogamie und Anisogamie schildert Doflein (p. 165) in anschaulicher und übersichtlicher Weise, Unterschiede in Grösse, Form und Beweglichkeit zugrunde legend. — Bei den Volvocaceen finden sich „alle Uebergänge von der Isogamie bis zu derjenigen Form der Anisogamie, welche man wegen der Aenlichkeit mit der Metazoenbefruchtung auch als Oogamie bezeichnet. Die Gameten von Pandorina morum sind noch recht primitiv und erinnern sehr an diejenigen der Chlamydomonaden. Auch ist bei ihnen die Grössenverschiedenheit inkonstant.“ (Doflein, p. 171.)

Harlan H. York hat zahlreiche Messungen an kopulierenden Zellen von Spirogyraarten ausgeführt. Bei gewissen Arten gibt es grössere weibliche und kleinere männliche Gameten; bei andern ist dies nicht der Fall und liessen sich keine beständigen Grössendifferenzen konstatieren. Dagegen will der Verfasser für vier Spirogyraarten einen Unterschied in der stofflichen Zusammensetzung weiblicher und männlicher Gameten beobachtet haben. Die übertretenden, also männlichen, Gameten besaßen weniger Stärkekörner und weniger (aber grössere) sogen. Pyrenoide als die sesshaften, also weiblichen (N.-W. W.-Schr. 1913. № 50 p. 797). — Da hätten wir ein bisher vermisstes Bindeglied, welches den stofflichen Unterschied der Gameten einleitet, und gleichzeitig eine Andeutung, dass es sich

Geschlecht Mougeotia, welches zu den Conjugaten gestellt wird, obwohl wir es bereits mit einer fadenförmigen Reihe von Zellen, also gewissermassen mit einem Mesophyton zu tun haben. Hier erfolgt als facultative Erscheinung, statt einer Verschmelzung zweier, verschiedenen Individuen angehöriger Zellen, eine solche von benachbarten Schwesterzellen. Ähnlich wie Mougeotia verhalten sich nach Guilliermond (1912) manche Hefen insofern, als auch hier zwei Schwesterzellen ohne Kernreduktion mit einander kopulieren. Eine solche Verschmelzung nicht verjüngter (s. u.) Zellindividuen ist dazu angetan, die Kopulation des Weiteren mit dem Kannibalismus zu verknüpfen. Analog den Zellverschmelzungen der Conjugaten vollziehen sich als sexuelle Vorstufen anzuspreekende Zellfusionen bei den Zygnemaceen, diesen einreihigen, fadenförmigen Kolonien aus wohl indifferenten, wesensgleichen Zellen. Es ballt sich der Inhalt einer Zelle zusammen und verschmilzt mit dem einer anderen Zelle, welche einer anderen, gelegentlich auch derselben Fadenkolonie angehört. Kommen drei solcher Kolonien neben einander zu liegen, so können auch drei ihnen angehörige Zellen zu einer Gesamtheit verschmelzen.

bei der Befruchtung um trophische Vorgänge handelt. Hunger und Liebe werden auf Eins zurückgeführt!

Die Ursache der Geschlechtsdifferenzierung, wie sie sich im Auftreten von Mikrogameten äussert, ist allerdings in Dunkel gehüllt. Um so deutlicher tritt deren Zielstrebigkeit hervor. Dank einer mit der geringeren Grösse und den speziellen Anpassungen zusammenhängenden grösseren Beweglichkeit der Mikrogameten und ihrer dem entsprechenden Berührung mit der Aussenwelt, wird einerseits eine energischere Anbahnung zur Vermannigfaltigung der Organismen und andererseits zur „Auffrischung des Blutes“ durch Kreuzung erreicht.

Uns nunmehr der Differenzierungsweise von Makro- und Mikrogameten zuwendend, wollen wir zunächst an die Untersuchungen von Enriquez anknüpfen, denen gemäss bei Opercularia durch eine einzige Zellteilung ein Makro- und ein Mikrogamet sich von einander differenzieren. Doflein (p. 241) erblickt hierin einen Fall extrem sexuellheteropoler Differenzierung.

Da wir nun aber über die dabei in Betracht kommenden etwaigen minutiösen Vorgängen keinen genügenden Aufschluss erhalten, so möchte ich, und nicht für diesen Fall allein, darauf zurückkommen, dass schon bei ganz gleichförmiger Konstitution einer Mutterzelle ihre ungleich grossen Töchter, dank einer verschiedenen Relation zwischen Volum und Oberfläche (s. o.), ungleiche Wechselwirkung mit der Aussenwelt zeigen und schon hierdurch allein in Bau und Verrichtung modificiert und differenziert werden können¹).

Diese Betrachtung dürfte ihre Anwendung auch auf jene, die Mehrzahl betreffenden Fälle finden, in welchen die als männliche zu bezeichnenden Mikrogameten (bzw. auch Spermien) einer späteren Generation als die Makrogameten angehören. Einer um wieviel späteren wurde gelegentlich ermittelt. So von Carter (1858) für das Geisseltierchen *Phacotus lenticularis*, bei welchem aus den gewöhnlichen Individuen die grösseren, weiblichen Gameten durch eine 2. oder 4. Teilung, die kleineren, männlichen, durch eine 64. Teilung entstehen. In vielen Gradationen und Modificationen erfolgt die Bildung von Mikrogameten bei Vor-

1) Ich erinnere hier an eine alte, von mir an gewissen Zellen des *Sipunculus nudus* gemachte Beobachtung über geisselförmige Oscillationen lang ausgezogener Pseudopodien. (Mém. Acad. St. Pét. VII sér. T. XVI. N° 8.)

ticellen: bald durch Ablösung einer kleinen Knospe, bald durch ungleiche Teilung, nach welcher das kleinere Stück in zwei, bzw. ein Multiplum von 2 (4 oder 8) weitere Nachkommen, die Mikrogameten, zerfällt.

Die Zugehörigkeit der Paarlinge zu verschiedenen, häufig sehr weit von einander abstehenden Zellgenerationen findet sich — als hochteleologische Anpassung — bereits sehr verbreitet bei Protozoen und Protophyten. Verweisen wir z. B. auf die den Gregarinen verwandten, systematisch wohl schwerlich höher stehenden Coccidien und Haemosporidien. Hier besteht ein sehr auffallender, sich in Grösse und Gestalt äussernder Dimorphismus der Paarlinge, während die Zellen, von denen sie indirekt — entweder nach einer Reduktionsteilung oder nach wiederholentlicher Kernteilung — abstammen, einander zum Verwecheln ähnlich sehen und als Geschwister anerkannt werden können. Ungeachtet dieser Uebereinstimmung lässt ihr zukünftiges, unter andern Lebensbedingungen verschiedenes weiteres Verhalten in ihnen eine gewisse verkappte Sexualität, bzw. sexuelle Praedisposition, bereits in der vegetativen Periode vermuten. (Schaudinn, Hartmann, Prowazek u. a.). Wie schwach ausgesprochen jedoch diese Sexualität sein dürfte, dafür spricht ihre Rückgängigkeit bei jenen Exemplaren des Malariaparasiten, denen es nicht vergönnt wurde, in eine Anophelesmücke zu gelangen, und welche in eine Fortpflanzung durch Schizogonie zurück verfallen.

Das bisher Angeführte berechtigt im grossen Ganzen zur allgemein gültigen Unterscheidung von typischen weiblichen Makro- und männlichen Mikrogameten; im Einzelnen finden sich jedoch hierauf nicht passen wollende Ausnahmen. So sahen wir bereits bei manchen niederen Algen eine so variable relative Grösse der miteinander kopulierenden Zellindividuen, dass der Begriff von Makro- und Mikrogamet schwankend erscheint. Dass dieser in seiner Anwendung auf die Sexualität sogar ins Gegenteil umschlagen kann, bezeugen die Befunde von Léger an *Stylorhynchus*. Bei dieser Gregarine erwiesen sich nicht, wie sonst, die kleineren, sondern die grösseren Gameten ärmer an Reservestoffen, und mit Geiseln versehen, beweglich. (Zu bemerken ist übrigens, dass nach demselben Autor noch eine zweite Sorte kleiner beweglicher Gameten bei *Stylorhynchus* zu finden ist, welche allerdings nie in Kopulation eingeht, und wohl nur zum Durcheinandermischen der Gameten innerhalb der Cyste dient).

Bereits das bisher Angeführte macht die althergebrachte Auffassung illusorisch, die Befruchtung sei ein integrierender Teil der Zeugung, welche Auffassung auf der üblichen Aufeinanderfolge von Befruchtung und Embryonalentwicklung beruht. Uns erscheint die Befruchtung als von der Sexualität unabhängiges, an sich selbständiges Phänomen, selbständig schon in ihrem Urquell, und sich bloss später räumlich und zeitlich als Adjuvans mit der Zeugung, bzw. Fortpflanzung kombinierend. Näheres in diesem Sinne sollen auch die weiteren Kapitel bringen. — Hier sei der mühsamen Arbeit von Woodruff gedacht, welcher im Verlaufe von $5\frac{1}{2}$ Jahren unter steter Isolierung der Nachkommen eines Exemplars des *Paramecium aurelia*, die Konjugation ausschliessend, die 3340. Generation erzielte. Es folgt hieraus das fakulative Vermögen eines Infusors geschlechtslos, durch Teilung, im genannten Zeitraum eine Zahl von Nachkommen (2^{3340}) zu erzeugen, deren Gesamtmasse um mehr als (10^{1000}) mal die Masse des Erdballs übertreffen würde¹⁾. Hierzu kommen bedeutungsvolle, gleichfalls an *Paramecien* angestellte Versuche von R. Hertwig. Demselben gelang es, Exemplare dieses Infusors vor Eintritt der gegenseitigen Befruchtung zu entkonjugieren und — wider Erwarten — sich sehr rasch und kräftig vermehren zu sehen; während Exemplare, welche den Kopulationsakt vollständig absolviert hatten, retardierte Fortpflanzung zeigten. Hier schliesst sich übrigens, wie Hertwig erinnert, die Tatsache an, dass bei vielen Rhizopoden und Flagellaten nach erfolgter Befruchtung eine Encystierung folgt, wobei das encystierte Wesen, statt sich sofort zu teilen, in einem zeitweiligen Ruhezustande verharret. Es wirft dies, wie selbstverständlich, ein der landläufigen Auffassung wenig günstiges Licht auf die angeblich obligatorischen Beziehungen zwischen Befruchtung und Vermehrung.

Wohlbegründet erscheint daher die Schlussfolgerung von

1) Nachtrag. Seine Versuche im selben Sinne fortsetzend, brachte es W. schliesslich nach $13\frac{1}{2}$ Jahren auf rund 8400 kontinuierliche Generationen (Proceedings of the Nation. Acad. of Sc. Vol. 7. № 1, p. 41. 1921). Hierbei musste der Nährtropfen (Bouillonlösung) täglich erneuert werden, da sonst die Teilungsgeschwindigkeit nachliess und darauf die Kulturen eingingen, und zwar an den eigenen Ausscheidungsprodukten, also an einer trophischen Ungunst. Die Zahl der Generationen über 8000 genügt jedenfalls die facultative Unsterblichkeit der Einzelligen im Sinne Weismanns zu stützen.

Doflein (p. 212), die Vermehrung der Protozoen stehe „nicht in direktem Zusammenhang mit dem Geschlechtsakt. Doch schliesst sich in speziellen Fällen, z. B. bei den Coccidien, eine besondere Art der Vermehrung als biologische Anpassung an die Befruchtung direkt an. Es empfiehlt sich dann, diese Vermehrungsweise als metagame Vermehrung den progamen Teilungen gegenüberzustellen.“ — Gewiss richtig, nur möchte ich einen Schritt weiter gehen und obigen Satz auf sämtliche, auch die höchsten Organismen ausdehnen, die Befruchtung im Allgemeinen als nicht obligatorische Begleiterscheinung auffassen. Die Befruchtung als an sich selbständiges, bei der Vermehrung nur intercurrentes Phänomen betrachtend, lässt sich, genau genommen, die herkömmliche Einteilung der Vermehrungsweisen überhaupt in geschlechtliche und ungeschlechtliche nicht aufrecht erhalten. Beruht doch jegliche Vermehrung auf Zerstückelung eines Organismus, auf Loslösung von Teilstücken verschiedener Grösse, bis zu einer Zelle herab, welche letztere allerdings in vielen Fällen zur Regenerierung eines Gesamtorganismus einer stimulierenden Beeinflussung, der Befruchtung, bedarf. (Näheres in Kap. 5.) Eine prinzipielle Unabhängigkeit der Kopulation von der Fortpflanzung wird schliesslich noch dadurch unterstrichen, dass sie selbst auf einer unmittelbaren Verminderung der Individuenzahl beruht.

Zum Schlusse noch einige weitere, dem trefflichen Buche von Doflein entnommene Ergänzungen.

Nach vielfachen Angaben können nicht zur Vereinigung gelangte weniger differenzierte Isogameten sich längere Zeit hindurch selbständig ernähren und durch Teilung fortpflanzen. (Schaudinn für die Gameten von *Paramoeba Eilhardi*, Prandtl für diejenigen von *Allogromia* etc.). Selbständige Vermehrung von Isogameten und schwach differenzierten Anisogameten wird namentlich für zahlreiche Flagellaten in älterer und neuerer Zeit mit Bestimmtheit angegeben. „Diesen schliessen sich die Fälle mit fakultativer Anisogamie an; bei *Polytoma uvella* z. B. entstehen aus gewöhnlichen Individuen durch Viertelung die Gameten. Dieselben kopulieren meist isogam; manche von ihnen wachsen aber heran, und so kommt es nicht selten zu einer wenigstens in der äusseren Erscheinung anisogamen Kopulation, indem ein grosser und ein kleiner Gamet sich zu einer Zygote vereinigen. Auch können die Gameten von *Polytoma* nach Krassiltschik sich durch gewöhnliche Teilung vermehren, ehe sie zur Kopulation schreiten. Aehnliches

scheint auch bei andern Chlamydomonaden vorzukommen.“ „In all diesen Tatsachen zeigt sich eine geringe Fixierung der Gameteneigentümlichkeiten. Bei den ganz hoch differenzierten Gameten dagegen, bei den kleinen, spermatozoenähnlichen Gameten von Sporozoen und Flagellaten sind die Fähigkeiten zur selbständigen Ernährung und Vermehrung erloschen. Dagegen sind bei den gleichen Protozoenarten die den Metazoeniern ähnlichen grossen Gameten in vielen Fällen zu einer selbständigen Entwicklung ohne vorhergehende Kopulation fähig. Es sind dies die Fälle, welche man als „Parthenogenesis der Gameten“ beschrieben hat.“ Beispiel: Malariaparasiten nach Schaudinn. Bei diesen ist allerdings eine Art von Selbstbefruchtung von Schaudinn beschrieben.

Nachtrag. Das verflossene Dezennium brachte für die Infusorien ein spezielles Forschungsgebiet hoch, welchem aus der früheren Literatur nur ganz vereinzelte Beobachtungen angehören. Es handelt sich hierbei um die von Woodroff und Rhoda Erdmann als *Endomixis*, also Innenmischung, bezeichneten Vorgänge (Woodruff, L. L. and Erdmann, Rh. Complete periodic nuclear reorganisation without cell fusion in a pedigree race of Paramecium. Proc. Soc. Exper. Biol. and Med., vol. 11. Feb. 1914). Der Titel besagt das Wesentlichste. Die Phänomene, um welche es sich handelt, sind recht analog den sich vor der Teilung der Infusorien abspielenden, und doch von diesen unabhängig. Sie dürften am besten, sollte ich meinen, zur Kategorie der sich rhythmisch wiederholenden Verjüngungserscheinungen in der organischen Natur zu stellen sein. „Je mehr wir uns dem Zeitpunkt nähern — schreibt Rh. Erdmann (1915) — in dem die Teilungsrate — Vermehrungsintensität von Paramecium — fällt, je häufiger kommt es vor, dass Chromatinbrocken aus dem Makronucleus austreten und das Plasma der Zelle füllen. Infolgedessen wird der Makronucleus selbst kleiner.“ Wie weit die trophische Anreicherung des Zellsomas gehen kann, beweist das Stadium, in welchem das Infusor statt eines Makronucleus zahlreiche, im Zellsoma zerstreute Chromatinbrocken aufweist (p. 284). Da hätten wir nun eine tatsächliche Bestätigung auch meiner Vermutung, das Chromatin bewirke eine stoffliche Anreicherung des Zellsomas (s. u.).

Kapitel 2. Die Geschlechtszellen der Metazoen.

Während bei den Protozoen — desgleichen auch bei den Protophyten — sämtliche Lebensvorgänge sich am Gesamtorganismus abspielen, spielt sich bei den meisten Metazoen und Metaphyten die Fortpflanzung nur an bestimmten Zellen, den Keimzellen, ab. Diese können, gleich den Einzelligen, als unsterbliche Wesen gedeutet werden, da sie sich bis ins Unbegrenzte durch Teilung fortpflanzen und, ohne je zur Leiche zu werden, sich in je zwei Tochterzellen inkorporieren. Ab und zu, meist periodisch, aus der Gonade ausgeschiedene Keimzellen fahren fort sich zu vermehren. Ihre Nachkommen erzeugen, ausser weiteren Keimzellen und den zugehörigen Gonaden, auch, gewissermassen als Nebenprodukt, ein kompliziertes sterbliches Soma. Man pflegt die entsprechende Lehre vom dualistischen Aufbau der Vielzelligen aus Soma und Keimzellen mit dem Namen ihres Ausbauers, des nunmehr verstorbenen A. Weismann zu verknüpfen, obgleich derselbe, der allgemeinen Regel nach, Vorgänger gehabt hat. Unter diesen macht Waldeyer (in Hertwig, p. 400) namhaft: Galton, G. Jaeger, Haeckel, Rauber und, wegen der für die Furchung von Forelle und Frosch vorgebrachten Tatsachen, M. Nussbaum.

Das erste faktische Material zur Begründung der Lehre vom dualistischen Aufbau der Vielzelligen und der „Kontinuität des Keimplasmas“ erbrachten zunächst Weismann selbst und dann Metschnikow am Insektenei. Bereits in den sechziger Jahren machten nämlich Weismann selbst und gleich darauf Metschnikow, Balbiani und Leuckart auf die „Polzellen“ der Insekten aufmerksam. Am unteren Pole des Eies gelegen, entstehen diese Zellen — vier an der Zahl — aus der Vermehrung einer einzigen ursprünglichen, welche noch vor der Bildung des Blastoderms hervortritt. Anfangs ausserhalb des zu einer Kapsel geschlossenen Blastoderms liegend, gelangen die Polzellen später ins Innere des Embryo, je zwei und zwei rechts und links, und geben den beiden Genitaldrüsen, resp. also auch den Genitalzellen, den Ursprung. Heutzutage gelingt es durch Zerstörung solcher Polzellen der Geschlechtsdrüsenbare Wesen zu erzielen. Als höchst wichtig seien auch die Untersuchungen von O. Hertwig über den Ursprung der Geschlechtszellen von Sagitta herangezogen. Hier sondert sich

aus der Zahl der Furchungszellen ein Zellenpaar, von welchem die eine Zelle den rechtsseitigen, die andere den linksseitigen Genitalzellen des neuen Individuums den Ursprung gibt.

Gemäss der Weismann'schen Keimplasmatheorie käme das Keimplasma ausschliesslich nur den Keimzellen zu, in dessen Kernen es sich vorzüglich anhäufe. Durch seine Vermittelung erfolge auch die erbliche Übertragung von Eigenschaften der Elterntiere. Daher wären vom keimplasmaparen Soma erworbene Eigenschaft nicht vererbbar.

Trotz ihres epochemachenden Erfolges lässt sich die Lehre vom Gegensatz der Keim- und Somazellen nicht aufrecht erhalten, und zwar aus mehrfachen Gründen, welche dem eminenten Forscher und Denker neben begeisterten Anhängern auch entschiedene Widersacher erstehen liessen, so besonders in der Person von Kammerer (Ursprung, p. 126)¹⁾. Dieser beklagt, dass die Weismann'sche Lehre Jahrzehnte fast schrankenlos die meisten Biologen im Banne hielt. Hier zunächst die Erwägung, dass bei einem strengen Gegensatz von beiderlei Zellen, doch nie und nimmer aus isolierten Furchungskugeln vollwertige, somatisch-sexuelle Individuen entstehen könnten, sondern bald asexuelle Wesen, bald isolierte Geschlechtsdrüsen ohne ein zugehöriges Soma entstehen müssten.

Ein angeblicher Gegensatz zwischen Keim-, alias Propagationszellen und Somazellen lässt sich besonders auf dem Gebiet der Metaphyten nicht aufrecht erhalten. Man denke nur beispielsweise an die Vermehrung und Fruchtbildung von Stecklingen, an die Sprossung junger Pflänzchen nicht bloss auf der Blattspreite, sondern auch am in die Erde gesteckten unteren Ende des Blattstiels von Begonien. So erkennen denn die heutigen Botaniker fakultativ einer jeglichen Pflanzenzelle die Fähigkeit zu, ein neues Pflänzchen zu zeugen.

1) Kammerer (1915, p. 250) bezeichnet sie als Auferstehung der Einschachtelungstheorie, nach welcher im Eierstocke Mutter Evas alle zukünftigen Menschengeschlechter verlegt würden. Übrigens machte Weismann selbst im Laufe der Jahre einschränkende Konzessionen und suchte die ihm erwachsenden Schwierigkeiten durch weitere Hypothesen abzuschwächen. So versuchte er das Fehlen von Reservezellen bei der Regeneration durch die Anwesenheit äusserst kleiner unsichtbarer Keime zu erklären. Der russische Zoolog E. A. Schultz erinnert (1912) bei dieser Gelegenheit an den Ausspruch Lotze's, es wäre eine menschliche Schwäche zu glauben, ein Vorgang würde verständlicher durch ein Übertragen auf längst vergangene Zeiten oder auf kleinste Teilchen.

Sehr bekannt ist die Tatsache, dass unsanft berührte Holothurien ihren Hautmuskelschlauch so krampfhaft zusammenziehen, dass sie nicht bloss ihren Darmkanal, sondern auch ihre Geschlechtsdrüse ausspeien. Wird jedoch ein solches Tier in ein entsprechendes Aquarium gesetzt, so werden beide Organe regeneriert: wobei zu beachten, dass die Geschlechtsdrüse als umschriebenes, in toto verlustig gegangenes Organ zu ihrem Neubau anderweitiges Zellmaterial beanspruchen muss. Als Neubildungen entstehen auch die Genitaldrüsen der Seesterne bei der Regeneration verlustig gegangener Arme. Bei Planarien sah man nach Entfernung der betreffenden Körperregionen mit ihnen auch die Gonaden regenerieren, und Morgan (1898) sah selbst aus Stücken, welche dem vorderen, weit von den Genitalorganen entfernten Körperabschnitt von *Planaria lugubris* entnommen waren, vollständige, geschlechtsreife Individuen entstehen. Aus winzigen Teilstückchen der *Ascidie Clavellina* sah man vollständige Individuen regenerieren. Auch Chaetopoden regenerieren die ihnen genommene Genitalregion. Als klassisches Beispiel sei hier der Palolowurm (*Eunice viridis*) herangezogen, dessen hintere, die Geschlechtsprodukte erzeugende Körperregion periodisch abgeschnürt wird, um frei in der See zu schwimmen und alsdann immer wieder regeneriert zu werden. Ein in zwei Stücke geschnittener Regenwurm regeneriert an dem der Geschlechtsringel entbehrenden Stück die Gonaden.

Nachdem, wenn ich nicht irre, zuerst A. Giard (*Comptes rend. T. 103, p. 84, 86*) auf die gestaltliche Beeinflussung von *Stenorhynchus phalangium* durch an ihm schmarotzende, die Geschlechtsdrüsen zerstörende *Sacculina Fraissiei* aufmerksam gemacht, wurde die Beeinflussung verschiedener Krabbenarten durch Sacculinen zum Gegenstande wiederholentlicher Forschungen (G. Smith, Potts). Ueberaus wichtig für die Frage nach der Differenzierung der Geschlechter (s. Kap. 6), ergaben diese Forschungen die uns hier interessierende Tatsache, dass die durch die Nährwurzeln des Parasiten offenbar völlig zerstörten und aufgesaugten Geschlechtsdrüsen des Wirtstieres regenerierten, und zwar, laut Smith, bei *Inachus* — auch die männlichen — zu wohlgebildeten Eierstöcken, für welche offenbar kein anderes Material als somatische Zellen vorhanden war.

Von welcher Art somatischer Zellen wird nun aber die Regeneration von Keimzellen eingeleitet? Sind es vor allem

etwa besondere, im Organismus verstreute Reservezellen, oder sind es schon höher differenzierte Zellen, denen die Fähigkeit zukommt sich zu differenzieren — embryonal zu werden, um durch neue Differenzierung Keimzellen zu bilden? E. Schultz (1905) entschloss sich für die letztere Ansicht. Er sah nämlich „am Atrium genitale hungernder Planarien nicht nur das ganze Organ als solches seine Entwicklung zurück zum Ausgangspunkte, zur Anlage, nehmen, sondern sah auch die schon differenzierten Epithelzellen dieses Organes, welche keine undifferenzierten Zellen aufwiesen, ihren Zusammenhang untereinander lösen, sich abrunden und den Charakter embryonaler Zellen annehmen. Auch Ribbert sah ein Embryonalwerden transplanzierter Zellen. Ähnliches behauptet für Geschwülste Hansemann.“

Auf eine anderweitige Quelle zur Neubildung von Gonaden verweist einer der soeben angeführten Autoren (E. Schultz. 1907), nämlich auf freie Mesenchymzellen, und zwar für *Clavellina lepadiformis*, bei welcher er Regeneration des amputierten, Eierstock und Hode enthaltenden Körperabschnittes beobachtete. Wir haben hier ein Gebiet betreten, das der Regeneration überhaupt, auf welchem Genitalzellen und Gonaden mit sonstigen Zellen, Geweben und Organen in einer gemeinsamen Kategorie stehen.

Es sind für Wirbellose und selbst für Wirbeltiere, namentlich kaltblütige, Beispiele genug vorhanden von Regenerierung eingebüster Teile auf Kosten heterogener, sogar aus anderen Keimblättern stammender Gewebe. So bei Coelenteraten bei der Bildung von Stolonen und der an ihnen vor sich gehenden Knospung von Individuen nebst ihren Gonaden. Wo wären im Stolo prolifer einer solitären Salpe Geschlechtszellen nachweisbar, welche etwa auf die an ihm knospenden, geschlechtlich werdenden Kettensalpen übertragen würden? Dasselbe gilt für alle mit einem typischen Generationswechsel bedachten Tiere. Die Kette von aufeinander folgenden Geschlechtszellen einer Keimbahn wird hier somit unterbrochen. Und wenn man selbst die auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Individuen, den Sprossen eines Baumes gleich, lediglich als Teile der Stammutter ansieht, so wären sie doch darauf angewiesen, selbständig ihre Fortpflanzungszellen zu rekonstruieren. Macht man die Konzession, es handle sich in diesen Fällen nicht um eine Kontinuität

von Geschlechtszellen, sondern lediglich um eine solche einer Substanz, also eines nicht organisierten Keimplasmas, sei es als distinkte oder unsichtbare Zellteilchen, so ist hiermit dennoch die Vorstellung eines streng durchgeführten Gegensatzes zwischen somatischen und sexuellen Zellen für die vorliegenden Fälle nicht gerettet.

Am entschiedensten gegen die Keimplasmatheorie spricht schliesslich die nunmehr durch Beobachtung und Experiment zur Genüge bewiesene Erbllichkeit auch erworbener somatischer Merkmale. Und in der Tat, gibt es denn überhaupt Merkmale, welche nicht früher oder später erworben wären? Je früher ein Erwerb vor sich gegangen, desto stabiler muss er geworden sein. Man verlange nicht, dass alle Weiber ohne Hymen und alle israelitischen Männer ohne Praeputium geboren würden, da dieselben stets vernichtet werden, denn diese Gebilde liegen auf dem Entwicklungswege der Genitalien. Man kann aber erwarten, dass gekappte Schwänze sich hin und wieder vererben, da die Schwänze spätere embryonale und dabei variable Auswüchse des Rumpfes jenseits des Blastoporus darstellen¹⁾.

Der Keimplasmatheorie schliesst sich die Keimbahnlehre an, die Nussbaum und besonders Boveri zu ihren Schöpfern hat. Dieselbe knüpft an Verhältnisse beim Pferdespulwurm, der *Ascaris megaloccephala*, an. Wenn die Embryonalentwicklung einsetzt, teilt sich die Eizelle unter Bildung ihrer beiden Tochterzellen, der ersten Furchungszellen, welche untereinander insofern abweichen, dass die eine derselben an Chromatingehalt diminuiert, die andere nicht diminuiert ist. Darauf teilt sich auf ähnliche Weise die nicht diminuierte Zelle noch in zwei Generationen, um schliesslich sich ohne weitere Chromatindiminution durch Generationen fortzupflanzen und das Material zum Aufbau der Geschlechtsdrüsen, bzw. neuen Geschlechtszellen des werdenden Individuums zu liefern. Was nun aber die in ihrem Chromatingehalt diminuierten, im Laufe der drei ersten Furchungsteilungen entstehenden Zellen anbetrifft, so liefern sie bei ihrer weiteren unbegrenzten Vermehrung das Material zum Aufbau des Somas des werdenden Wesens. Die sexuellen Furchungszellen von *A. megaloccephala* sind nach Boveri von den somatischen durch grösseren Reichtum an Chromatin und ausgesprochen heterotypische Kinese unterschieden. Auch für andere Re-

1) In Dorpat zeugte ein reinrassiges gestutztschwänziges Foxterrierpärchen im J. 1915 zwölf Junge, und zwar 7 stummelschwänzige und 5 langschwänzige, wovon ich mich persönlich überzeugte.

präsentanten des Tierreichs wurden vielfach Unterscheidungsmerkmale zwischen den Urkeimzellen und den Somazellen nachgewiesen, indem dem Protoplasma der ersteren sogen. Keimbahnbestimmer oder Besonderheiten der Chromosomen zukommen (S. Goldschmidt p. 6)¹⁾.

Der Unterscheidung von Soma- und Keimzellen schliesst sich naturgemäss diejenige von zweierlei Arten der letzteren, von weiblichen und männlichen Geschlechtszellen, an. Auch hier pflegte man ehemals gewohnheitsgemäss die Gegensätze zwischen Ovulum und Spermium hervorzuheben und, ähnlich wie für beide Geschlechter, zwei Extreme wie Weiss und Schwarz zu erblicken. Eine unserer Hauptaufgaben besteht darin, die Unhaltbarkeit dieser Auffassung dem Stande unseres Wissens gemäss zu widerlegen.

Die gestaltliche Uebereinstimmung der Eizellen an sich, d. h. ohne die ihnen nicht selten später einverleibten oder sie umhüllenden Gebilde, durch das ganze Tierreich wurde schon vor mehr als einem Jahrhundert nachgewiesen. Unter Hinzuziehung gegenwärtig geläufiger Einzelheiten erkennen wir allerwärts die Attribute einer typischen indifferenten Zelle: ein amöboid bewegliches Protoplasma; in diesem ein Centrosom, Mitochondrien (Chondriosomen) und vor allem den Kern mit seinem Kernleib und dem darinliegenden, für gewöhnlich zusammengeballten, während der Teilung der Eizelle in Chromosomen zerfallenden Chromatin.

Wollen wir, dem weiter oben Vorgebrachten gemäss, der Eizelle, als direktem Nachkommen einzelliger Wesen, eine Stellung im System anweisen, so dürfte es sich hier — in Berücksichtigung auch des Pflanzenreichs — um die Protistenklasse der Wurzelfüssler, der Rhizopoden, handeln. (Die den freilebenden Rhizopoden zukommende pulsierende Vacuole mag als sekundäre Anpassung gelten, um so mehr, als dieselbe kein unerlässlicher Bestandteil ist, ja ein und demselben Organismus je nach Umständen zukommen oder fehlen kann. So bei *Amoeba coli*, bzw. ihren Abarten).

• Im Gegensatz zu dem eine typische Zelle darstellenden, relativ umfangreichen Ovulum erscheint das Spermium in den mei-

1) Ein modifiziertes Schema der Keimbahn soll in Kap. 5 gegeben werden.

sten Fällen als winziges einzelliges Wesen, welches in einen sehr langen Schwanzfaden ausgezogen ist und, dank dessen schraubenförmigen Oscillationen, sich rastlos fortbewegt¹⁾. Ein solches typisches Spermium weist eine Reihe von distinkten Teilen, bzw. Organellen auf, wobei es statthaft erscheint die Spermien als Wesen zu betrachten, welche sich im Vergleich zum Ei auf eine höhere Organisationsstufe von Lebewesen, auf die der Geisseltierchen, der Flagellaten, geschwungen. Nichtsdestoweniger ist, im Gegensatz zum Ovulum, das Spermium an sich steril und bloss dazu befähigt, das Ovulum zur Vermehrung (bzw. Erzeugung von Embryonalzellen) anzufachen.

Es liegt uns nunmehr ob, etwas näher auf die Unterschiede zwischen Ovulum und Spermium einzugehen, um als Endresultat die anscheinenden Gegensätze auszugleichen. Zunächst seien dabei die Grössenverhältnisse, darauf Gestalt und Bau, und schliesslich die Entstehungsweise berücksichtigt

Wie sehr die Grössenunterschiede ins Gewicht fallen, ist beispielsweise an den menschlichen Geschlechtszellen zu ersehen. Der Inhalt der menschlichen Eizelle lässt sich nämlich auf 0.003 Kubikmillimeter (30.000.000 μ^3), der Inhalt einer menschlichen Samenzelle (bzw. Spermotide), hingegen auf etwa nur 12,5 μ^3 berechnen; so dass die Masse einer Eizelle also um mehr denn 2.000.000 mal die der Samenzelle übertrifft²⁾. Und doch dürfte beim Menschen der betreffende Kontrast noch lange nicht erschöpft sein. Man denke hier namentlich im Gegensatz zu dem eben noch mit blossem Auge als weissliches Pünktchen wahrnehmbaren, 0,1 mm im Durchmesser betragenden Ovulum des Menschen an die Rieseneizellen der Tintenfische, der Fische, Reptilien, und vor allem der Vögel, deren Eizelle durch die gesamte Dotterkugel repräsentiert wird, und vergegenwärtige sich hierbei, neben dem Dotter des Huhns, den der Strausse, und rekonstruiere hieraus erst recht die mutmassliche Grösse des Eidotters bereits verloschener Riesenvögel, wie z. b. des Epiornis.

1) Beweglichkeit und Lebensdauer der Spermien werden gefördert durch die alkalischen Ausscheidungen der Prostata, der Samenblasen, beim Kaninchen des Uterus masculinus. Das Receptaculum seminis der Bienenkönigin erhält sie drei Jahre lang am Leben.

2) Diese Berechnung ist allerdings insofern übertrieben, als bei derselben die nicht direkt zur Eizelle gehörige Eischale, die Zona pellucida, mitgerechnet wurde.

Ein paar beiläufige Worte über ein sonstiges Vorkommen von Riesenzellen in der Natur. Von den sogen. Riesenzellen pathologischer Gebilde dürfen wir hierbei ohne Weiteres absehen, denn dieselben verdienen nur relativ, nicht absolut diese Bezeichnung. Wirklich riesig ist das einzige Paar elektrischer Nervenzellen des Zitterwelses (*Malapterurus electricus*), ferner, unter den Protozoen, die *Gregarina gigantea*.

Im Pflanzenreich trifft man hier und da makroskopische Zellen an; wie die durch Ansammlung von Flüssigkeit zu mächtigen Blasen aufgeblähten Zellen einer Wassermelone. Den Rekord schlagen wohl aber die Algen aus der Gruppe der Caulerpen, bei denen eine einzige Zelle vielfach verzweigte Stengel, Blätter und Wurzeln vortäuschen und ein Sträuchlein von mehreren Decimetern im Durchmesser bilden kann. Bei den riesigen Eizellen, z. B. der Vögel, liegen die Verhältnisse wesentlich anders, denn hier handelt es sich um eine Einverleibung fremder, zum grossen Teil fester Nahrungssubstanzen, unter denen auch ganze lebende eingewanderte Zellen sich befinden. Das Volum einer solchen riesigen Eizelle, wie der Vogeldotter, ist also kein Netto-, sondern ein Bruttovolum, ähnlich dem einer Amöbe, welche bis zur Verunstaltung organische und anorganische Bröckel, ganze Diatomeen etc. in sich aufgenommen. Ihr Nettovolum ist häufig ein um sehr viele mal geringeres.

In ihrem Jugendstadium besonders amöboid beweglich, Pseudopodien aussendend und, wie bei Spongien und Hydropolyphen, selbst Wanderungen unternehmend, ist die junge Eizelle dazu befähigt, neben einer endosmotischen Ernährung, auch aktiv feste Nahrung aufzunehmen. Zu letzterer Art der Nahrungsaufnahme gesellt sich noch eine passive fester Substanzen, wie sie sich besonders für die bereits mehr herangewachsenen, in ihrer Beweglichkeit mehr oder weniger beeinträchtigten Eizellen empfiehlt. Anschauliche Beispiele einer passiven Ernährungsart, gleichsam Mästung, der Eizelle bieten Insekten und andere Arthropoden. So vermisst man in den Eiröhren der *Blatta orientalis* häufig eine scharfe Grenze zwischen dem Ei und der daselbe umgebenden Epithelschicht, indem die inneren Enden der Epithelzellen einen unregelmässigen Zickzacksaum bilden. Diese Enden lösen sich gleichsam in einen Schopf von Protoplasmastreifen, in Fransen auf, welche selbst aus Körnchen bestehen und in den Dotter hineinragen. Ähnliche Bilder fand ich¹⁾ besonders deut-

1) Über die Eiröhren der *Blatta (Periplaneta) orientalis*. *Mém. Acad. St. Pét. VII. Sér. T. XXI № 12*, 1874. u. Die Ernährung u. d. Wachsthum d. Dotters im Insektenei. *Zool. Anz. Bd. 8*, 1885, № 191.

lich an lebenden Praeparaten, die erhöhten Temperaturen auf einem heizbaren Objektische ausgesetzt waren. Man dürfte daher geradezu ein Abströmen oder Abtröpfeln von Partikeln der Epithelzellen als Ernährungsweise der Eier annehmen. Zahlreiche Insekten besitzen sogen. meroistische Eiröhren, nämlich solche, in denen nur ein Teil der jungen Eizellen sich zu fertigen Eiern ausbildet, während sich zwischen diese ganze Gruppen von jungen Eizellen einschieben, die sich zu sogen. Dotterbildungszellen gestalten, welche dem zugehörigen Ei Nahrungssubstanz zuführen. Es kann dies namentlich auch durch einen förmlichen Verbindungsstrang oder Gang bewerkstelligt werden. Siebold (p. 60, 70) hat direkt beobachtet, wie durch den Dottergang von einer hellen eiweiss- oder protoplasmaartigen Flüssigkeit getragene Dotterkörnchen herabzogen und unmittelbar in die Dottermasse der Eianlage übergangen.

Hieran schliessen sich noch diverse Gradationen von Ernährung einer Eizelle auf Kosten anderer, wobei einzelne dieser Gradationen selbst an Paarungserscheinungen anspielen. Ich erlaube mir hier an die Beobachtungen von Reuter über die Eibildung von *Pediculopsis* anzuknüpfen. Die Eizellen (Oocyten) stammen von Zellen (Oogonien) ab, die im Keimlager des blinden Endes des Eierstockes liegen, und rücken, unter stetiger Grössenzunahme, von nachrückenden Eizellen verdrängt, gegen den uterusartigen Eileiter hin. Bei weitem nicht immer erfolgt die Eibildung bis zuletzt nach „solitärem Typus“, sondern geht während der späteren Wachstumsperiode in einen nutritiven über. In diesem Falle findet man die Oocyte mit einer anderen, ihr dicht anliegenden, durch eine Verschmelzungsstelle (Protoplasmabrücke) verbunden. Durch diese letztere treten aus der Anhangszelle Körnchen in die wachsende Eizelle hinüber, welche sowohl dem entleerten Kern, als auch dem Dotter der Anhangszelle entstammen. So wird denn diese zu einer abortiven Nährzelle, welche von der lebenskräftigen Eizelle resorbiert wird. In der unendlichen Verkettung der Naturerscheinungen lässt sich, sollte ich meinen, auch eine Verwandtschaft des von Reuter beschriebenen Vorgangs mit der Kopulation annehmen, eine Befriedigung des Protoplasmahungers auf Kosten von seinesgleichen, gleichsam durch Aussaugen: — man möchte hier an die Ernährungsweise der Acineten denken. Von einem anderen Gesichtspunkte betrachtet lässt sich die Nährzelle auch als einzellige Drüse auffassen,

welche aus ihrem Gewebsverbande gelöst ist. Einer solchen Deutung noch einen Schritt näher bringt uns die nutrimentäre Eibildung von *Ophryotrocha puerilis*, bei welcher, laut Braem und Korschelt, die Oocyte ebenfalls in Verbindung mit einer Hilfszelle steht, welche letztere jedoch sich lange Zeit hindurch unter beständiger Sekretion intakt erhält und erst zum Schluss Degenerationserscheinungen zur Schau trägt. Hier schliessen sich die schon erwähnten Dotterbildungszellen der Insekten in ihrer Deutung als mehrzellige Drüsen an. Reuter (p. 13.) betont ganz besonders, dass bei *Pediculopsis*, im Gegensatz zu *Ophryotrocha*, die zur Hilfszelle sich heranbildende Oocyte in der Regel zunächst jene erwähnte, mit einer Entleerung des Kernes verbundene Umbildung des Plasmas zeigt, und erst später in unmittelbare Nahrungsbeziehung zu einer heranwachsenden Oocyte tritt. Als interessante Ergänzung zum für *Ophryotrocha* Angeführten erinnert Reuter noch daran, dass deren Nähr- und Eizelle stets von Hause aus paarweise zusammengeordnet seien: „Die beiden Zellen lösen sich gemeinsam vom Ovarium ab und werden mit einander vereinigt in der Leibeshöhle gefunden“ (Korschelt u. Heider, p. 348). Hierzu kommt, dass die nutrimentäre Eibildung bei *Ophryotrocha* eine durchaus regelmässige, obligatorische, bei *Pediculopsis* dagegen eine bloss accidentelle, fakultative ist. Von hier nur ein an sich kleiner, prinzipiell jedoch kolossaler Schritt zu einer tatsächlichen vollständigen Verschmelzung zweier Eizellen zu einer einzigen dualistischen Ursprungs. Solches kommt ausnahmsweise beim Pferde-Spulwurm (*Ascaris megaloccephala*) vor. Die Verschmelzung zweier Eizellen ist hier eine vollständige unter Zusammenfliessen der Kerne und Verdoppelung ihrer Chromosomenzahl. Das Produkt solcher Eier sind Riesenembryonen, deren Zellen dieselbe verdoppelte Chromosomenzahl darbieten¹⁾.

Die Summe der vorgebrachten Erwägungen ist bereits dazu angetan, den maximalen Grössenkontrast zwischen Ovulum und Spermium zu mildern, indem die grössten Eizellen, dank dem darin aufgespeicherten Nahrungsballast, zu dem selbst Wanderzellen gehören können, kein Netto-, sondern ein Bruttovolum aufweisen. In der Grössenanalyse der Geschlechtszellen weiter fortfahrend,

1) Beim Embryo von *Lernaea branchialis* fand Peda schen ko jederseits zwei mit einander verschmelzende, einander, wie er es ansieht, auffressende Urgeschlechtszellen.

verweisen wir nun auf die mikroskopischen, eines Nahrungsdotters entbehrenden Eizellen gewisser winziger Insekten, wie die der lebendiggebärenden Blattläuse mit ihrer Schwangerschaft, welche der mikroskopischen Eizelle und ihren Nachkommen im Verlauf der gesammten Embryonalentwicklung eine überreiche Nahrungszufuhr sichert. Ferner sei auf die parasitisch in fremde, grössere Insekteneier abgelegten mikroskopischen Eier der Pteromalinen, Chalcididen, Proctotrypiden verwiesen: inmitten adäquater Nährstoffe bleibt auch hier das Ovulum mikroskopisch klein und bildet unter fortwährender Ernährung den Gesamtvorrat von entsprechend kleinen Embryonalzellen.

Auch seitens der Spermien lässt sich ein Entgegenkommen beiderlei Geschlechtszellen in der Grösse constatieren. Wahrhaft gigantische Spermien besitzt nach Ballowitz der südeuropäische Froschlurch *Discoglossus pictus*. Ihre durchschnittliche Länge beträgt nämlich 2,5 mm., übertrifft also die der menschlichen etwa 50 mal. Allerdings sind diese Spermien sehr dünn und fadenförmig und erscheint daher ihre Masse immerhin gering. Noch bedeutend länger, nämlich 5—7 mm lang, fand man die Spermien eines Muschelkrebsehens.

Schon im J. 1836 entdeckte v. Siebold (Arch. f. Anat. u. Phys.) bei *Paludina vivipara* zweierlei untereinander gemischte Spermien: kleine, gewöhnliche, haarförmige, und grosse wurmförmige, eine Tatsache, welche sich später bei zahlreichen marinen Prosobranchiern wiederfand. Noch mehr, es finden sich neben den gewöhnlichen abnorm grosse Spermien, mit doppelter oder vierfacher Kernmenge, auch bei Vögeln, Anuren, Rhynchoten, Peripatus, Oligochaeten, Nemertinen u. a. (Die wurmförmigen Riesenspermien von *Paludina* sind etwa anderthalb mal länger als die gewöhnlichen fadenförmigen, sind quergestreift, besitzen einen faserigen Achsenfaden, eine dünne Endplatte, von welcher ein Wimperbüschel entspringt).

Riesenspermien können übrigens durch Ausbleiben oder unvollkommene Teilung von Spermatocyten entstehen, und demgemäss zwei Kerne und Schwänze haben. Auch vierfache Spermatiden mit einfachem Kern und vier Achsenfäden hat man bei *Anasa tristis* gefunden. Alles Anomalien. Eine nachträgliche vorübergehende Verkuppelung zweier Spermien mit ihren Köpfen ist bei Insekten und Beuteltieren beobachtet. Ob nicht vielleicht Äusserung eines Protoplasmahungers?

Bei der in Kap. 1 besprochenen einzelligen Lebewelt trafen

wir auf Organismen, deren miteinander konjugierende, den Geschlechtszellen der Metazoen entsprechende Gameten von gleicher Grösse sein können: so bei gewissen Algen. Ja, bei der Gregarine *Styrorhynchus* übertreffen die als männlich zu deutenden Gameten, wie erwähnt, die ruhenden weiblichen an Grösse.

Man staunt mit Recht über den Geschlechtsdimorphismus, welcher sich als so verbreiteter Typus zwischen dem relativ einfach beschaffenen Ovulum und dem kompliziert gebauten Spermium ausdrückt, denn neben der Hauptgliederung eines Spermiums in Kopf (im wesentlichen der Zellkern), Mittelstück (im wesentlichen das Centrosom) und Schwanz (im wesentlichen das Zellprotoplasma) findet sich eine weitere Sonderung von Organellen, deren Zahl und Kompliziertheit, so namentlich nach den Untersuchungen von Meves für die Säugetierspermien, überraschend sind. Der mehr oder weniger vom Protoplasma entblösste Kopf, welcher ursprünglich als rundlich zu denken, erscheint häufig stab- oder zapfenförmig in die Länge gezogen oder sichel- und löffelförmig, bei gewissen Beuteltieren sogar hufeisenförmig gebogen. Am Kopfe kann sich eine wohl ausgebildete Spitze, das Perforatorium, befinden, welches zur Durchbohrung des Eies dient und für *Discoglossus* von Ballowitz als hart und brüchig bezeichnet wird. Das Perforatorium soll von einem Teil des Idiosoms gebildet werden. Der mehr oder weniger lange Schwanz, das zu einer Geissel ausgezogene Protoplasma der Samenzelle, enthält einen Achsenfaden, welcher über die Spitze des Schwanzes noch um ein gutes Stück vorragen kann. Dieser Achsenfaden dürfte auf das lang ausgezogene Centrosom zurückzuführen sein. Auch ein Spiralfaden wird am Schwanz beschrieben, an dessen Aufbau sich Mitochondrien beteiligen sollen. Hier und da, so namentlich bei den Amphibien, findet sich, als Ergänzung zum geisselförmigen Schwanz, eine lange als Leiste oder Saum vorstehende Pseudopodie — als solche darf man das betreffende Gebilde wohl ansprechen — eine sich wellenförmig bewegende, sogen. undulierende Membran, an welcher ihrerseits bauliche Einzelheiten beschrieben werden. Ihrer hier nur kurz skizzierten staunenswerten Komplikation nach erinnern die Spermien auffallend an bestimmte Repräsentanten aus der Klasse der Geisseltierchen, der Flagellaten. So ähneln z. B. nach Dangeard die Spermien der Haie und Lungenschnecken den Zoosporen von *Polytoma uvella*. Wassilewski und

Waldeyer hoben besonders die Aehnlichkeit der Spermien der Feuerkröte (*Bombinator*) mit *Herpetomonas Lewisi* hervor.

So erstaunlich die baulichen Komplikationen der Spermien und der Flagellaten mit ihren primären, sekundären und sogar tertiären Organellen auch sein mögen, so bringt es die Natur dennoch zuwege, sie momentan, wie mit dem Wink eines Zauberstabes, sich aus einer einfachen typischen Zelle, der Spermatide, gleichsam durch urplötzliche Kristallisation bilden zu lassen¹⁾. Die hierbei vor sich gehende Zellmetamorphose lässt die Umbildung einer Raupe zum Schmetterling weit hinter sich. Dergleichen Zellmetamorphosen, und zwar sowohl vor-, als auch rückschreitende, hängen häufig mit der Encystierung Einzelliger zusammen. Im encystierten Zustande fehlen den Geisseltieren, Wimperinfusorien, Sporentieren Scheinfüsschen, Wimpern, Geisseln, Wellenmembranen sowohl, als auch Zellenmund mit Zellenschlund, der Zellenafter. Durch Sprengung der Cyste wieder in Freiheit gesetzt, restituieren die betreffenden Wesen momentan die ihnen verlustig gegangenen Organelle mit derselben Leichtigkeit, mit welcher sie bei der Encystierung zerrinnen. Uebrigens auch ohne Encystierung sieht man ähnliche Zellmetamorphosen sich vollziehen, so z. B. bei *Trypanosoma fusiforme* (nach W. Danilewski). — Hier ist es am Platze, auch einer gelegentlich an Spermien beobachteten, ebenso momentanen regressiven Metamorphose zu gedenken. Meines Wissens wurde die erste derartige Beobachtung von Owsjannikow gemacht. Derselbe sah nämlich Fischspermien nach längerem Verweilen im Wasser ihre Schwänzchen einziehen. War in diesem Falle das Einziehen wohl durch eine chemische Beeinflussung erzeugt, so verhielt es sich wesentlich anders in einem von mir angestellten Experiment an den Spermien des *Sipunculus nudus* (l. c.). In einem lebend untersuchten Blutstropfen dieses Wurmes fanden sich in beträchtlicher Anzahl ausgebildete, ihre charakteristischen Bewegungen ausführende Spermien; doch genügte es die zum Schutz

1) Nach Meves' Untersuchungen bei Mensch und Meerschweinchen wird die Umbildung der jungen, rundlichen Samenzelle in ein geschwänztes Spermium eingeleitet durch einen aus der Zelle hervortretenden fadenförmigen Fortsatz des hinteren Centrosoms. Um diesen herum fließt, so möchte ich mich ausdrücken, das Zellprotoplasma nach, etwa wie bei Radiolarien an den Achsenfäden. Der Fortsatz bildet den Achsenfaden der Spermie. (Schemata bei Waldeyer in Hertwig, p. 190).

des Präparates gegen Zerquetschung unter das Deckgläschen geschobenen Papierstreifen zu entfernen, um, offenbar infolge der Erschütterung, sämtliche Spermien zu veranlassen ihre Schwänzchen einzuziehen und sich in Kügelchen umzuwandeln, in welchen der ihnen entsprechende schwächer das Licht brechende Saum einen Gegensatz zu dem stark lichtbrechenden, aus dem Köpfchen entstandenen Kern bildete. Nach einer Ruhepause zog sich der Saum in einen Faden aus, welcher darauf unter steter Verlängerung den gesamten hellen Saum in sich aufnahm, wonach die Spermien vollständig wieder hergestellt waren.

Besonders zu unterstreichen ist aber die so bekannte Tatsache, dass ein endgültiges Flagellatenstadium für die Spermien durchaus nicht unerlässlich ist, sondern vielmehr die Spermien auch, gleich der Eizelle, auf dem Rhizopodenstadium zeitlebens verharren können. Sie stellen alsdann mehr oder weniger amöboid bewegliche, in Ruhepausen rundliche typische Zellen dar. (Es gibt übrigens auch bizarre, ungewöhnliche Spermienformen, welche wir nicht zu erklären wissen, für welche wir jedoch auf analoge Gestalten im Kreise der Protozoen und Protophyten, so bei Radiolarien, Dinoflagellaten, hinweisen können).

Bei allgemeinen phylogenetischen Betrachtungen pflegt man als Ausgangspunkt ausschliesslich die rhizopodenähnlichen, im wesentlichen allerwärts gleichförmigen Eizellen zu berücksichtigen, die ihr zur Seite stehenden, so mannigfachen Spermien aber unberücksichtigt zu lassen. Vom Standpunkte eines dualistischen, zweizelligen Ursprungs von Organismen müsste hierin geradezu eine Unterlassungssünde liegen. Doch auch für einen entschiedenen Vertreter eines im morphologischen Sinne einzelligen Ursprungs der Lebewesen gibt die Vielgestaltigkeit und bauliche Kompliziertheit der meist flagellatenähnlichen Spermien zu denken. An eine systematische Klassifizierung derselben kann hierbei allerdings nicht gedacht werden. Dies um so weniger, als die Organelle der Einzelligen sich keiner vergleichend-anatomischen Analyse auf phylogenetischer Grundlage fügen wollen: scheinen sie doch jedesmal unmittelbar durch Molekularvorgänge hervorgezaubert zu werden, etwa wie die Kristallformen, welche bei ein und derselben Substanz, je nach Umständen, selbst verschiedenen Systemen angehören können; während andererseits aber ganz heterogene Stoffe dieselben Kristallformen aufweisen. Nur in diesem Sinne, und nicht in dem einer etwaigen Blutsverwandtschaft, lässt sich die Tatsache deuten, dass die Spermien von Lungenschnecken und Haien so auffallend den Zoosporen einer *Polytoma*

uvella gleichen. — Die Spermien sind, analog den Gesamtmännchen der Metazoen, als Kümmerwesen zu betrachten, welche, trotz ihrer Kümmerlichkeit, ja dank derselben, auf einen höheren Differenzierungsgrad gedrängt werden: stellen doch dieselben halbautonome, protozoenartige Abkömmlinge eines komplizierten Zellenstaates dar. (S. Kap. 9).

Was beiderlei Geschlechtszellen ferner miteinander gemeinsam haben, ist ihre embryonale Abstammung von Urgeschlechtszellen, welche man früher gern mit dem Terminus „Ureier“ bezeichnete. Von diesen führt durch stete Vermehrung der Weg aufwärts zu wahren weiblichen Elementen, den Eizellen, und zwar unter Beibehaltung, bzw. Zunahme der Grösse, und zu genuin männlichen Elementen, den sogen. Spermatiden. Die letzteren können gestaltlich zeit ihres Lebens als typische runde, amöboide Zellen verbleiben und alsdann auch ohne weiteres in Spermien umbenannt werden, oder aber sie unterliegen bereits in den Hodenkanälchen, bzw. den Hodenfollikeln, einer Metamorphose zu typischen geschwänzten (oder sonst aberrant geformten) Wesen. Die auf die Bildung von Spermien gerichtete Zellvermehrung erfolgt viel rascher und massenhafter als die der sich stets zum Wachstum Zeit nehmenden Eizellen. Daher die Kleinheit der Spermatiden (Spermien), welche die Schuld daran trägt, dass die Spermatogenese in ihren Einzelheiten so viel schwerer als die Oogenese zu verfolgen ist und sich noch immer nicht erschöpfend allgemeingültig darstellen lässt.

Ehemals liess man die Spermien gern endogen in einer Mutterzelle entstehen und deutete demgemäss die Garben aus dicht gedrängten Spermien, welche so vielfach in entsprechenden Präparaten, von den Schwämmen bis zu den Wirbeltieren, gefunden werden. Einer nunmehr durchgedrungenen Deutung gemäss kommen aber diese Garben dadurch zustande, dass junge Spermien dicht gedrängt sich massenhaft mit ihren Köpfen, selbst gelegentlich auch tiefer, in benachbarte Zellen einbohren und dabei wohl auch verkleben¹⁾. Mag nun auch die alte Lehre von einer endogenen Spermienbildung momentan verlassen sein, so findet man doch in der Literatur so manche, noch nicht genügend widerlegte, diesem Bildungsmodus entsprechende Angaben. Für denselben dürfte, auf Grund der Parallele zwischen den Vorgängen bei Proto- und Metazoen,

1) Ein gewisses Gegenstück zur alimentären Eibildung. Bei dieser beansprucht jedes Ei für sich eine ganze, ja mehrere Nährzellen, während Massen der genügsamen winzigen Spermien mit einer gemeinsamen Zelle, bei den Wirbeltieren einer Fusszelle der Hodenkanäle, fürlieb nehmen.

schon die Entstehungsweise der Mikrogameten bei Coccidien und Haemosporidien eintreten.

Ein für die Spermatogenese empfehlenswertes Objekt dürfte der im Golf von Neapel häufige *Sipunculus nudus* abgeben mit seinen sogen. „schwimmenden Hoden“. Die Anfänge derselben sind isolierte, in der Leibeshöhle flottierende runde Zellen, die, gleichsam durch Segmentation, morulaartige Zellaggregate erzeugen, welche schliesslich in freischwimmende Spermatiden, bzw. Spermien, zerfallen. Sollte hier Mutter Natur so gröblich gegen das Prinzip der Sparsamkeit verstossen und, statt einer einzigen Stammzelle, so viele Einzelzellen innerhalb des morulaartigen Zellhaufens einer Reifeteilung unterwerfen? (S. meine oben zitierte Abhandl. über *Sipunculus*). Uebrigens gibt auch Hertwig (1912, p. 15) zu, es wäre irrtümlich zu behaupten, dass die sexuelle Differenzierung ein Vorgang sei, welcher überall mit der Reifeteilung in einen notwendigen Zusammenhang gebracht ist. Und so wäre es auch nicht ausgeschlossen, dass die mit der Reifeteilung verbundene, in einer Chromatinverminderung bestehende Differenzierung der Spermatozoen in die Zeit der Spermatogonien (Ursamenzellen) zurückverlegt worden ist.

Da die Fähigkeit der Fortpflanzung keiner Stufe organischer Genese fremd ist, so möchte man die Frage aufwerfen, ob sich nicht bei gewissen Lebewesen auch die Spermatiden, diese jungen, noch nicht metamorphosierten Spermien, als solche in mehr oder weniger Generationen weiter fortpflanzen¹⁾ und daher die zur Befruchtung gelangenden Spermien einer späteren Generation als das durch sie zu befruchtende Ovulum angehören, genealogisch also Nachkommen des Reifeies, Furchungskugeln, bzw. Embryonalzellen, entsprechen?

Im Zusammenhang mit den hier zusammengestellten Tatsachen und Erörterungen ergibt sich die Frage nach dem genaueren Verwandtschaftsgrade der miteinander kopulierenden Keimzellen, diesen in Zellgenerationen ausgedrückt. Eine Zugehörigkeit von beiderlei Gameten zu ein und derselben Zellgeneration tritt — wie bereits aus Kap. 1 zu ersehen — beson-

1) Wenigstens einen Ansatz hierzu sehen wir bei der durch *Nowaschin* entdeckten, vielfach bestätigten sogen. doppelten Befruchtung der Pflanzen. Bei dieser liefert das zu einem langen Schlauch ausgewachsene Pollenkorn, statt in toto mit der entsprechenden Oosphaere zu verschmelzen, zwei Tochterzellen, (welche, beiläufig bemerkt, vom Protoplasma des Pollenschlauches fast oder vollständig entblösste Kerne vorzustellen scheinen). Von diesen beiden Zellen verbindet sich die eine mit der Oosphaere, die andere mit der Stammzelle des Eiweisskörpers.

ders gut ausgesprochen bei gewissen Protisten und Protozoen zu Tage. Hierbei kann die Verwandtschaft geradezu eine geschwisterliche sein. Bei andern ist die Zugehörigkeit beiderlei Gameten zu verschiedenen Zellgenerationen zweifellos, doch sind sie immerhin noch nahe verwandt. So bei den Coccidien und Haemosporidien. Hier verhalten sich die als Schwärmer erscheinenden männlichen Gameten zum eähnlichen weiblichen wie dessen Geschwisterkinder oder Geschwister-Kindeskinder dieses oder jenes Grades. Welchen Grades, lässt sich aus der Zahl der von einem männlich veranlagten Zellindividuum gelieferten Schwärmer leicht berechnen, da deren Erzeugung durch eine Vermehrung in geometrischer Progression mit dem Exponenten 2 erfolgt. Je höher auf der organischen Stufenleiter empor, um so grösser dürfte im allgemeinen der genealogische Abstand zwischen Ei- und Samenzelle sein. — Ein allerdings nur sehr entfernt annähernder Masstab für den Abstand in der Zahl der Zellgenerationen zwischen beiderlei Geschlechtszellen lässt sich auch auf die Weise gewinnen, dass man zunächst das Nettovolum der Eizelle durch das der Spermie oder, was dasselbe ist, das der Spermotide — beide nach der bekannten Formel für das Volum einer Kugel bestimmt — dividiert, und sodann nach dem Quotienten die Zahl der betreffenden Generationen berechnet, unter Zugrundelegung der Annahme, dass dieselben durch Vermehrung in geometrischer Progression mit dem Exponenten 2 entstanden sind. Bereits im J. 1847 hat K. B. Reichert (Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Samenkörperchens d. Nematoden. Arch. f. Anat. u. Physiol., p. 126) den Eizellen nicht die Samenzellen, sondern die Samenmutterzellen als gleichwertig gegenüber gestellt.

„Es hat bekanntlich nicht an Stimmen gefehlt — heisst es bei Korschelt u. Heider, p. 467 — welche das Spermatozoon nicht ohne Weiteres dem Ei gleichsetzten, sondern vielmehr die Summe der aus einer Keimzelle hervorgegangenen Spermatozoen als Aequivalent des Eies betrachteten. Im Hinblick darauf, dass auch die weibliche Keimzelle, ehe sie zum Ei wird, eine Anzahl Teilungen durchmacht, werden wir nicht anstehen, diejenigen Zellen, welche in beiden Fällen das Ende der Teilungen erreicht haben, d. h. die gereifte Samen- und Eizelle, einander gleich zu stellen. Sie haben zuletzt ganz entsprechende Teilungszustände durchlaufen, als deren Resultat sich eine Gleichwertigkeit wenigstens ihrer Kerne ergab, wenn auch die Zellen selbst, entsprechend ihrer verschiedenen Funktion, recht different ausgebildet erscheinen. Diese beiden Zellen sind es jedenfalls, die bei der geschlechtlichen Fortpflanzung (mit Ausnahme gewisser Fälle — Parthenogenesis) für die Hervorbringung des neuen Organismus erforderlich sind.“ Diesem

Résumé des gegenwärtigen Standpunktes mich im ganzen anschliessend, glaube ich, dass seine Gültigkeit durch eine gelegentliche Vermehrungsfähigkeit der Spermatiden ebensowenig beeinträchtigt wird, wie etwa die sexuelle Fortpflanzung ausgebildeter Wesen durch gelegentlich eingeschobene Paedogenese. Es schliesst sich diesem das in Kap. 3 über die sogen. Reifeteilung Vorzubringende an.

Unter Berücksichtigung des in Kap. 1 Dargelegten ist das gegenwärtige dazu angetan, die beiderartigen Geschlechtszellen wegen ihres Ursprungs aus indifferenten Zellelementen sowohl, als auch wegen ihrer auf niederer Stufe grossen Konformität, inniger miteinander zu verknüpfen. Der in typischen Fällen hochgradige Dimorphismus von beiderlei Keimzellen mit einem Abstand, wie er der extremsten Divergenz zwischen Rhizopoden und Flagellaten entspricht, äussert sich in einem blossen Wachstum der zu Eiern werdenden indifferenten Zellen unter reichlicher Aufnahme von Reservestoffen, bei Einschränkung der Beweglichkeit, jedoch unter Beibehaltung der Fortpflanzungsfähigkeit; während, im Gegensatze hierzu, diejenigen indifferenten Geschlechtszellen, welche Spermien liefern sollen, sich überaus rasch unter Grössenabnahme vermehren und in ihrer jüngsten Generation trotz, und wohl gerade wegen, stofflicher Verarmung, durch eine Zellmetamorphose sich auf die Stufe mit Organellen, namentlich Bewegungsvorrichtungen ausgestattet, dafür der Vermehrungsfähigkeit barer Wesen schwingen. Trotz der extremen Unterschiede auf typisch höchsten Stufen, bleiben beiderlei Geschlechtszellen genetisch und morphologisch innig miteinander verknüpft, etwa wie die sexuell-dimorphen ein- und vielzelligen Organismen.

Kap. 3. Die sogen. Reifeteilung der Geschlechtszellen.

Bereits seit vielen Dezennien ist es bekannt, dass aus der Eizelle vor Eintritt der Embryonalentwicklung nacheinander zwei kleine Kügelchen hervorquellen, von welchen sich das erste darauf in zwei sekundäre zerteilt. Als vergängliche, bald zugrunde gehende Gebilde hielt man sie mehrfach für eine Ausscheidung von unnützen Stoffen. Ihre Entstehung am zukünftigen animalen Pol des Embryo schien ihnen andererseits eine geheimnisvolle Bedeutung zuzusprechen und brachte ihnen die Bezeichnungen

von „Richtungskörperchen, Richtungsbläschen, Polkörperchen“ ein. In der Folge erwiesen sich die betreffenden Gebilde als aus Protoplasma und Kern bestehend, gelegentlich auch Pseudopodien aussendend; demgemäss als Zellen, und zwar als winzige Produkte einer sehr ungleichen Teilung der Eizelle, als deren Töchter und Enkelinnen. Hierbei sind diese Nachkommen nicht bloss in bezug auf ihre Grösse, sondern auch auf die Zahl der Chromosomen reduziert, indem sie nur die Hälfte der ursprünglich der Eizelle zukommenden aufweisen. Von den drei Richtungskörperchen hat das erste noch die ursprüngliche Chromosomenzahl, weil bei seiner Entstehung, der allgemeinen, für Zellteilungen üblichen Regel nach die Chromosomen der Eizelle sich spalten, halbieren, und die Produkte sich gleichmässig auf die Tochterzellen verteilen. Das so entstandene Richtungskörperchen beeilt sich jedoch seinerseits dermassen mit einer neuen Teilung in zwei sekundäre, dass seine Chromosomen ohne Zerspaltung, wie sie da sind, halbart auf die beiden sekundären Tochterkörperchen verteilt werden. Nach letzterem beschleunigten Modus erfolgt auch die Bildung des zweiten primären Richtungskörperchens, wobei als Hauptergebnis eine Reduktion der Chromosomen der Eizelle auf die Hälfte konstatiert wird. Dieses letztere ermöglicht dem Ovulum befruchtet zu werden, d. i. ein Spermium mit derselben, reduzierten Zahl von Chromosomen aufzunehmen. Man pflegt die eben erwähnten Reduktionsvorgänge als Eireifung zu bezeichnen, übersieht aber hierbei, dass das sogen. „Reifei“ durchaus nicht die frühere Eizelle, sondern eine Grosstochter derselben vorstellt. Es liesse sich dabei wohl einwenden, die Eizelle teile sich hier im Grunde genommen nicht, sondern pflanze sich lediglich durch Knospung fort, und bei dieser Art von Fortpflanzung gibt jegliches Wesen seine Individualität nicht auf. Für den vorliegenden Fall passt diese Deutung aber nicht, da auch der Bildung der Spermatiden (= Spermien) ganz analoge Reduktionsteilungen vorausgehen, wobei eine Grössendifferenz der Tochterzellen, wie sie zwischen Ei- und Richtungskörperchen in die Augen springt, nicht vorhanden ist. Wesentlich ist auch, dass alle bei der Spermatogenese in Betracht kommenden vier Descendenten sich zu Spermien gestalten, keiner von ihnen, gleich den Richtungskörperchen, etwa durch Armut an Protoplasma, zugrunde geht.

Nicht immer verläuft der Vorgang genau nach dem geschilderten Schema. So soll nach neueren Forschungen beim Menschen die Bildung

der Spermien gleichsam in zwei Absätzen erfolgen, indem schon die erste Reifeteilung eine Reduktionsteilung ist. Es hat nämlich die menschliche Samenmutterzelle 20 Autochromosomen und 2 X-Chromosomen; ihre beiden Tochterzellen haben bereits nur je 10 Autochromosomen nebst je 2 X-Chromosomen, ihre vier Enkelzellen, die Spermatiden (= Spermien) jedoch nur je 5 Autochromosomen, zu welchen sich in zweien der Enkelzellen noch je 2 X-Chromosomen gesellen. Auch bei *Rhabdonema nigrovenosum* soll nach B. Schleip schon die erste Reifeteilung der Spermien eine Reduktionsteilung sein. (Dieses gelte jedoch nur für die Autochromosomen, indem das X-Chromosom sich bei der ersten Reifeteilung halbiert und erst bei der zweiten ungeteilt der einen der Spermatiden verbleibt).

Kehren wir nunmehr zu den Reifeteilungen der Eizellen zurück, so wäre auch für diese, und zwar als längst bekannte Tatsache, darauf hinzuweisen, dass die Zahl der Richtungszellen nicht ausnahmslos dem obigen Schema folgt. So fand Warneck bei *Limnaeus* nur in seltenen Fällen alle 3 Richtungsbläschen, während es mir (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXVII, p. 591) kein einziges Mal vergönnt war ihrer mehr als 2 anzutreffen. Die vorhandenen entsprachen, wie selbstverständlich, den beiden primären. Dem zuerst entstandenen fehlte es offenbar an der üblichen Vermehrungsenergie. Weiter unten wollen wir Beispiele kennen lernen, in denen die Zahl der Richtungszellen sich auf eine einzige beschränkt. Prinzipiell noch bemerkenswerter sind jene entgegengesetzten Variationen, wie sie namentlich bei *Ascaris* beobachtet wurden, bei welchen sich die Zahl der Richtungszellen durch weitere Teilung vermehrte.

Nicht minder wichtig sind diejenigen Fälle, in welchen Richtungszellen eine abnorme Grösse aufweisen. Boveri fand in den Eiröhren von *Ascaris megalocephala bivalens* neben normalen Eiern solche, welchen eine Zelle anhängt. Kautzsch übernahm die nähere Untersuchung. Die Anhangszelle erwies sich als zweiter Richtungskörper und zeigte alle Uebergänge von der gewöhnlichen Grösse bis zu einer das Ei erreichenden, ja übertreffenden. (Abnorm grosse Richtungskörper, und zwar sowohl zweite als erste, wurden übrigens schon früher bei *Ascaris* beschrieben). Eine genügende Menge von Eiplasma vorausgesetzt, zeigt diese Nebenzelle eine Umwandlung der Chromosomen zu Schleifen, erhält einen ruhenden Kern und liefert darauf einen Haufen von Embryonalzellen, wenn auch keine weitere Embryonal-

entwicklung. Hier schliesst sich als besonders eklatant das für den Wurm *Prosthecaereus* Beobachtete an. Bei diesem pflegt unter gewissen Umständen die erste Richtungszelle an Grösse der schwesterlichen Eizelle kaum nachzustehen, ein Spermium zu empfangen und nicht nur einem Haufen von Embryonalzellen, sondern sogar einem richtigen Embryo den Ursprung zu geben.

Die Summe des soeben Vorgebrachten beweist zur Genüge die nahe Verwandtschaft und prinzipielle Uebereinstimmung der Richtungszellen mit den Eizellen, aus denen sie durch Teilung, nicht Knospung, entstehen.

Dass die Befruchtung der Geschlechtszellen eine vorhergehende Eliminierung ihrer halben Chromosomenzahl voraussetzt, liegt auf der Hand. Ist doch die Befruchtung mit einer Verdoppelung der Chromatinmenge im Ei verknüpft, dank welcher sich offenbar die Chromatinmenge in sämtlichen Zellen der Organismen von Generation zu Generation in geometrischer Progression usque ad infinitum steigern müsste, was eine morphologische und physiologische Unmöglichkeit darstellen würde. Zur Beseitigung des überschüssigen Chromatins sind verschiedene Mittel denkbar, wie Auflösung oder Ausstossung desselben, eine Art und Weise, zu welcher die Natur bei niederen tierischen und pflanzlichen Wesen gegriffen (s. u.), und dann die für die Mehrzahl der Organismen oben erwähnte Art der Zellteilung. Hiermit wäre die Zweckmässigkeit, als *Causa finalis*, der Reifeteilung vollkommen überzeugend klargelegt¹⁾. Da nun aber einmal die exacte Wissenschaft sich nicht mit teleologischen Erwägungen abspesen lässt und sich allerwärts nach einer *Causa efficiens* umsieht, so dürfte dies auch im vorliegenden Falle zu verlangen sein. Hier drängt sich uns unwillkürlich das biogenetische Grundgesetz auf, demgemäss ein jeglicher Organismus in seinem Werden die Stufen seiner Voreltern durchschreitet und mithin

1) Eine anderweitige, gleichfalls teleologische Deutung der „Eireifung“ bringt Iwanzoff (p. 364). Derselbe hatte nämlich experimentell ein massenhaftes Eindringen von Spermien in noch nicht ganz ausgebildete Echinodermeneier mit darauf folgender Verdauung derselben beobachtet und glaubt daher, dass durch ein Herausstossen eines beträchtlichen Teils des Kerns dem Ei die Fähigkeit genommen wird, das bei der Befruchtung eindringende Spermium zu verdauen. Dieser Hypothese tritt schon die Erwägung entgegen, dass zu einer etwaigen, fermentativ zu denkenden Verdauung eines Spermiums auch ein Minimum der dabei wirksamen Substanz genügen müsste.

auch mit seinen ältesten, einfachsten Urahnen beginnt. Wir denken uns daher den Urahn eines Metazoons nicht schlechtweg als amöbenartiges Wesen, welches von der Eizelle, wie sie uns im Eierstock entgegentritt, wiederholt wird, sondern als solches, welches bloss über die halbe Chromosomenzahl (oder Chromatinmenge) verfügte und welchem die wenn auch an sich sehr alte Institution der Kopulation noch fremd war. In der Regel kehrt ein Metazoon nur auf kurze Zeit zur ursprünglichen, „haploid“ mit Chromosomen ausgestatteten einzelligen Stufe zurück; doch kann diese gelegentlich, beim Ausfall einer Befruchtung, sich entweder zeitweilig durch einige Zellgenerationen prolongieren, oder aber — in den Fällen typischer Parthenogenese — ganze Individuen erzeugen, deren sämtliche Organe, nicht bloss Keimdrüsen, aus durchgehend haploid mit Chromosomen ausgestatteten Zellen bestehen, wie z. B. die der Männchen der Bienen, Wespen und Ameisen.

Von hohem, auch allgemein-theoretischem Wert scheint mir folgende, die Spermatogenese der Honigbiene betreffende Beobachtung von Meves. Hier geht die erste Reduktionsteilung, die Teilung der Spermatocyten erster Ordnung, dermassen vor sich, dass statt zweier gleich grosser Zellen zwei ungleiche entstehen, von denen die kleinere an ein Richtungskörperchen erinnert, woraus sich eine weitere Annäherung von Ovulum und Spermium ergibt¹). Was aber von ganz besonderer Bedeutung sein dürfte, ist der Umstand, dass dies, sagen wir, männliche Richtungskörperchen kernlos ist und bloss ein Protoplasmaklumpchen vorstellt. Man möchte sich hier zur Hypothese verleitet sehen, das kernlose Richtungskörperchen als Cytode im Sinne von Haeckel aufzufassen. Wir hätten es alsdann mit einem Rückschlag auf die neuerdings vielfach angezweifelten Moneren zu tun. Zur Stütze dieser Hypothese müsste man allerdings amöboide Bewegungen und Vermehrung des betreffenden Gebildes, sei es bei der Drohne, sei es bei einem andern Wesen, beobachten²).

1) Nach v. Baehr (1909) teilen sich übrigens auch bei *Aphis saliceti* die Spermatocyten 1. Ordnung ungleich in die beiden Spermatocyten 2. Ordnung: in eine kleine (einem Richtungskörperchen entsprechende) zugrundehende und eine grosse, im Alleinbesitz von einem akzessorischem Chromosom und Mitochondrien sich befindende; diese ergibt die Spermatide.

2) Ziegler erwies die Möglichkeit eines Furchungsprozesses auch an Eiern, deren Kern entfernt war.

In Anbetracht der festen Begründung des biogenetischen Grundgesetzes befürchte ich nicht, mich in einem Circulus vitiosus zu bewegen, wenn ich die kernlosen Richtungskörperchen als Bestätigung für die reale Existenz von Moneren, sei es auch nur in der Urzeit, deute. Dass kernlose Richtungskörperchen gerade von haploid mit Chromosomen ausgestatteten, also schon an sich Rückschlagswesen darstellenden Eizellen abstammen, wäre durchaus verständlich. Zum Tatbestand bei der Drohne wäre noch nach Meves hinzuzufügen, dass die betreffende, sich so ungleich teilende Spermatocyte zwar eine Aequatorialplatte bildet, diese aber bei Abschnürung des kernlosen „Richtungskörperchens“ ungeteilt bleibt, um sich erst bei der zweiten Reifeteilung zwischen zwei Spermatiden zu teilen; und ferner noch, dass die letzteren von ungleicher Grösse sind und nur die grössere, bzw. das daraus entstehende Spermium, befruchtungsfähig ist. Diese Tatsachen beeinträchtigen unsere hypothetischen Betrachtungen wohl schwerlich.

Bei der Gallwespe *Neuroterus lenticularis* ist nach Doncaster (angeführt nach Hertwig, 1912, p. 38) die erste Reifeteilung bei der Samenbildung, genau wie bei der Drohne, mit der Abschnürung eines kernlosen „Richtungskörpers“ verknüpft; während die Produkte der zweiten Reifeteilung zwei Spermatiden, bzw. Spermien, liefern, (welche, bis auf ein rätselhaftes Körperchen, das nur der einen zukommt, miteinander übereinstimmen). Dieselbe Gallwespe besitzt Weibchen, welche parthenogenetisch Eier liefern, die alle untereinander übereinstimmend zu sein scheinen, aber, je nachdem ob sie zu Männchen oder Weibchen bestimmt sind, sich in der Reifungsperiode verschieden verhalten. Während die Männcheneier zwei Richtungskörperchen abschnüren und die halbe Chromosomenzahl (10) erhalten, fehlt bei den Weibcheneiern die Bildung von Richtungskörperchen und verbleibt ihnen die volle Chromosomenzahl (20). Der Verfasser erklärt dies Fehlen dadurch, dass der Kern der Weibcheneier frühzeitig in die Tiefe rückt. — Doncaster hat „gezeigt, dass die Eier der Blattwespen zwei Richtungsteilungen durchlaufen können, ohne dass eine Reduktion der Chromosomenzahl eintritt“ (Schleip, p. 280). — Wie Morgan (1909) feststellte, bilden hingegen die Eier der Stammutter von *Phylloxera fallax* nur einen einzigen Richtungskörper ohne Reduktion der Chromosomenzahl. Hier hätten wir nur Versuche zu einer phylogenetischen Verjüngung.

Schon Weismann hat betont, dass bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern die zweite Reifeteilung wegfallen müsse,

da dem Ei kein Ersatz von Chromosomen durch ein Spermium zukomme. Es trifft diese Erwägung gewiss zu, vorausgesetzt, dass die erste Teilung kein, sagen wir „taubes“ (kernloses) Körperchen gibt, oder aber, dass auch das zweite primäre Körperchen und seine Schwester, die definitive Eizelle, infolge einer Spaltung sämtlicher Chromosomen keine Einbusse an deren Zahl erleidet. Uebrigens erscheint als genügend festgestellt, dass bei weitem die meisten bisher untersuchten, sich parthenogenetisch entwickelnden Eier nur je ein Richtungskörperchen erzeugen. (Je zwei findet man bei *Aphis* nach Blochmann und bei *Liparis* nach Platner). Brauer fand bei der parthenogenetisch sich fortpflanzenden *Artemia salina* zwei Modifikationen von Reduktionsteilung: bald entsteht überhaupt nur ein einziges Richtungskörperchen, bald entsteht noch das zweite, um aber sofort wieder mit der grossen Schwesterzelle, dem Ei, zu verschmelzen. So bleibt denn in jedem Falle die Chromosomenzahl unverändert, statt mit jeder Generation auf die Hälfte zurückzugehen und rapide an der Grenze völliger Erschöpfung anzulangen.

Im allgemeinen ist die Frage nach den „Reifungsvorgängen“ der Protozoen noch wenig erforscht (Doflein). Nur bei Haemosporidien scheinen typische Richtungskörperchen gebildet zu werden (Schaudinn). Doch handelt es sich bei allen entsprechenden Chromosomen immerhin um ein Ausstossen von Chromatinbestandteilen des Kernes. Es kann dasselbe offenbar, wie bei gewissen Algen, auch ohne Vermehrungsruck vor sich gehen, was eine Rückkehr zum chromatinärmeren Vorfahren nicht ausschliesst.

Sehr eigentümlich sind die „Reifeerscheinungen“ der Wimperinfusorien. Deren Mikronucleus, dieser ursprüngliche und Hauptkern, vermehrt sich successive unter Zweiteilung, wobei von den vier Enkelmikronuclei drei zugrunde gehen, der vierte aber, durch abermalige Teilung, zwei Urenkelmikronuclei erzeugt. Von den Reifeteilungen männlicher und weiblicher Elemente der Metazoen unterscheidet sich dieser Vorgang im Wesentlichen nur darin, dass das Protoplasma, das „Zellsoma“ des Infusors daran keinen Anteil nimmt, vielmehr als Syncytium die Nachkommen des Mikronucleus enthält, die Vermehrungsvorgänge also einen endogenen Charakter tragen, und zwar eigentümlicher Weise unter Erhaltung ein und desselben Zellsomas mit all seinen Organellen, dieses den Urenkeln intakt überlassend. (Auf die mit der soeben geschilderten verkappten Vermehrung des Infusors zusammenhängende Chromatinreduktion gehe ich hier nicht ein). Um die dem Wesen nach

selbständig, wenn auch durch eine verkappte Zellvermehrung, bei den Infusorien erfolgende Verjüngung deutlicher hervortreten zu lassen, übergang ich als eine nebenherlaufende Erscheinung die unter lokaler Verschmelzung vor sich gehende Konjugation zweier Individuen. Diese Verschmelzung der beiden, nunmehr ein Doppelsyncytium vorstellenden Wesen ermöglicht einen direkten Austausch zweier Wanderkerne und die darauf erfolgende Verschmelzung derselben mit je einem stationären Kern. — In der erwähnten, endogen vor sich gehenden Reduktionsteilung könnte man einen Rückschlag auf die eines komplizierten Zellsomas noch entbehrenden Urformen erblicken. Im selben Sinne lässt sich auch die gelegentliche Beobachtung deuten, nach welcher der durch Verschmelzung zweier neugebildete Mikronucleus sich sofort an Ort und Stelle wiederholtlich vermehrt, worauf nach Entkonjugierung und nachfolgender Vermehrung der Paarlinge die Nachkommen des neuen Mikronucleus allmählich auf die Nachkommen der betreffenden Individuen bis zur Erreichung der Einzahl verteilt werden¹⁾.

Bei den Pflanzen erscheint die Verringerung der Chromosomenzahl nicht immer an die Bildung von Richtungskörperchen geknüpft. So sind in Sonderheit, trotz vielfacher Untersuchungen, bei zahlreichen Algen keine Richtungskörperchen gefunden worden. Sie fehlen namentlich auch allen mit beweglichen, gleich oder verschieden gestalteten Gameten ausgestatteten Algen, ja, es lässt sich, laut Oltmanns, für die Algen überhaupt das Vorkommen von Richtungskörperchen im tierischen Sinne bezweifeln. So dürfte denn die Verringerung der Chromosomenzahl bei Pflanzen nicht immer an eine Zellvermehrung geknüpft sein. Letzterer, noch bei den Protozoen seltenerer Modus dürfte eine spätere, mithin höhere phylogenetische Etappe vorstellen. Ihr möchte ein Ausstossen oder Auflösen von überschüssigem Chromatin vorangegangen sein, als einfachster, unmittelbarster Modus eines Rückschlags auf nahe verwandte Uroorganismen.

Obige Zusammenstellungen dürften sich etwa folgendermassen zusammenfassen lassen. Unter Reifung, sei es einer Frucht oder eines Individuums, versteht man für gewöhnlich einen

1) Bei der Kopulation der Vorticellen gibt der Mikronucleus des Mikroindividuum 3 Generationen von Descendenten (8 Stück), der des Makroindividuum nur 2 Generationen (4 St.). Alles verkappte Generationen endogener Individuen. Ihr Zugrundegehen bis auf je eines dürfte analog sein der Entstehung von gewissen Metazoen aus einer Gruppe von Eizellen, von denen alle bis auf eine als Nahrungsmaterial dienen (?).

Erwerb gewisser Eigenschaften, welche erst eine Vollendung dokumentieren und namentlich zur Fortpflanzung befähigen. So ist mit der Reifung eines Wesens gemeinhin eine Komplikation desselben verbunden. Letzteres passt nicht auf den vorliegenden Fall, denn es handelt sich hierbei im Gegenteil um eine Vereinfachung des Wesens unter Verlust eines Teils seiner Chromosomen, bzw. seines Chromatins, also um eine Rückkehr zum Typus selbständiger einzelliger Urahnen. Es dürfte daher empfehlenswert sein von einer Eiverjüngung, statt von einer Eireifung, zu sprechen, umsomehr als man unter Reifung eines Eies seit altersher auch die Erreichung seiner vollen Grösse und Ausbildung seiner Hüllen versteht. — Zudem verträgt sich der Terminus Eiverjüngung auch besser mit der Tatsache, dass die betreffenden Vorgänge sich nicht an einem einzelnen, sondern an aufeinander folgenden Zellwesen abspielen.

Die Reifeteilung als Rückschlagserscheinung nach dem biogenetischen Grundgesetz betrachtend, setzt man dieselbe ausser direktem Konnex mit der Befruchtung. Beides sind im Prinzip selbständige, von einander unabhängige Vorgänge, wie noch näher in weiteren Kapiteln besprochen werden soll. Das bisher zugunsten dieser Auffassung Vorgebrachte gipfelt in der Fortpflanzungsfähigkeit phylogenetisch verjüngter Genitalzellen, namentlich bei der Parthenogenese, welche gleichfalls in bezug auf die Chromosomenzahl der Genital- sowie auch der Somazellen einen phylogenetischen Rückschlag vergegenwärtigt. Es mag schon sein, dass die Befruchtung, insonderheit das Eindringen eines Spermiums ins Ovulum, demselben durch Anreizung einen Vermehrungsruck applicieren und zu Reduktionsteilungen veranlassen kann: doch ist dies keineswegs ein Beweis für einen notwendigen, und zwar obligatorisch ursächlichen Zusammenhang der Erscheinungen, da ja die Bildung der Richtungszellen auch vor der Befruchtung und ohne eine nachfolgende Befruchtung erfolgen kann, und zwar nicht bloss bei parthenogenetisch sich entwickelnden Wesen¹⁾. Hierzu kommt noch der Umstand, dass den Reifeteilungen des Ovulums entsprechende Reife-, bzw. Verjüngungsteilungen auch an Spermatoeyten vor sich gehen.

1) Beim Frosch (s. R. Hertw. 1912, p. 69) wird das Keimbläschen noch im Ovar durch eine Kernspindel ersetzt. Beim Passieren des Eileiters wird der erste Richtungkörper, „unter dem Einfluss der Besamung der zweite Richtungs-

Dass eine dem biogenetischen Grundgesetz gehorchende Verjüngung von Geschlechtszellen einen Chromatinhunger erzeugt und somit eine Kopulation, resp. Befruchtung, begünstigt, dürfte nicht unwahrscheinlich sein. So läge denn in der phyletischen Verjüngung der Geschlechtszellen ein Korrektiv gegen parthenogenetische Inzucht: auch parthenogenetisch sich fortpflanzende Metazoen und Metaphyten kehren wenigstens periodisch zu einer Bereicherung des Chromatinbestandes ihrer Eizellen durch eine Kopulation zurück. (Man vergl. auch den Nachtrag zu Kap. 1).

Ueber die Verknüpfung der Keimzellen-Verjüngung mit den Erscheinungen der sogen. Keimbahn s. Kap. 5.

Kapitel 4. Die Befruchtung.

Man fasst die Befruchtung vielfach als eine Kombinierung zweier entgegengesetzter Geschlechtszellen auf, vindiziert somit den neuentstehenden Wesen einen bizellulären, dualistischen Ursprung. Die erbliche Uebertragbarkeit von beiderseitigen elterlichen Merkmalen würden durch eine Zweizelligkeit des befruchteten Eies allerdings besonders verständlich; dafür aber würde eine gewaltige Kluft zwischen bisexual und parthenogenetisch entstehenden Individuen aufgerissen. Dass aber auch das befruchtete Ovulum seinen einzelligen morphologischen Charakter bewahrt, ergibt sich aus dem Zusammenfließen der beiden Zelleiber und letzten Endes wohl auch der beiden Kernleiber¹⁾. Die angebliche Sonderpersistenz weiblicher und männlicher Chromosomen spräche doch nur für eine gewisse Zugabe zur Eizelle bei der Befruchtung und für kein morphologisches Hinzukommen

körper abgeschnürt. Für die Bildung der Richtungskörper ist jedoch das Eindringen des Spermatozoons nicht nötig. Denn auch ohne Zutritt von Samen reifen die Eier im Wasser heran, freilich sehr verzögert, so dass der zweite Richtungskörper erst etwa 6 Stunden nach der Entleerung der Eier erscheint.“

Die Unabhängigkeit der sogen. Eireifung von der Befruchtung wird auch dadurch bestätigt, dass an den Eiern der marinen Schnecke *Lottia gigantea* die Reifung durch Zusatz von Natronlauge zum Meerwasser hervorgerufen werden konnte (Loeb).

1) An typischen, geschwänzten Spermien wurde neuerdings vielfach ein Abreißen, bzw. Abbrechen des Geisselfadens und Zurückbleiben desselben ausserhalb des Dotters beobachtet: eine Erscheinung, welche an der Sache nichts Wesentliches ändert.

einer Spermazelle¹⁾. So haben wir es denn bei der Befruchtung wesentlich mit einer stofflichen Anreicherung der Eizelle zu tun. Diese aber lässt sich, wie es in Kap. 1 für die Kopulation einzelliger Wesen geschah, auf ein gegenseitiges Verspeisen der Keimzellen zurückführen, bei welchem die stofflich so verwandten Bestandteile nicht erst chemisch abgebaut zu werden brauchen, sondern direkt einverleibt werden, wie es ja auch sonst mit manchen unverändert im Organismus deponierbaren Nahrungstoffen, desgleichen bei einem künstlich an Rhizopoden herstellbaren Zusammenfliessen zweier Individuen der Fall ist. Das im vorliegenden Kapitel zu Bringende zielt mithin auf eine nähere Begründung der — sagen wir — trophischen Befruchtungstheorie. Wir sahen bereits, auf welche Weise die weiblichen Genitalzellen im mütterlichen Organismus ihr Nahrungsbedürfnis teils passiv, teils activ — durch Aussenden von Pseudopodien nach Amoebenart — befriedigen und sich auf diese Art mästen. Unter diesen Pseudopodien rangiert schliesslich noch — so dürfen wir wohl annehmen — auch der Begattungshügel. Was diese stumpfe, träge Pseudopodie nicht durch Umfliessen, sondern mehr passiv an Beute erhascht, ist meist ein einziges winziges Spermium. Ausnahmsweise können es allerdings auch mehrere sein; doch auch dies ist quantitativ nicht von Belang. Winzig klein, protoplasmaarm und ausgehungert, selbst auf der Plasmasuche befindlich, führt das Spermium dem Ovulum quantitativ so gut wie garnichts zu. Es wirkt aber als Excitans, chemisch, namentlich fermentativ, sowohl wie auch, dank seiner Beweglichkeit, mechanisch. Letzteres lässt sich schon daraus erschliessen, dass der Begattungshügel durch das Eindringen selbst eines einzigen Spermiums zu einer Kontraktion veranlasst wird, verstreicht. Als weitere Folge tritt ein Dotterhäutchen auf; so dass einem Nachschub von Spermien ins Ovulum ein doppelter Riegel vorgeschoben wird.

Dies wäre das äussere Bild einer Befruchtung, bei welchem ein beiderseitiges Streben nach Nahrungsaufnahme von Ovulum und Spermium als Veranlassung der Befruchtung in die Augen springt. Dass hier prinzipiell, in erster Instanz wenigstens, an keine spezifische Attraktion zweier sexuell differenter einzelliger Wesen gedacht zu werden braucht, wird noch durch folgende,

1) Man denke hier auch an die Polyspermie (s. u.).

für ein wahlloses Bestreben der Spermien nach Stillung ihres Protoplasmahungers zeugende Tatsachen bewiesen. Neben begattungsbedürftigen Eiern sieht man Spermien ebenso bereitwillig eindringen in unfertige Eizellen, in Ureier (z. B. bei *Dinophilus* nach Shearer), in entkernte Eier, in Dotterstücke, in Richtungskörperchen (Platner für *Arion*, Francotte für *Prosthece-raeus*, Sobotta und v. Kostanecki; s. Waldeyer in Hertwig, p. 424), ferner in Leucocyten, in Endothelzellen, in Epithelzellen; von letzteren mit Vorliebe in die auf ihrem Ausscheidungswege zunächst liegenden Fusszellen der Hodenkanälchen.

Hier die beiläufige Bemerkung: ein prinzipielles und genetisches Zurückführen des Befruchtungsphaenomens auf eine wahllose Befriedigung des Nahrungsbedürfnisses schliesst übrigens, als spätere Differenzierung, eine spezifische gegenseitige Attraction der zweierlei Zellen nicht aus. Eine solche Attraction könnte auf einer stofflichen chemischen Verwandtschaft beruhen und, nach Analogie mit brünstigen Tieren, durch irritierende Ausscheidungen ausgelöst werden. In der Tat hat schon vor Jahren Pfeffer experimentell nachgewiesen, dass die in den Archaeogonien der Farnkräuter enthaltene Apfelsäure die Zoosporen anlockt, während dieselbe bei den Moosen eine abstossende Wirkung ausübt, wobei hier eine anziehende Wirkung dem Rohrzucker zukommt. Eine solche Verschiedenheit der Attraktionsstoffe liegt in der Natur der Sache, finden doch die so zahlreich im Meere wimmenden Zoosporen und Spermien mit Vorliebe ihre entsprechenden Partner. Das soeben Gesagte widerspricht keineswegs der Hungerhypothese der Befruchtung, wird doch auch sonst der Hunger von einer Auswahl adaequater Nahrungsstoffe geleitet¹⁾.

Die Monospermie darf nicht als Einwand gegen eine principiell trophische Natur der Befruchtung geltend gemacht werden; da, wie schon erwähnt, das erste ins Ovulum geschlüpfte Spermium, dank dem von ihm ausgeübten Reiz, das Ovulum automatisch einen Riegel gegen das weitere Eindringen von Spermien vorschieben lässt. Wird die Bildung des Dotterhäutchens aus irgend einem Grunde zurückgehalten, so durch verspätete Be-

1) Denkbar, ja plausibel, ist auch die Annahme von Bölsche (in Kossmann u. Weiss. Mann und Weib, Bd. II), dass das Tiefenwachstum des Pollenschlauchs, dieses Pseudopodiums des Pollenkorns, gleichfalls durch eine chemische Affinität ausgelöst wird.

samung, welche das Ovulum in einem weniger reaktionsfähigen Zustande antreffen mag, oder durch Reagentien, so können, statt eines einzigen, auch mehrere Spermien ins Ovulum schlüpfen. Solche Eier entwickeln sich meist entweder garnicht oder furchen sich bereits in abnormer Weise. Doch gibt es Eier, welche die überschüssigen Spermien verdauen und sich daher normal entwickeln. Noch mehr: es dürfte (nach Rückert) auch Eier mit normaler Polyspermie geben, und zwar die der Selachier, bei denen die Nebenspermien Kerne, bzw. Zellen geben, welche sich fortpflanzen und vermutlich eine embryogenetische Bedeutung besitzen¹⁾.

Unser ganz besonderes Interesse beanspruchen die Versuche von Iwanzoff, welche, wie der Experimentator ausdrücklich betont, zeigen, dass der Befruchtungsprozess in innigstem Zusammenhang mit dem Prozess der Nahrungsaufnahme und der Verdauung steht. Als Hauptmaterial dienten ihm den Ovarialröhren entnommene, noch nicht vollkommen ausgebildete, aber bereits von einer gallertigen, von Radiärkanälen durchsetzten Membran umschlossene Eier von *Holothuria tubulosa*, zum Teil aber auch von *Sphaerechinus granularis* und *Strongylocentrotus levidus*. Wird zu solchen Eiern durch Zerreißen von Testikelröhren gewonnenes Sperma getan, so stürzen sich die Spermien auf die Eier und versuchen es, sich in die Kanäle der *Zona radiata* einzubohren. Es gelingt ihnen dies, wegen einer nicht ausreichenden Weite der Kanäle (und ungenügender eigener Kraftentfaltung) nicht unmittelbar, sondern erst durch Vermittelung von dicken, kräftigen, die Kanäle erweiternden zapfen- und kolbenförmigen Pseudopodien, welche vom Ei in die Kanäle gezwängt werden. Diese tannenzapfen- oder artischockenartig mit feinen sekundären Fortsätzen bedeckten, dem späteren singulären Begattungshügel analogen Pseudopodien verschaffen einer grossen Anzahl von Spermien den Eintritt ins Innere des Eies. Nach Aufnahme einer Spermie wird die betreffende Pseudopodie eingezogen, und verschwindet vollkommen. Dieser Vorgang des Verschlingens von Spermien geschieht mit verschiedener Geschwindigkeit und

1) „Bei Amphibien können sogar Larven aus der polyspermischen Befruchtung sich entwickeln (Brachet, Herlant), deren Kerne teilweise vom Verschmelzungskern, teilweise von lauter männlichen Kernen herkommen“ (Godlewski, p. 465). — Bei Rieseneiern, die wahrscheinlich aus zwei verschmolzen waren, beobachteten zur Strassen und Boweri eine disperme Befruchtung.

nimmt durchschnittlich zwei Stunden in Anspruch. Alsdann hat sich das Ei an Sperma satt gefressen und bildet keine Pseudopodien mehr. Am folgenden Tage aber können solche Eier abermals mit Sperma gefüttert werden; und so gelang es dem Verfasser die Fütterung bis dreimal zu wiederholen. In die Eizelle gelangt, quellen die Spermien, indem sie manchmal miteinander zu Klumpen verschmelzen, was besonders an kleineren Eiern beobachtet wurde, welche oft buchstäblich voll von Spermien sein können. Allmählich werden die Spermien immer mehr und mehr in die Tiefe der Eizelle, in der Richtung zum Kern entführt und gelangen durch die Hülle in sein Inneres. Hier zerfallen sie sehr schnell zu einzelnen Körnern und Körnchen, verteilen sich über das Kernnetz des Eies und lassen sich von den Körnchen des letzteren nicht mehr unterscheiden. — Es sei noch hinzugefügt, dass ein Teil der mit Sperma gefütterten Eier, und zwar jener, „welcher der Reife näher waren,“ anfang sich zu furchen, wobei jedoch die Furchung gewöhnlich sehr unregelmässig vor sich ging und man sehr missgestaltete Formen bekam. In seltenen Fällen jedoch annähernd regelmässig vor sich gehend, konnte sie selbst zur Bildung einer etwas unregelmässigen, mittelst Flimmerhaaren im Wasser rotierenden Gastrula führen. Allerdings fingen gleicherweise „auch die mit Sperma nicht gefütterten Eier, ebenfalls nach entsprechender Zeit, ungefähr nach 24 Stunden, an sich zu furchen, doch in ungleich geringerer Menge, so dass man hier die Furchungsstadien sorgfältig suchen musste, während unter den gefütterten Eiern ihre Anzahl eine äusserst grosse war. Auf diese Weise erscheint es als wahrscheinlich, dass einerseits die unreifen und unbefruchteten Eier der Holothurien furchungsfähig sind, worauf auch von einigen Autoren hingewiesen wurde, und dass andererseits ihre Furchungsfähigkeit sehr gesteigert wird, wenn sie mit Sperma gefüttert worden sind. Doch erfordern diese Beobachtungen noch eine sorgfältigere experimentelle Prüfung.“ (p. 364).

Recht beachtenswert sind die von mehreren Forschern zunächst unabhängig von einander unternommenen Versuche einer wiederholentlichen Einspritzung in Säugetierweibchen entweder von männlichem Samen ins Blut (Dittler) oder von Hodenextrakten in die Bauchhöhle oder unter die Haut. Bei Kaninchen liess sich hierdurch zeitweilige Unfähigkeit zur Befruchtung erzielen, trotzdem, dass dieselben sich begatteten und fortführen in den Eierstöcken Eier auszubilden und aus-

zuscheiden. Nur unter grossem Vorbehalt wagt der genannte Experimentator theoretische Erklärungsversuche. Hierbei verweist er auf anderweitige Erfahrungen aus der Serobiologie, wie die Ergebnisse bei intravenöser Milchinjektion. Es sei kein Zweifel, dass dem Blute fremde Eiweisstoffe ganz komplizierte, vielleicht alle Zellen des Organismus treffende Reaktionen auslösen können; er weist dabei auf die Gewichtsabnahme seiner Versuchstiere hin.

Tuschnow, Savini und Savini-Castano bewahrten Tiere vor Trächtigkeit durch Einspritzen lebender Spermien ins Blut. Solche Injektionen hielten nach Tuschnow bei Hunden, Kaninchen u. a. anderthalb Jahre vor und erzeugten keinerlei unliebsame Folgen. Seiner Meinung nach könnte für eine entsprechende zeitweilige Sterilisierung auch des Weibes tierisches Impfmateriel verwandt werden. (Citirt nach Wolozkoi). — Durchleuchtung der Eierstöcke mit Röntgenstrahlen tötet die generativen Zellen derselben.

Es sei hier der bereits von Claude Bernard ausgesprochenen, von mir¹⁾ befürworteten Hypothese gedacht, die mancherseits angezweifelte Erblichkeit durch Beeinflussung der Mutter durch einen verflochtenen Gatten dürfte auf einer als rein trophisch aufzufassenden Vorbefruchtung junger Eizellen des Ovariums beruhen.

Zur weiteren Erhärtung des Satzes von einer im Wesentlichen nicht morphologischen, sondern vielmehr trophischen Natur der Befruchtung sei hier auf das Vorkommen einer bloss fakultativen, bzw. nicht obligatorischen, Befruchtung noch besonders hingewiesen. Ein gutes Beispiel einer solchen bietet die marine Alge *Ectocarpus*. Bei dieser bleibt die Oospore nur wenige Minuten der Befruchtung zugänglich; wurde sie deren in dieser kurzen Zeit nicht teilhaftig, so schreitet sie zur Parthenogenese (Berthold, 1881). Unter den Protozoen gewährt ein analoges Beispiel der Malariaparasit, dessen bereits geschlechtlich differenzierte, jedoch in keine Anophelesmücke gelangten Individuen im menschlichen Blute eine geschlechtslose Sporulation wieder aufnehmen. Bei Metazoen kommt Parthenogenese als ausschliessliche Fortpflanzungsweise nicht vor; vielmehr sehen wir sie nur hier und da, und zwar nur temporär, eingesprengt, so rhythmisch in allen Fällen der Heterogonie. Um ferner an einige allbekannte

1) Über Variabilität der Thiere. Wien u. Leipzig 1892. (Aus Dombrowski's Encyclop. d. Forstwiss.) und Загадочныя формы наследственности. Русскій Врачъ 1916. № 30.

Beispiele zu erinnern, sei zunächst der Bienen gedacht, bei welchen die Drohnen aus unbefruchteten Eiern entstehen. Ganze Serien von ausschliesslich parthenogenetischen Generationen beobachtet man bei Blattläusen, bei Cecidomyen, Cynipiden, Ichneumoniden, Psychiden, und, unter den Krebstieren, bei Wasserflöhen (Daphniden), Blattfüsslern (Apus). Bald handelt es sich bei der Parthenogenese um deren Zusammenhang mit dem Verhalten von Temperatur und Nahrung, bald um noch unverständliche Ursachen, namentlich wenn die Abwesenheit von Männchen sich auf viele Jahre hinzieht, ja die Männchen überhaupt noch nicht nachgewiesen sind. Bei gewissen SpHINGIDEN und BombyCIDEN kommt Parthenogenese immer nur in vereinzelt, seltenen Fällen vor. Nur *Bombyx mori* macht insofern eine Ausnahme, als bei ihm die jungfräuliche Zeugung eine oft wiederkehrende Erscheinung ist. „Aus einer Notiz von de Gasparin geht hervor, dass die Eigenschaft unbefruchteter Seidenspinner entwicklungsfähige Eier abzusetzen in Südfrankreich als etwas so Häufiges bekannt sei, dass diese Eigenschaft von den Seidenzüchtern sogar fortwährend praktisch benutzt wird und die Spinnerweibchen nur alle zwei Jahre zur Begattung zugelassen werden.“ (v. Siebold, p. 234). Uebrigens ist, nach Barthelemy's Versuchen, die parthenogenetische Entwicklung von *Bombyx mori* ausserordentlich schwankend. Nur einmal kam ihm der Fall vor, dass alle unbefruchtet gelegten Eier zur Entwicklung kamen, während jene Fälle, in welchen alle unbefruchtet gelegten Eier steril blieben, sehr häufig waren. In den positiven Fällen sind es meist nur drei bis vier Eier eines Geleges, welche das Ausschlüpfen eines RäuPCHENS zu Stande bringen; während die übrigen auf den verschiedensten früheren Entwicklungsstufen stehen bleiben und vertrocknen. Nichtsdestoweniger erweisen sich die aus jungfräulichen SeidenspinNERN hervorgegangenen Zuchten ebenso kräftig und wohlbeschaffen, als die mit vorangegangener Befruchtung. „Sehr wichtig und bedeutungsvoll — schreibt v. Siebold (p. 232) — war Barthelemy's Erfahrung, dass nur solche jungfräuliche Spinnerweibchen, welche von Sommerzuchten herrührten, parthenogenetische Brut, und zwar noch in demselben Jahre liefern, und dass dagegen überwinterte parthenogenetische Eier weder von Sommerzuchten noch von Herbstzuchten Brut erzeugen.“ Ich meine, hierin äussert sich nun wieder einmal recht eindrucklich das Wesen der Befruchtung als kräftigendes trophisches Agens. Nur

unter ganz ausnehmend günstigen Bedingungen, bei erstklassiger Nahrung und genügender Wärme, pflegen die parthenogenetisch lebendig gebärenden Aphiden sich fortzupflanzen. — Ausnahmsweise wurde eine parthenogenetische Entwicklung auch bei Seesternen beobachtet, brachte es jedoch nur bis zu frühen Stadien der Entwicklung.

Spontane Anläufe zu parthenogenetischer Entwicklung bei Wirbeltieren, und zwar zunächst bei mehreren amerikanischen Arten der Dorsche (Gadidae), wurden bereits in den fünfziger Jahren von L. Agassiz beobachtet. Er fand nämlich bei denselben wiederholentlich Eier, welche bereits innerhalb der Ovarien verschiedene Stadien der Furchung durchgemacht hatten. Allerdings vermutet Agassiz in diesen Fällen, nach Analogie mit gewissen lebendiggebärenden Fischen, eine Begattung und innere Befruchtung der Eier. Burnett, welcher gleich darauf dieselbe Beobachtung am gemeinen Kabeljau bestätigte, schliesst die Möglichkeit einer Befruchtung aus, möchte aber die betreffenden Eier nicht für wahre Eier, sondern für der Befruchtung nicht benötigende „Keime“ halten: eine schon längst widerlegte Auffassung.

Oellacher überzeugte sich, dass der Keim des unbefruchteten Hühnereies, nachdem derselbe den Follikel verlassen, die Fähigkeit besitzt, einem befruchteten ähnlich sich zu furchen und mithin an die Parthenogenese niederer Tiere zu erinnern. Siebold (p. 235) stimmt ihm bei und führt ferner eine analoge, von Hensen gemachte Beobachtung an. Derselbe fand nämlich bei einem Kaninchen mit atrophischem rechtem Uterushorn im blinden Ende des davon abgetrennten Eileiters viele Eier angehäuft, welche offenbar vom rechten, mit Ovulationsnarben durchsetzten Eierstocke herrührten. Im Inneren vieler dieser Eier sah Hensen 2, 3, 4, 8 und mehr Protoplasma-Abteilungen, in anderen die Protoplasamasse in mehr oder weniger zahlreiche Zellen geteilt, welche einen oder mehrere Kerne enthielten, und in noch anderen Eiern waren diese Protoplasma-Abteilungen sogar in kernhaltige verästelte Zellen ausgewachsen. Hier dürften sich die Angaben von Henneguy anschliessen, welche sich auf Säugetiereier bei Atresie Graaf'scher Follikel beziehen. (Man kommt in Versuchung die Frage aufzuwerfen, ob eine derartige Anomalie nicht etwa in das Gebiet der Dermoidcysten des Eierstockes mit ihrem bizarren Inhalte hinüberspielt?).

Bonnet beanstandet alle als parthenogenetische gedeuteten Vorgänge bei Vertebraten, und Waldeyer (p. 88) stimmt ihm durchaus bei. Und dennoch möchte ich den oben erwähnten, zum Teil subpathologischen Beobachtungen gemäss mich zur Gegenpartei schlagen, und zwar in Rücksicht sowohl auf die auch dem Froschei zugängliche künstliche Parthenogenese, als auch auf einen mangelnden Gegensatz zwischen Vertebraten und Evertebraten. Eine Verfeinerung der Methoden könnte uns auch selbst für die Säugetiere noch mit Wunderdingen beschenken. Im fakultativen Sinne dürfte die prinzipiell als Rückschlagserscheinung zu fernen Protistenurahnen aufzufassende Parthenogenese als Allgemeinerscheinung der Organismen gelten.

Wenn ich nicht irre, war Verson der erste, welcher systematische Versuche eines Ersatzes der Befruchtung der auch sonst, wie eben erwähnt, zur Parthenogenese neigenden Eier von Bombyx mori durch Einwirkung von Chemikalien mit Erfolg vornahm. Zu denselben Resultaten kam darauf A. Tichomirow. Die Neuzeit brachte bekanntlich Experimente über eine sogen. künstliche Befruchtung, richtiger: künstliche Parthenogenese, in Aufschwung. Dieselben wurden an Eiern sehr verschiedener Tiergruppen angestellt, so der Stachelhäuter, Würmer, Schnecken und — unter den Wirbeltieren — an denen des Frosches¹⁾. Die dabei erzielten embryonalen Entwicklungsstufen waren sehr verschieden, bezogen sich zum Teil lediglich auf die Eifurchung, waren aber auch andererseits definitive, wie bereits für den Seidenspinner erwähnt. So gelang es Ive Delage zwei durch künstliche Parthenogenese gezüchtete Seeigel bis zur Geschlechtsreife grosszuziehen.

Besonders beachtenswert erscheint es, dass die erwähnten Resultate durch Anwendung sehr verschiedenartiger Agentien erreicht wurden, nämlich sowohl durch chemische²⁾, als physikalische und mechanische. So erzielte J. Loeb Entwicklung unbefruchteter Seeigeleier schon durch einfache Konzentrierung des Salzhaltes des Seewassers, in welchem sie sich befanden;

1) Die aus Froscheiern erhaltenen Embryonen und Larven erwiesen sich bisher allerdings wenig lebenskräftig.

2) Sehr eingehend und erfolgreich hat Loeb die chemischen Beeinflussungen bei der Erzeugung künstlicher Parthenogenese studiert und hebt daher, gegenüber den morphologischen Vorgängen der Befruchtung, die chemischen hervor. Seine Arbeiten wurden grundlegend für die neueren Forschungen.

verwandte aber mit nicht geringerem Erfolge auch Buttersäure und fremdes Blut. Es dürfte hier überflüssig sein, die verschiedenartigen, zum Teil an sich sehr ätzenden Reagentien anzuführen, welche von einer Reihe von Forschern für entsprechende Versuche verwandt wurden. Ihrer Natur nach als die einfachsten hier anwendbaren Erreger sind die mechanischen hervorzuheben, so namentlich Schütteln oder Anstechen der Eier (Matthews, Loeb, Bataillon u. A.). Auch auf Wirbeltiere richteten Experimentatoren ihr Augenmerk. Nachdem es Henneguy (1901) gelungen war, an Froscheiern durch Salzlösung bloss einen Zerfall des Dotters in kernlose Klumpen, in Pseudosegmente, zu erzielen, nahm Bataillon (1910—1912) mit grösserem Erfolg dasselbe Thema am selben Objekte wieder auf. Es gelang ihm durch Inductionsschläge, durch Dämpfe von Chloroform, Aether, Benzol und Toluol unbefruchtete Froscheier zu aktivieren, sie zur Abscheidung des zweiten Richtungskörperchens und zur Segmentation zu bringen. Diese war allerdings unregelmässig. Regelmässige Segmentation und selbst Larvenbildung erhält man durch Anstich der Eier mit einer in Blut-, Hoden- oder Milzflüssigkeit (von Kaninchen und Maus) getauchten Nadel.

Gleichsam als Probe auf's Exempel gelang es Loeb, von ihm künstlich durch Alkalien oder Säuren angeregte Entwicklungsprozesse in Eiern des Seeigels *Arbacia* dadurch rückgängig zu machen, dass er dem Präparat Cyannatrium enthaltendes Seewasser beimengte. Hierdurch konnte nämlich der bereits künstlich aktivierte Kernapparat des Eies zur Ruhe gebracht und dem Zerfall des Eies in zwei Furchungskugeln vorgebeugt werden. Für das trophische Wesen der Befruchtung sprechen auch die durch chemische Beeinflussung der Spermien erzielte Aktivierung einer anderen Tierklasse entstammender Eier (Loeb, Godlewski).

Die Befruchtung als ihrem Urquell nach selbständiges Phänomen betrachtend, könnten wir uns sehr wohl die gesamte Lebewelt sich von jeglicher Befruchtung unabhängig fortpflanzend denken. An sich ist die Fortpflanzung kein Geschlechtsphänomen. Letzteres erscheint nur als spätere Zugabe zur Fortpflanzung an sich. Die befruchtungslose Fortpflanzung hat sich bei gewissen niederen Wesen erhalten und tritt bei so manchen höheren, in verschiedenem Grade, als Rückschlagserscheinung wieder auf. Letzteres ist besonders unter ausnehmend günstigen Ernährungs-

bedingungen der Fall, wie sie namentlich der Ekto- und Entoparasitismus bietet, bei welchem die Vermehrungsenergie selbst zur Erzeugung mehrerer ineinandergeschachtelter Generationen von Nachkommen führen kann.

Immerhin ist das Sexualphaenomen eine recht alte Institution, da dasselbe bereits unter den Protozoen und Protophyten sehr verbreitet und selbst nicht selten von einem Dimorphismus der kopulierenden Individuen begleitet ist. Man hat also schon unter den Einzelligen die phyletische Entstehung und essentielle Ausbildung des Geschlechtphaenomens zu suchen. Da keinerlei komplizierte Naturerscheinung, wie eine Minerva aus dem Haupte des Jupiter, unvermittelt entspringt, sondern sich stets allmählich aus Einfacherem herausbildet, so tritt hier die schon erwähnte Auffassung eines trophischen Ursprungs der Befruchtung in ihre Rechte. Der Geschlechtstrieb wäre eine Aeusserung des Hungers; das Resultat eine stoffliche Anreicherung. Diese besteht, wie auch sonst bei der Ernährung, in der Aufnahme bald lediglich von adaequaten Baustoffen, bald von anderweitigem Bildungs- und Stoffwechselformal im engeren Sinne, bald in der Aufnahme eines Reizmittels.

Für den ersten Anfang eines Sexualphaenomens wurde bereits oben (Kap. 1, S. 7) als Beispiel das unmittelbare Zusammenfliessen junger Protomyxen angesprochen, wobei es sich um gegenseitige Aneignung und Einverleibung von artgenössischen Lebewesen handelt, und beiläufig bemerkt, nicht immer bloss in der Zweizahl. Da wäre zunächst eine nur gelegentliche Annäherung und Verschmelzung von gleich grossen und gleichgestalteten, mithin, so sollte man meinen, auch chemisch und morphologisch gleich beschaffenen Paarlingen, bei welchen die Kopulation als eine rein trophische, nur quantitativ anreichernde Erscheinung auftritt.

Ein allmähliches Emporringen eines Zellkannibalismus auf die Stufe einer obligatorischen und spezifischen höheren Lebensverrichtung, die der typischen Befruchtung, dürfte mit einem Auftreten dimorpher Artrepräsentanten verknüpft sein. Dieses äussert sich zunächst in einem Grössenunterschied der verschmelzenden Individuen, wobei ein beträchtlicher Unterschied das Aufgehen des kleineren Individuums in dem grösseren bedingt, das grössere als Makrogamet, als Oospore, das kleinere als Mikrogamet, als Zoospore bezeichnet wird. Parallelererscheinungen wiederholen sich

an den Geschlechtszellen der Metazoen (Kap. 2). Zum Grössenunterschied gesellt sich alsdann — das Wie ist natürlich dunkel — ein Unterschied in Gestalt und Bau, wie er zwischen Ovulum und Spermium der meisten Tiere in Erscheinung tritt. Je beträchtlicher der Unterschied in Grösse und Bau, um so mehr rückt der Nährwert des Spermiums in den Hintergrund und macht sich seine Wirkung als Irritans bemerkbar. Als organisiertes, wenn auch winziges, in hohem Grade agiles Wesen wirkt dasselbe selbst auf ein verhältnissmässig riesiges Ovulum mechanisch aktivierend ein. Stofflich ist es imstande fast nur fermentativ zu wirken; dafür aber in einem solchen Grade, der dem zu entstehenden Wesen väterliche Merkmale aufdrückt. Letzteres fällt, selbstredend, bei der künstlichen Aktivierung des Ovulums durch mechanische oder chemische Agentien weg.

Lange fortgesetzte ungeschlechtliche Vermehrung steht auf einer Stufe mit der Inzucht und dürfte auf die Länge eine Entartung und Abschwächung der Fortpflanzungsenergie herbeiführen. Dieersprießlichkeit einer „Blutauffrischung“ — um mit den Tierzüchtern zu reden — ist eine durch die Erfahrung festgestellte Tatsache¹⁾. Schon nur gelegentliche Durchbrechung einer kontinuierlichen Kette von ungeschlechtlichen Vermehrungen durch Selbstbefruchtung eines Hermaphroditen kann auffrischend wirken, was dadurch verständlich erscheint, dass das Spermium von der betreffenden Urgeschlechtszelle durch viel zahlreichere Generationen als das Ovulum getrennt ist und sich meist, seinen Merkmalen nach, selbst einer höheren Tierklasse der Protozoen anschliesst. In der Regel sucht die Natur die Befruchtung zwischen Geschlechtszellen möglichst weit in der Blutsverwandtschaft von einander abstehender Individuen sich

1) Eine absolute Notwendigkeit derselben zu motivieren dürfte jedoch schwer fallen, scheinen doch die im Organismus fermentativ wirkenden Gestaltungskräfte an sich unbegrenzt. Zudem kennen wir Fälle, man möchte sagen, unbeschränkter Vermehrung durch Inzucht (Shorthornrasse) und selbst solche einer Fortpflanzung ohne jegliche Befruchtung, wie bei *Paramaecium* innerhalb 3340 Generationen. So erscheinen Sexualität und sexuelle Fortpflanzung im Wesentlichen als Luxusinstitutionen: ein Satz, welcher auch durch ihre Rolle bei der Variationsbildung nicht umgestossen wird. Bei Trematoden und Cestoden kann eine Begegnung männlicher und weiblicher Geschlechtszellen ein und desselben Individuums nicht bloss fakultativ, sondern auch anatomisch vorgesehen sein. — Hier schliesst sich die Geschwisterbefruchtung mancher Protozoen, bzw. auch die Autogamie an.

vollziehen zu lassen¹⁾. Eine entsprechende Anpassung hierzu wird durch die ausnehmende Beweglichkeit der kleinen Spermien gegeben.

Mag nun auch das winzige Spermium im Wesentlichen irritierend auf das Ovulum einwirken, so erscheint immerhin auch seine stoffliche Beeinflussung des Ovulums von Belang, und zwar nicht nur eine fermentative, sondern auch eine handgreiflich materielle, wie die vom Eikern aufgenommenen väterlichen Chromosomen dartun. In deren Aufnahme pflegt man häufig das Wesen der Befruchtung zu erblicken, und mithin diese unter die morphologischen Erscheinungen zu stellen. Nachdem wir den Reifeteilungen, welche der Usus meist mit der Befruchtung verknüpft, eine unabhängige Stellung angewiesen, erübrigt die Frage, ob die Einverleibung von Spermienchromosomen ins Ovulum nicht der Deutung der Befruchtung als ein physiologischer, insonderheit trophischer, Prozess zuwider läuft? Hier genügt es zu betonen, dass bei der Ernährung überhaupt nicht alle Nährstoffe notwendig, durch Ab- und Umbau, assimiliert zu werden brauchen, dass vielmehr manche unverändert im Organismus deponiert werden. Eine solche Anreicherung grenzt allerdings, wo es sich um Formbestandteile handelt, an eine Transplantation; doch lassen sich ja nirgends die einzelnen Begriffe und Kategorien der Naturerscheinungen streng von einander sondern.

Wie wenig die Zahl der Chromosomen und ihr väterlicher oder mütterlicher Ursprung dem Wesen nach zu bedeuten haben, lehren die Beispiele einer *Ascaris megaloccephala univalens* und

1) Bei Pflanzen ist Selbstbestäubung eine sehr verbreitete Erscheinung (unter der Annahme, dass die benachbarten Kreise der Staub- und Fruchtblätter nicht als Individuen, sondern als Teile eines Individuums, sei es der Blüte, sei es des ganzen Gewächses, anzusehen sind). Meistens jedoch wird die Selbstbestäubung bei den Pflanzen durch ungleichzeitige Reife der Sexualorgane vermieden. — Den Menschen betreffend sind einzelne neuere Verfasser, so z. B. Kossmann, geneigt verwandtschaftliche Ehen, bzw. Inzest, für unschädlich zu halten. Im Altertum waren die ersteren nicht selten; so in Phoenicien, Medien, Persien. Kambyses war mit seiner Schwester, Artaxerxes mit seiner Tochter, ein Satrap mit seiner Mutter verhehlicht. Bei den Ägyptern waren seit altersher Geschwisterehen üblich. Ptolemaeus Lagi tat Sohn und Tochter zusammen. Kleopatra's Eltern waren leibliche Geschwister. Die entsprechenden Verfasser weisen auf eine Mangelhaftigkeit der älteren statistischen Daten, auf welche sich die Schädlichkeit von Verwandtenehen für die Nachkommenschaft stützt, hin.

bivalens¹⁾ und die männliche und weibliche Biene, welche a priori genommen grundverschiedene Wesen darstellen müssten, falls den Chromosomen als solchen eine Verkörperung in den Merkmalen des zukünftigen Wesens zukäme. Gering ist die Zahl der Chromosomen der unbegrenzten Zahl der Merkmale eines Wesens gegenüber, der Merkmale, welche bei einer *Ascaris megaloccephala univalens* gewisslich nicht minder zahlreich sind als bei der Varietät *bivalens*.

Ueber dergleichen Bedenken hat man sich dadurch hinweg zu helfen versucht, dass man sich die Chromosomen nicht nur untereinander verschieden vorstellte, sondern in jedes derselben eine immense Zahl von Merkmalanlagen eingesenkt dachte, wobei man als Träger derselben auf die Eiweissmoleküle hinwies, deren etwa ein ganzes Tausend auf die Breite eines Chromosoms gehen könnte. Wie stimmt dies aber mit der Grundvorstellung einer Gleichartigkeit der Stoffmoleküle überhaupt? So werden wir auch hier, eine „evolutionistische“ Vorstellung über die Entstehung von Merkmalen zurückweisend, einer epigenetischen zugedrängt, indem wir die Merkmale eines Wesens lavinenartig anwachsend und angliedernd durch molekuläre, mechanische und physikalisch-chemische Vorgänge der kompliziertesten Art von der Keimzelle an sich allemal neubilden lassen. Allerdings liegt da eine staunenswerte und mysteriöse Äusserung mnemischer Reproduktivität vor. So stand es mit der Ontogenese vor der Zuhilfenahme der Chromosomen, so verbleibt es auch nach derselben. Und wenn man selbst die Anlagen sämtlicher elterlicher Merkmale in den Chromosomen unterbringen wollte, so wäre uns damit immer noch nicht geholfen, denn nach Unterkunft in den Chromosomen verlangten alsdann mit demselben Rechte auch alle Merkmale selbst längst verschollener Ahnen mütterlicher- und väterlicherseits, welche onogenetisch bald zeitweilig, bald permanent von neuem aufzutreten pflegen. Zu dergleichen würden selbst Millionen und Abermillionen von Chromosomen nicht ausreichen.

1) Haploide, mit halber Chromosomenzahl ausgestattete, Organismen sind noch des weiteren für Tiere und auch Pflanzen bekannt. Für *Ascaris megaloccephala* hat Zacharias als neue Varietät noch eine Var. *trivalens* mit drei Chromosomen aufgestellt, zu denen noch eine oder zwei ganz kleine kommen können. Da aber bereits Herla und Zoja vereinzelte Fälle von Bastardbefruchtung zwischen *A. megaloccephala uni-* und *bivalens* konstatierten, so hält Zacharias es für möglich, dass er bloss ein eklatantes Vorkommen von massenhafter Bastardbefruchtung zwischen den beiden bekannten Varietäten vor sich gehabt habe.

Folgende, zum Teil E. Teichmann entnommene Zusammenstellung gibt einen beispielsweise Begriff von der Chromosomenzahl verschiedener Wesen.

- 2 Pferdespulwurm (*Ascaris megaloccephala*) univalens.
- 3 (+ 1 oder 2 kleine) „ „ trivalens (Zacharias).
- 4 „ „ bivalens.
- 10 Männchen der Gallwespe *Neuroteres lenticularis*.
- 12 Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa*), Alge *Spirogyra*.
- 16 Drohne, Wasserkäfer (*Dytiscus*), Ratte, Kiefer, Weizen, Zwiebel.
- 18 Seeigel (*Echinus*).
- 20 Weibchen der Gallwespe *Neuroteres lenticularis*.
- 21 Männchen der Wanze *Anasa tristis*.
- 22 Weibchen von *Anasa tristis*, Wanzen Geschlecht *Metapodius*, Tomate (*Solanum lycopersicum*).
- 24 Mensch, Frosch, Salamander, Lachs, Weinbergsschnecke, Cyclops, Paeonie, Lilie.
- 28 Kohlweissling (*Pieris*).
- 30 Ameise *Lasius niger*.
- 32 Bienenkönigin, Regenwurm.
- 36 Rochen *Torpedo pristiurus*.
- 40 Spinne *Aglena naevia*.
- 72 Nachtschatten (*Solanum dulcamara*).
- 168 Kriebtierchen *Artemia salina*.

Mögen diese Zahlen mancher Ergänzungen und Verbesserungen bedürfen, so ersieht man aus ihnen dennoch zunächst aufs deutlichste, dass sie sich einem zoologischen, bzw. auch botanischen System weder in auf- noch absteigender Richtung unterordnen lassen, dass ferner bei einander nahe stehenden Wesen, ja bei Weibchen und Männchen derselben Art, die Chromosomenzahl eine verschiedene, bei weit voneinander abstehenden Wesen eine gleiche sein kann. Der Mensch, dieser Inbegriff höchster Organisation, hat nach Guyer (1910), welcher Spermatogonien darauf untersuchte, nur 22 Chromosomen, darunter 2 Heterochromosomen (nach anderen 24); während die so viel tiefer stehende Spinne *Aglena naevia*, laut Wallace, ungefähr noch einmal soviel, das Kriebtierchen *Artemia* achtmal mehr aufweist. Je mehr man in das Chromosomenstudium eingeht, um so grösser erweist sich die Mannigfaltigkeit auch der Heterochromosomen

in Zahl, Gestalt und Grösse. Dies bezeugt auch die verwickelte Nomenklatur mit Zuhilfenahme von Buchstabenbezeichnungen, wie x, y, m, und ferner die individuelle Zahlenvariation der Chromosomen in den Einzelzellen ein und desselben Individuums. In Berücksichtigung der Schwierigkeit der Chromosomenforschung ist es verständlich, dass diese Variationen noch zu wenig berücksichtigt sind. Wilson (1909) bestimmte für den Rhynchoten *Metapodius terminalis* die normale Chromosomenzahl auf 22; doch kommen Individuen mit 21 bis 26 vor. Bei *M. granulosus* fand er 22 bis 27, bei *M. femoratus* gleichfalls 22 bis 27, aber auch 28. Es wäre denkbar, meint Wilson, dass sich die überzähligen Chromosomen bei der Befruchtung von Generation zu Generation ständig mehren könnten; diesem sei aber offenbar ein Riegel vorgeschoben, indem die überschüssigen degenerieren und schwinden können. Die Chromosomen als sich durch einen Vermehrungsvorgang stets neubildende und darauf in Eins zusammenfliessende, und nicht stabile Gebilde betrachtend, verzichten wir eo ipso auf diese Erklärung und verlegen den Schwerpunkt von der Zahl der Chromosomen auf die Chromatinmenge.

Das für die organische Welt allgemeingültige Gesetz, nach welchem die numerischen Schwankungen von Gebilden um so grösser sind, je zahlreicher dieselben auftreten, dürfte doch wohl auch auf die Chromosomen Anwendung finden. Nun wächst aber mit der numerischen Zunahme der Chromosomen die Schwierigkeit ihrer Zählung. Je bedeutender die Variationen, und zwar nicht nur der Zahl, sondern auch der Form und Grösse nach, um so mehr sinkt ihre spezifische Bedeutung. Es soll hiermit nicht behauptet werden, dass sich eine solche in gewissen Grenzen überhaupt nicht herausgebildet hätte.

Auf weitere bemerkenswerte Variationen macht Schleip (p. 276) aufmerksam. Wie namentlich bei der Untersuchung von männlichen Keimzellen gefunden wurde, bleibt die Konjugation der Geschlechtschromosomen in der Regel aus; sie kann aber auch stattfinden. Aber auch die Idiochromosomen conjugieren miteinander nicht, oder nicht so eng, oder nur vorübergehend. Im einzelnen bestehen hierin grosse Verschiedenheiten. In ähnlicher Weise verhalten sich übrigens auch die m-Chromosomen. „Sehr auffallend ist die Angabe von Gutherz (1908) für *Pyrhocoris*, dass sowohl in den weiblichen, als in den männlichen Somazellen die Geschlechtschromosomen fehlen sollen.“

Dass die Anzahl der Chromosomen, als solche wenigstens, nicht massgebend ist für den Bau eines Wesens, zu welchem auch die Geschlechtsmerkmale gehören, wird, wie wir sahen, durch recht einfache Tatsachen bewiesen. Wenn bei einundderselben Spezies gestaltliche und numerische Variationen der Chromosomen vorkommen und diese mit der Ausbildung der Sexualität, beziehungsweise auch mit den untergeordneten Geschlechtsmerkmalen coincidieren, so möchte ich auch hierin im Wesentlichen einen trophischen Zusammenhang erblicken.

R. Hertwig gelang es durch Radiumbestrahlung der Geschlechtsprodukte anscheinend normale Individuen von Pferdespulwürmern und Fröschen zu erzielen, welche in ihren Zellkernen bei der Zellteilung nur die halbe Zahl von Chromosomen offenbarten. Diese waren entweder männlichen Ursprungs, wenn die Eier der Bestrahlung ausgesetzt waren, oder weiblichen Ursprungs, wenn der Samen bestrahlt worden war. Es beruht dies darauf, dass die Chromosomen durch Bestrahlung ihrer Teilungsfähigkeit verlustig gehen. Letzteres gilt auch für den Zellkern, und zwar ohne Beeinträchtigung seiner Befruchtungsfähigkeit. Es liegt auf der Hand, dass durch diese Versuche die so vielfach angenommene spezifische Bedeutung der Chromosomen für Befruchtung und Zellteilung des Weiteren herabgedrückt und nach der trophischen Seite verschoben wird.

Wie bereits in Kap. 2, S. 27 erwähnt, kommen beim Pferdespulwurm durch Verschmelzung zweier Eier und ihrer Kerne bisweilen Rieseneier zustande, welche Riesenembryonen entstehen lassen. In den Furchungszellen der betreffenden Eier fanden sich statt der üblichen je vier Chromosomen, deren je acht. Dass diese doppelte Chromosomenzahl von den Furchungszellen auf alle übrigen Zellen des Embryo und des ausgebildeten Tieres übertragen worden wäre, leuchtet ein. Aehnliche Unregelmässigkeiten, wie die letztgenannte, sind auch sonst beobachtet worden. Am Beispiel der Rieseneier tritt das quantitative, und mithin das trophische Element besonders zutage. Für letzteres spricht auch die um 50% differierende Chromosomenmenge auf verschiedenen Stadien, vor und nach der Reife- oder Verjüngungsteilung im noch einzelligen Individuum, wie auch die bei parthenogenetischer und bisexueller Entstehung eines Individuums.

Trotz einer wahren Flut von Arbeiten sind gerade die elementarsten Fragen über die Chromosomen und ihre Beziehung zu den sonstigen

Zellteilen noch immer nicht klipp und klar gelöst. Sind die Chromosomen stabile, ständig jedem Kerne zukommende Gebilde oder entstehen sie stets von neuem bei der entsprechenden Kernteilung? Die „Individualitätstheorie“ (Boveri, 1904) nimmt an, dass die stets vorhandenen Chromosomindividuen im ruhenden Kern, dank der Form, welche sie annehmen dürften, nur unkenntlich würden. Die entgegengesetzte Theorie lehrt eine jedesmalige Neubildung von Chromosomen¹⁾ ausschliesslich während der mitotischen Zellteilung, um so mehr als bei der ursprünglichen, also der direkten, Kernteilung uns noch keine Chromosomen entgegneten. Eine gewissermassen vermittelnde Stellung nehmen manche Autoren ein, indem sie annehmen, dass in der ruhenden Zelle die Chromosomen dem Nucleolus (Plasmon) dicht anliegen, auch von ihm eingeschlossen, bzw. mit ihm verschmolzen, sein können. Hier hätte sich nun die Wissenschaft in ihrem in Spiraltouren aufwärtsstrebenden Gange wieder einmal einem alten Ausgangspunkte genähert. In der Zellenlehre waren wir Zeugen einer radikalen Umwertung der Werte, bei welcher der Schwerpunkt vom Protoplasma und Kern auf die Chromosomen verlegt wurde. Besonders schlecht kam dabei das Kernkörperchen weg, dessen Beziehung zu Chromatin und Chromosomen eine schattenhafte ward, ja dessen Existenz gelegentlich gleichsam ignoriert wurde. Und doch ist der Nucleolus ein ganz distinkter, in lebenden Zellen, namentlich auf dem heizbaren Objekttschischen sich amöboid bewegender Körper²⁾. Als solcher kann derselbe sich auch gleichmässiger netzförmig durch

1) Eine Zusammenstellung von Beweisen gegen die Stabilität der Chromosomen verdanken wir R. Fick. — Nach endgültiger Revision meiner Schrift überreichte mir Prof. Karl Wagner (Kowno) seine neueste Arbeit „Ueber die Entwicklung des Froscheies“ (Arch. f. Zellforsch. XVII. 1923, H. 1), in welcher er mit Entschiedenheit für die Persistenz der Chromosomen eintritt.

2) Es sei hier auf meine alten Publikationen verwiesen: Über aktive Formveränderungen d. Kernkörperchens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874. Auch Bd. XVII. 1880, p. 551. — Üb. d. Eiröhren der Blatta (Periplaneta) orientalis. Mém. Acad. St. Pétersb. T. 21. 1874. Üb. d. Ei u. seine Bildungsstätte. Leipzig, 1878, 179. —

In neuerer Zeit wurden bei vielen Einzelligen im Protoplasma gelagerte Chromatinhäufung teils als einzelne Körner, teils ein Netz bildend nachgewiesen. Dieselben verdanken ihren Ursprung sich auflösenden Zellkernen und können, sich zusammenballend, zum Ausgangspunkte für die Bildung neuer Kerne werden. Diese Beobachtungen liessen sich — so will es mir scheinen — mit der Auffassung in Zusammenhang bringen, dass das Chromatin, bzw. das Kernkörperchen, zur Anreicherung des Protoplasmas beiträgt. Freiwerden durch Zerstörung der Kerne und Auswanderung aus nichtzerstörten dürften sich sehr wohl miteinander vertragen.

den Kernleib verbreiten und zeitweilig auch in Einzelstücke, u. a. die Chromosomen, zerteilen. (Uebrigens kann sich das Kernkörperchen auch ausserhalb der Periode der Zellteilung vermehren, wie die Eierstockseier der Winterfrösche zeigen, bei welchen die Keimbläschen förmlich mit Nachkommen des Keimfleckes angefüllt sind: eine Tatsache, welche auf eine Beteiligung der letzteren an der Ernährung des Eidotters hinweisen dürfte). Die Chromosomen stellt Kammerer (1915, p. 253) den fließenden Kristallen an die Seite. — An ihnen hat man wohl auch eine Quergliederung und, bei starker Vergrößerung, Körnchen erkannt. (Ibid. p. 254).

Den wesentlichsten, vielleicht auch ursprünglichsten der ineinander geschachtelten Anteile der Zelle bildet das Chromatin, bezw. das Kernkörperchen. Eine gewisse Autonomie bewahrend, zeigt es eine Fähigkeit sich durch Teilung zu vermehren (Chromosomenbildung), wobei die Nachkommen die Tendenz haben können paarweise zu kopulieren und alsdann wieder zu einem Ganzen zu verschmelzen. Die Fortpflanzungsenergie des Chromatinkörpers ist nun eine höchst verschiedene und findet in der Zahl der Chromosome ihren Ausdruck. Als wesentlichster Anteil der Zelle ist das Chromatin auch der vorzüglichste Träger der Erbllichkeit. Gelangen — bei der Befruchtung — fremde Chromosomen ins Ei, so erfolgt eine Verschmelzung mit diesen.

Die Vermehrung der Chromosomen erfolgt nach Bakterienart vornehmlich durch Längsspaltung. Gleich den Cytonten höherer Ordnungen, zeigen die Chromosomen ferner Kopulationserscheinungen mit Ihresgleichen. Man zählt dieselben den Befruchtungsphänomenen zu, insoweit es sich hier um fremde Eindringlinge handelt.

Gelegentlichen Aeusserungen, die Einordnung der Chromosomenlehre in die Zellenlehre sei nur angedeutet, nicht durchgeführt, möchte ich mich unbedingt anschliessen, allerdings mit dem Zusatze, dass dies nicht bloss an der Erforschung der Chromosomen liegt, sondern auch an einer Ergänzungs- und Reformbedürftigkeit der bisher so fruchtbaren modernen Zellenlehre. Zur Alleinherrschaft gelangt, brachte diese Lehre gewisse Bedenken ausser Kurs. Auf solche stiess ich in einigen meiner Jugendarbeiten¹⁾ selbständig, fand sie jedoch schon damals von älteren, darunter

1) Über aktive Formveränderungen des Kernkörperchens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. X. 1874, p. 505. — Bemerk. üb. d. Eifurchung u. d. Beteilig. d. Keimbläschens an ders. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII. — Über das Ei. Leipzig 1878. — Commentare zur Keimbläschentheorie des Eies. Arch. f. Mikroskop. Anat. Bd. XVII. 1880, p. 43 u. 551.

recht hervorragenden Forschern, vorausgesehen. Es handelte sich hierbei namentlich um eine Auffassung zunächst des Kerns als primäres Gebilde, um welches sich als dessen Ausscheidung das Protoplasma lagert. Im Allgemeinen blieb die Angelegenheit auf sich beruhen, wenn auch Brass u. A. in den achtziger Jahren des verflossenen Jahrhunderts eine Anreicherung des Protoplasmas dem Chromatin des Kernes zuschrieben. In der Folge verfocht Bütschli den Satz, die kleinen Bakterien seien nackte oder fast nackte Kerne; das Protoplasma der Mikroorganismen wäre ein Ausscheidungsprodukt, ähnlich der von Bakterien abgesonderten Zoogloea. Auch ein neuerer Autor, Hartmann (p. 58), wagt den Ausspruch: „Man muss die Individualität von der Zelle noch weiter zurück auf die Kerne verlegen.“ — Wenn kernlose Stücke von Protozoen nur kurzlebig zu sein pflegen, so möchte ich dies dem Umstande zuschreiben, dass sie keine, bisher vom Kerne ausgegangene, stoffliche Anreicherung mehr erfahren.

Noch weiter abwärts steigend, verharren wir bei dem Kern des Kernes, dem Kernkörperchen, dem Chromatin des Kernes, als einem gleichfalls relativ selbständigen, mit amöboider Beweglichkeit und Fortpflanzungsfähigkeit begabten Wesen. Auch dessen Nachkommen, die Chromosomen, mit ihrer aktiven Biagsamkeit, Vermehrungs- und Kopulationsfähigkeit erscheinen uns als halbautonome, auch als frei existierend denkbare Wesen. Ihnen schliessen sich unter den Organellen des Protoplasmas noch die morphologisch und physiologisch miteinander verwandten Chlorophyllkörnchen und Chordriosomen an. Die beiden letztgenannten reihen sich bereits den künstlich, auf anorganischem Wege erzeugten Imitationen von Kleinwesen an und könnten schon deshalb auch als ursprünglich selbständig existierend gedacht werden. Allem diesem zufolge lässt sich die Parallele zwischen einem Mikroorganismus mit seinen Organellen und einem Metazoon mit seinen Organen noch durch eine Aufstellung von Kategorieen der Individualität auch für die Mikronten ergänzen.

Als höchste, einem Tierstock entsprechende Individualität wäre ein Syncytium anzunehmen, als darauf folgende, der Person analoge, ein mehr oder weniger reich mit Organellen ausgestattetes einzelliges Wesen. Weiter herab folgte als Individualitätsstufe dort das Organ, hier die Organelle, namentlich besonders der Kern. Auf der tiefsten Stufe, wo bei den Metazoen die Zelle steht, kämen für die Einzelligen allendlich das Kernkörperchen nebst Chromatin und bzw., als Nachkommen derselben die Chromosomen. Wenn nach der Vorstellung von Bütschli nackte Kerne an sich bei den Bakterien eine selbständige Individualität zur

Schau tragen, so bleibt ein ähnliches, gleichfalls selbständiges Vorkommen auch des Kernkörperchens oder Chromatins allerdings rein hypothetisch; doch die Vermehrungsfähigkeit derselben unter Erzeugung (nach bakterienartigem Modus, auch ohne Beteiligung des Kernleibes) einer Summe von Nachkommen, der Chromosomen, dürfte selbst der Hypothese Raum lassen, dass hier ein phylogenetischer Rückschlag auf fernste Urwesen vorliegen könnte. Eine ungefähre numerische Konstanz der bei jedesmaliger Zellteilung auftretenden Chromosomen kann hierbei als Gradmesser für die Zerstückelungs- (Vermehrungs-) Fähigkeit des Chromatins gedeutet werden. Sind doch auch einem sporulierenden einzelligen Wesen gewisse numerische Grenzen gesteckt, welche durch den Vorrat an Stoff und Energie vorausbestimmt sind. Wie bei den Protisten, so kommt auch bei den Chromosomen geschwisterliche Conjugation und Copulation vor.

Diese Hypothese weiter ausspinnend, könnte man im allgemeinen jeder Tierart eine normale Zahl von Nachkommen des Kernkörperchens (Chromatins) innerhalb des betreffenden Kernes zuschreiben. Ist diese erreicht, so pflegt bei der chromatinreicheren Zelle gewissermassen noch ein Restkörper, ein Heterochromosom nachzubleiben, welches übrigens in zwei oder mehrere Stücke zerfallen kann: so zunächst in zwei ungleiche Teilstücke x und y . Bei der Aequationsteilung (bei der Eizelle während der Bildung der ersten Richtungszelle) teilt sich noch das x -Chromosom gleich den Autochromosomen, dagegen participiert es nicht an der die Reifeteilung begleitenden Konjugation der übrigen Chromosomen, von denen es, bei genügender Aktivität, bzw. Affinität, eines mit Beschlag belegen könnte. So könnten denn die Heterochromosomen, unter Vermisung einer Gegensätzlichkeit mit den Autochromosomen, als mehr passive Aufspeicherung trophischen Materials gedeutet werden.

Bereits den Infusorien spricht man ein somatisches oder Trophochromatin und ein generatives Chromatin zu. Ersteres wäre im Makro-, letzteres im Mikronucleus gelagert. Nun ist aber bis 1921 über fünf freilebende Infusorienarten berichtet worden, bei denen es zwei Rassen, die eine mit, die andere ohne Mikronucleus, geben soll. Sind die Angaben zum Teil auch unzuverlässig, da die Mikronuclei ihrer Kleinheit wegen übersehen sein konnten, so gibt es doch Arten mit unbeständigem Vorkommen des Mikronucleus. Bei diesen dürfte es sich um eine nicht erfolgte Teilung des Mutterkerns in Makro- und Mikronucleus handeln; der ursprüngliche Kern verbliebe als Amphinucleus (Woodruff, 1921). Auch diese Individuen pflanzen sich durch Teilung fort. — Mit ein paar Worten sei hier noch der sogen. Gene gedacht. Diese in den Chromosomen angehäuften kleinsten Teilchen, welche zum Teil chemisch, zum Teil

katalytisch wirken sollen, werden aus Versuchen und theoretischen Konstruktionen erschlossen. Morgan mit seinen Mitarbeitern brachten es für die Fliege *Drosophila* auf über 300 Gene, welche gesonderten erblichen Merkmalen vorstehn sollen. Unter den neuesten eifrigen Vertretern der Genenlehre sei hier wenigstens einer, Kolzow, genannt. Dieser rechnet mit der Möglichkeit, dass es gelingen wird, die Hunderte und Tausende erblicher Faktoren, welche in den nächsten Jahren eine genetische Analyse des Menschen nachweisen könnte, unter 24 Gruppen zu verteilen, entsprechend der Zahl seiner Chromosomen, und jedem der Gene den zugehörigen Platz innerhalb des entsprechenden Chromosoms ausfindig zu machen. Bedenken gegen solche weitgehende Hoffnungen dürften sich aus den vorstehenden Erörterungen zur Chromosomenlehre (p. 57) ergeben.

Alette Schreiner gibt als wahrscheinlich zu, dass die Vererbung väterlicher und mütterlicher Merkmale an die entsprechenden Chromosomen gebunden sei, obwohl der strikte Beweis dafür fehlt. Mit Recht macht die Verf. darauf aufmerksam, dass sich im Individuum zunächst ein beiden Geschlechtern gemeinsames Artbild ausprägt. In Anpassung an die übliche Vorstellung von den männlichen und weiblichen Chromosomen müsste denn dieses Artbild doppelt vererbt sein: „eine wenig zweckmässige Anordnung der Natur, die vielen verwickelten Züge des Artbildes, die nie voneinander getrennt werden können, ohne dass das ganze Bild zerfallen würde, an derartige selbständige und für jede Generation durcheinander zu werfende Gebilde zu knüpfen. Was wäre damit gewonnen?“

„Aus welchen Tatsachen schliessen wir eigentlich, dass Spermium und Eizelle in erblicher Hinsicht gleichwertig sind? Aus der Tatsache, dass beide Eltern, durchschnittlich genommen, das gleiche Vermögen haben den Nachkommen ihre Spezialmerkmale aufzudrücken, und dass somit die beiden Gameten inbezug auf die Übertragung individueller Potenzen gleichwertig sind. Aber ein Individuum besteht ja nicht ausschliesslich aus individuellen, speziellen Merkmalen.“

„Als Artbild oder vielmehr als 'potentielles Individuum' ist jedenfalls das Spermium etwas defekt. Während der Embryonalentwicklung entfalten die beiden Reihen von Chromosomen ihre Potenzen und üben, gemeinsam und in gegenseitiger Konkurrenz, auf die Ausbildung des Körpers einen immer mehr bestimmenden Einfluss. Eine ungleiche Verteilung der chromatischen Elemente auf die Körperzellen braucht aber dabei nicht stattzufinden.“ —

Schreiner ist übrigens geneigt die Erblichkeitsfunktion auch den übrigen Teilen der Zelle zuzuschreiben.

Befruchtung und Soma.

Die Verknüpfung sämtlicher sich am und im Organismus abspielender Vorgänge sowohl, als auch die anatomisch-physiologische Analogie zwischen einzelligen und vielzelligen Wesen, veranlassen uns im Nachstehenden zu Erörterungen gewisser Beziehungen zwischen Befruchtung und Begattung.

Zunächst einiges über die sexuelle Annäherung. Es lässt sich annehmen, dass deren Uranfänge auf einer stofflichen Affinität beruhen, welche ohne besondere Zielstrebigkeit die Lebewesen sich in beliebiger Anzahl vergesellschaften lässt. Als weitere, schon differenzierte Stufe dürfte der Nahrungstrieb, zunächst der Trieb nach adäquaten Nahrungsstoffen (Kannibalismus) zusammenführen, aus welchem sich erst eine spezielle Sexualattraktion herausgebildet. Schon bei einzelligen Organismen zum grossen Teil durchgeführt, findet man verschiedene Reminiszenzen solcher Durchgangstufen. Wie weit das Streben zur Annäherung gehen kann, zeigen die Ketten, zu welchen Exemplare von *Amphioxus* gelegentlich verkleben, ohne dass uns Ursache und Ziel dieser Erscheinung klar würde. Schon weniger rätselhaft ist das paarweise Aneinanderhaften unter nachfolgender Verschmelzung des *Diplozoon paradoxum*, denn hier ist offenbar nächst einem Austausch von männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, noch ein trophischer gegenseitiger Austausch von Körperstoffen vorhanden: eine Wiederholung der Konjugation der Infusorien. Letztere zeigt übrigens Abstufungen, wobei die niederste sich bei *Balantidium* vorfindet. Bei diesem sind es nur die Münder, welche miteinander verschmelzen und die Verbindungspforte für den stofflichen Austausch zweier Individuen darstellen. Wir hätten hier das Vorbild eines Kusses. Der manchen hochorganisierten Wesen, den Menschen an der Spitze, zukommende Ausdruck von Zuneigung im allgemeinen und sexueller insonderheit, dürfte aus dem Kannibalismus hervorgegangen sein, bei welchem das gegenseitige Bestreben zweier Individuen einander zu verSpeisen zu einer Annäherung ihrer Münder führt¹⁾. Dem Schnäbeln der Vögel ist als viel energischere Liebesbewerbung die der Makropoden voranzusetzen. Diese schnäbeln sich nämlich

1) Das Händereichen, Unterhaken, Beschnupern — wie der Riechkuss, das Belegen wären Akte der Besitzergreifung und Prüfung der Beute auf ihre Geniessbarkeit.

gelegentlich mit einer solchen Energie, dass ihre Kiemenbögen sich verfilzen und Fetzen der Mundschleimhaut sich ablösen (Bölsche in Kossmann u. Weisse, Bd. 2). Hier findet die bekannte Vermutung Anschluss, der menschliche Kuss wurzle auf einem gastronomischen Genusse. Den Nahrungstrieb als Ausgangspunkt des Geschlechtstriebes betrachtend (S. 7), verstehen wir auch die erotisierende Wirkung des Kusses.

Unter Berücksichtigung der höheren Tiere, insbesondere des Menschen, wurden verschiedene Hypothesen über Wesen und Ursprung des Geschlechtsinstinktes aufgestellt. So wird u. a. — ein gerader Gegensatz zur Hungerhypothese — ein Bestreben des Organismus angenommen, welches nicht auf Zueignung trophischer Stoffe beruhe, sondern auf Entäusserung lästiger Stoffe, die sich im Organismus anhäufen. Diese Hypothese stellt den Geschlechtsinstinkt dem Drange nach Entleerung von Harn und Kot an die Seite. (Man redet hierbei wohl auch von einer Anhäufung spezieller Geschlechtsgifte.) Eine gewisse quälende Spannung der überfüllten Samenblasen wurde zur Stütze dieser Auffassung herangezogen. Andere, wie Krafft-Ebing, nehmen ohne weiteres ein besonderes Streben zur Erhaltung der Art an. Noch Andere reden von einem Fortpflanzungsimpulse; so Eulenburg, Hegar, Löwenfeld und Näcke. Alle hier genannten, meint Dr. Johanna Elberskirchen, lassen Wesen und Ursprung der Erscheinung unberücksichtigt. Ihrerseits argumentiert sie etwa folgendermassen. Mit vollendetem Wachstum des Organismus richtet sich die schöpferische Energie auf eine Erschaffung neuer, dem elterlichen adäquater Wesen, wird also auf die Ausbildung von Geschlechtszellen abgeleitet. Wie das Bedürfnis nach Nahrung einen Gehirnreiz, das Hungergefühl, erzeugt, welches seinerseits im Gesamtorganismus Bewegungen zur Stillung des Hungers auslöst, so empfindet nunmehr auch die Geschlechtssphäre ein Nahrungsbedürfnis. Letzteres bewirkt einen Reiz im Nervensystem, welcher als Attraktion der Geschlechter empfunden wird und seinerseits im Gesamtorganismus Bewegungen zur Stillung dieses Nahrungsbedürfnisses auslöst, was sich nach Entspannung der Schwellkörper im Gefühl der Befriedigung, Erleichterung und in allgemeinem Wohlgefühl äussert. Man sieht, dass die Verfasserin der Hungerhypothese huldigt.

Man gewahrt aus diesen, sowie anderweitigen einschlägigen

Hypothesen, dass zwischen Begattungs- und Fortpflanzungstrieb keine Grenze gezogen wird, und dennoch ist eine solche vorhanden, und zwar schon dem Begriffe nach. Der letztere setzt eine gewisse Zielstrebigkeit voraus, welche, statt auf persönliche Anforderungen des Individuums, auf das Bestehen der Art gerichtet ist. Als typisches, reines Beispiel mag der Trieb der Vögel zum Nestbau dienen. Es soll übrigens nicht behauptet werden, dass der Fortpflanzungstrieb nicht im persönlichen Interesse des Individuums stehen könnte; denn sehen wir nicht eine Vermehrung durch Teilung als Reaktion einer Körperüberbürdung auftreten? (Wie vorsichtig man übrigens zu letzterer Triebfeder sich zu verhalten hat, beweist eine unaufhaltsame Teilung hungernder Infusorien unter steter Grössenabnahme).

Den Begattungstrieb als aus dem Triebe zu stofflichen Anreicherung entsprungen annehmend, finden wir es erklärlich, dass Begattung und Fortpflanzung als voneinander mehr oder weniger unabhängige Erscheinungen verlaufen können. So können sie zunächst zeitlich auseinander rücken, wie wir dies bei den Fledermäusen beobachten, deren Begattung im Spätherbst vor sich geht, während die Ovulation und mit ihr die Befruchtung der Eier — durch in den Geschlechtswegen überwinterte Spermien — im Frühlingsanfang erfolgt. Man denke hier auch an die Bienenkönigin, deren Fortpflanzung nach einmaliger Begattung und Füllung des Samenbehälters sich durch Jahre fortsetzt. Demgegenüber sehen wir andererseits auch ein zeitliches Zusammenfallen von Begattungstrieb und Fortpflanzung, so beim Weibe, dessen gesteigerte Begattungslust während der Menstruation, besonders am dritten und vierten Tage sich äussert, sowie unmittelbar nach der Menstruation, welche sich u. a. in einer dem Anwachsen des Ovulums günstigen Lockerung der Schleimhaut äussert. Diese Tatsache pflügt man nicht aus den Augen zu verlieren, wie es nur allzuleicht für die folgenden Tatsachen geschieht.

Ohne nachweisbaren Begattungstrieb kann bekanntlich die Fortpflanzung im Tierreich auf allen Entwicklungsstufen, von der Eizelle angefangen, durch alle, auch der Geschlechtsdrüsen noch bare Stadien hindurch gelegentlich vorkommen. Desgleichen beobachtet man an sexuelle Regungen erinnernde Erektionen schon bei kleinen Kindern, ja Säuglingen. Erektionen und Geschlechtstrieb sind auch Kastraten durchaus nicht fremd, wobei diese

selbst eine ausschweifende Lebensweise führen können, ohne dabei einen Trieb zur Fortpflanzung zu hegen¹⁾.

Vollendete Körperausbildung und Geschlechtsausbildung sind sowohl für den Begattungstrieb, als auch für die Geschlechtsregungen nicht mit Notwendigkeit vorauszusetzen. Von den Autoren, welche ihr Augenmerk auf die in der Kindheit zu beobachtenden Geschlechterregungen richteten, seien zunächst Freund und Heller genannt. Metschnikow (1871) macht darauf aufmerksam, dass russische Wärterinnen und Ammen bereits Säuglinge durch diesen offenbar behagende Berührung der Genitalien beruhigen. Er denkt hierbei an eine kleinen Wesen allgemein zukommende Hyperästhesie, bringt aber das vorzeitige Auftreten einer sexuellen Empfindung beim Menschen auch mit dessen langsamer Entwicklung in Zusammenhang. Daher, meint er, auch dessen Neigung zur Onanie. Nun ist diese aber auch Tieren durchaus nicht fremd²⁾: so sieht man kleine Hunde und Ferkel gelegentlich, ohne Wahl des Geschlechts, einander bespringen, gelegentlich auch vom Kopfende umfassen. Daher lässt sich denn die Frage aufwerfen, ob dergleichen fremdartig anmutende Erscheinungen nicht etwa die Ausbildung der Schwellkörper des Gliedes durch Blutzudrang begünstigen. Dass eine Spannung der Haut auf die zugehörigen Nervenendigungen wirken kann, ist selbstverständlich. Zum Gesagten sei noch hinzugefügt, dass von erotischen Träumen und sonstigen Anwallungen durchaus unabhängige Erektionen und Pollutionen bei normalen Menschen im Schlafe vorkommen, und vermutlich lediglich durch die Bettwärme erzeugt werden können, wobei allerdings ein Rückenmarkreflex mit im Spiele sein dürfte³⁾. Die Altersgrenze,

1) Hier sei auch der Suberektionen Erhängter gedacht, welche durch eine Akkumulation von Zersetzungsproducten im betreffenden Nervenzentrum ausgelöst werden dürften.

2) Hengste treiben dieselbe gelegentlich bis zur Ejakulation. Auch Rinder und Elefanten sah man onanieren. Prof. F. A. Zürn sah einen Bullen dazu die Höhle seines „Vorderknies“ benutzen; während einem anderen die Krippe dazu herhalten musste, weshalb man sich veranlasst sah dieselbe mit Stachelblech zu beschlagen. Dass die permanent brünstigen Paviane der Onanie fröhnen, ist allbekannt. Übrigens ist diese auch bei gewissen Naturvölkern als Volkssitte eingebürgert. Noch mehr, neuere Sexualärzte sind geneigt die im Übermass so verderbliche Selbstbefriedigung auch bei den Kulturvölkern als eine fast allgemein verbreitete hinzustellen.

3) Ellis bezeichnet als Autoerotismus das Phänomen der spon-

welche der Ovulation und Fortpflanzung einen Riegel vorschiebt, bewahrt das Weib keineswegs vor Erotik. — So halten wir denn alles in allem den Satz aufrecht, dass Geschlechtstrieb und Fortpflanzungstrieb zwei der Quelle nach unabhängige, sich lediglich typisch kombinierende Erscheinungen darstellen.

Gleich dem Nahrungstrieb wird auch der aus ihm vermutlich entsprungene Geschlechtstrieb durch eine spezifische Attraktion begünstigt, wie sie schon für Kryptogamen sich nachweisen lässt (s. S. 46.). Von dem Gebiete der adäquaten Ausscheidungen art- und rassenverwandter Individuen gelangt man in weiterer Instanz auf das sexuelle Gebiet, woselbst in weiblichem und männlichem Sinne differenzierte Individuen zu einer Annäherung veranlasst werden. Es handelt sich hierbei zunächst um Ausscheidungen, welche besonders in der Brunstzeit sich steigern. So um die Ausscheidungen der weiblichen Genitalien, beispielsweise die der Hündinnen, welche Rüden aus staunenswerten Entfernungen herbeilocken. Auf ähnliche Weise locken weibliche Schmetterlinge, dank ihrer Duftdrüsen und Duftschuppen, aus weiter Entfernung Männchen heran. Als Gegenstück hierzu denken wir an das männliche Moschustier mit seinem Beutel, dessen Ausdünstung eine erregende Anziehungskraft auf die Weibchen ausübt, kommt doch der Moschus auch sonst als sexuell anregende Ausscheidung vor, so bei brünstigen Krokodilen, und gilt auch beim Menschen als sexuelles Exzitans. Bei dem menschlichen Weibe wird dessen Gesamtausdünstung als für den Mann erotisierend angenommen.

Nächst dem Geruchssinn spielen bekanntlich auch die anderen Sinne eine Rolle in der Erotisierung: so auf dem Gebiet des Sehvermögens Farben- und sonstiger Schmuck, auf dem Gebiet des Hörvermögens Lockrufe und Gesang. Beim Menschen gesellen sich zu den Sinneseindrücken als erotisierend noch Phantasie, Ueberlegung und Suggestion.

Nun etwas näher zur Frage einer etwaigen Parallele zwischen

tanen geschlechtlichen Erregung ohne irgend welche direkte oder indirekte Anregung seitens einer anderen Person desselben oder anderen Geschlechts. Heutzutage macht sich ein Bestreben bemerkbar allerwärts, selbst in den höchsten emotionalen Leistungen des Menschen, eine erotische Grundlage zu erspähen. Man geht hierin zu weit, um so mehr, als man u. a. noch niedrigere, primitivere Triebfedern, so die der stofflichen Anregung und die des Hungers, unberücksichtigt lässt.

der Begattung und der auf einer stofflichen Anreicherung der Kontrahenten beruhenden Befruchtung. Es fällt diese Frage ganz besonders ins Gewicht für den Menschen als unabhängig von den Jahreszeiten stets begattungsbereites Wesen, bei welchem dabei nur ein ganz geringer Prozentsatz der Begattungen eine Fortpflanzung zur Folge hat.

Im nächststehenden gestatte ich mir in Kürze über meine, bereits vor zwanzig Jahren in russischer Sprache erschienenen und schwerlich nach dem Westen gedruckenen „Biologischen Erwägungen in Veranlassung des Buches von P. Wiktorow über die Brown-Séquard'sche Heilmethode“ (Wratsch 1893, № 38)¹⁾ zu referieren. Gewiss mit Recht wird angenommen, dass ein angemessener Geschlechtsverkehr, trotz einer unmittelbaren Abspannung der Beteiligten, deren Wohlbefinden hebt; während übertriebene Enthaltbarkeit schädigend auf den Organismus wirkt, und psychisch einerseits zum viel bespöttelten Typus einer alten Jungfer, andererseits zu dem eines verschrobenen alten Junggesellen führt. Als naturgemässe Norm ist dem Organismus ein allseitiges Ausleben vorgeschrieben.

Nun fragt es sich: beruht das durch den Geschlechtsverkehr gesetzte erhöhte Wohlbefinden lediglich auf einer psychischen, nervösen Befriedigung, welche auf das leibliche, materielle Befinden rückwirkt, oder könnte hierbei auch an einen stofflichen Austausch der Kontrahenten gedacht werden, analog dem bei der Befruchtung einzelliger Wesen und Geschlechtszellen der Metazoen, also an eine — sagen wir — „Somabefruchtung“?

Zunächst wird dem Weibe bei der Begattung eine erhebliche Menge von Samenflüssigkeit eingeführt, deren teilweises Eindringen in die Schleimhäute durch Friktion, als Ergänzung zur Diosmose, begünstigt wird. Hierzu gesellt sich ein notorisch stattfindendes Einbohren von Spermien in beliebige Gewebe und deren Vordringen, gegen den Strom der Flimmerzilien der Eileiter, in die Leibeshöhle und die Eierstöcke, woselbst sie vermutlich selbst eine Vorbefruchtung unfertiger Eianlagen bewirken können²⁾. (Da alles, auch das geringste, im Organismus in stofflichem Austausch mit der Gesamtheit steht, so möchte ich

1) Біологіческія соображенія. По поводу книги П. Викторова о Brown-Séquard'овскомъ способѣ леченія. Врачъ 1893, № 38.

2) „Bei den Nagern bildet sich in der weiblichen Scheide bald nach dem Kopulationsakt ein sogen. Vaginalpfropf aus dem Sekrete der Samenblasen-

nachträglich auch an das Smegma praeputiale erinnern, von welchem dem weiblichen Paarling etwas zugute kommen könnte).

Was den Mann anbetrifft, so profitiert er bei der Begattung an Ausscheidungen des Weibes allerdings ungleich weniger, und zwar das ihm durch die Friktion des Gliedes und die der Ejakulation folgende Aspiration der Harnröhre Zukommende. Doch braucht es sich voraussätzlich nicht um eine quantitativ erhebliche Menge von Stoffen zu handeln, sondern auch um qualitativ, fermentativ oder sogar nur katalytisch wirkende. Im einzelnen wären als Ausscheidungen, welche dem männlichen Partner zugute kommen könnten, zu nennen die der Eierstöcke, bzw. seiner Leydig'schen Zwischenzellen, die der Bartholini'schen Drüsen, die der Schleimdrüsen der Gebärmutter, des Muttermundes, der Scheide, ja in letzter Instanz auch die der innensekretorischen Drüsen des weiblichen Körpers überhaupt, insofern sie in den Körpersäften kreisen.

Die Hypothese einer Somabefruchtung durch Analogieen stützend, wäre zunächst nochmals der Wimperinfusorien zu gedenken, deren Protoplasma mit seinen erstaunlichen Organellen als Zellsoma gedeutet werden kann, während man als Grundorganelle den Kernapparat gelten lässt. Bei der zeitweiligen Verschmelzung dieser Wesen während der Konjugation ist, gleichzeitig mit einem Austausch von Abkömmlingen des Micronucleus, auch einer von sonstigen körperlichen Substanzen unvermeidlich. Letzteres gilt, unter den Metazoen, besonders für die zusammenwachsenden Paarlinge von *Diplozoon paradoxum*.

Hier schliesst sich die von Brown-Séguard entdeckte Hebung des körperlichen Wohlbefindens durch künstlich bereitete

drüsen unter dem Einfluss eines dort enthaltenen Fermentes, der angeblich später noch durch das Sekret der Vaginaldrüsen verstärkt wird; er verschliesst für eine Zeitlang die Vaginalöffnung und soll ausserdem die Samenmasse in der Richtung gegen den Gebärmuttermund verschieben, indem er wie ein Pumpstempel wirkt“ (Godlewski). Da nun die Anzahl der für die Befruchtung benötigten Spermien eine minimale ist, könnte die übrige Samenmasse trophischen Zwecken dienlich sein, um so mehr als es sich um besonders fruchtbare Wesen handelt.

Dass das Weib respektable Massen von trophischen Stoffen mit der Samenflüssigkeit aufnehme, darauf haben mehrfach zeitgenössische Autoren aufmerksam gemacht und dabei auch die Erscheinung der Telegonie mit herangezogen, so Loisel und Orth. (Ich verweise hier auf das Buch von M. Hirschfeld, p. 183).

Testicularinjektionen an, als deren wirkende Substanz bald darauf das Spermin erkannt wurde, welches katalytische Kräfte besitzt und zersetzend auf Leukomaine einwirkt. Das Spermin, welches sich gleichfalls als Bestandteil des Eierstockes, anderweitiger Organe, sowie auch des Blutes erwies, wurde auch als wichtig für Entwicklung und Wohlfahrt des dasselbe sezernierenden Wesen erkannt. Es war Brown-Séguard vorbehalten die von ihm geschaffene Heilmethode sehr wesentlich zu erweitern, indem er ausser den Hoden noch anderweitige Drüsen, solche der inneren Sekretion, bzw. die aus ihnen zu gewinnenden Extrakte, zu Heilzwecken verwandte, und so die Organotherapie schuf und die physiologische Bedeutung auch der Schilddrüse, der Brustdrüse, des Hirnanhangs, der Nebennieren etc. in Schwung brachte. In eminentester Weise ist in der Neuzeit die Bedeutung der Zwischenzellen der Geschlechtsdrüsen zur Geltung gekommen.

Nachtrag. Seit der Beobachtung von Spallanzani, dass ein brünstiges Froschmännchen sich köpfen lässt, ohne die Umklammerung des Weibchens aufzugeben, wurden am Frosche vielfache Versuche angestellt¹⁾, Durch diese wurde zunächst eine Reflexwirkung nachgewiesen, ausgehend von der Haut der Daumenschwielen, der Innenfläche der Arme und der Brust durch das Rückenmark auf die umklammernden Muskeln. Bei den Säugetieren und dem Menschen dürfte der Umklammerungsreiz von den Armen und der Brust auf die Kopulationsorgane übertragen sein und auch eine Mitwirkung der Psyche mit ihren Vorstellungen in Betracht kommen. — Wichtig ist, dass die Frösche selbst leblose Gegenstände umklammern. Steinach und Langhans (1910) haben gezeigt, dass auch bei nicht brünstigen Fröschen der Umklammerungsreflex ausgelöst werden kann, nachdem bei ihnen das Gehirn durchschnitten wurde, sei es an der hinteren Grenze des verlängerten Marks, sei es an seiner vorderen, am Kleinhirn. Dies lässt auf Hemmungszentren weiter nach vorne schliessen.

Kap. 5. Fortpflanzungsarten und Generationswechsel.

Mag die Einteilung der Fortpflanzungsarten in zwei Kategorien, ungeschlechtliche und geschlechtliche, oder in drei: ungeschlechtliche, eingeschlechtliche und zweigeschlechtliche, sich

1) Näheres Physiologisches bei Lipschütz (1919. p. 114—124).

auch noch so fest eingebürgert haben, so lässt sie sich heutzutage, den in den vorhergehenden Kapiteln gebrachten Zusammenstellungen gemäss, nicht aufrecht erhalten. Die sogen. Reife-, besser Verjüngungsteilungen und die Befruchtung als dem Wesen nach selbständige, interkurrente Erscheinungen ausscheidend¹⁾, kommen wir zum Schluss, dass jegliche Gegensätze, wie sie die genannte Einteilung der Fortpflanzungsarten involviert, von der Natur nicht vorgesehen sind, dass es streng genommen nur eine Art von Vermehrung, und zwar die durch Teilung, gibt.

Als typisch erscheint die Zweiteilung in gleich grosse Tochterindividuen, an denen die dem einen oder dem andern etwa fehlenden Organe sich durch Regeneration Neubilden. Bei den Protozoen Norm, tritt diese Fortpflanzungsweise bei den Metazoen nur als Ausnahme auf, so bei gewissen Coelenteraten, Würmern²⁾.

Eine ungleiche Teilung leitet zur Knospung hinüber. Beide, Teilung wie Knospung, wurden schon von Bergmann und Leuckart zur Illustrierung des Satzes herangezogen, dass die Fortpflanzung einem Überschreiten der Wachstumsgrenze der Lebewesen vorbeugt, eines Satzes, welcher an eine für die Ernährung genügende Relation zwischen Körperoberfläche und Körpervolum anknüpft und sich besonders anschaulich an einzelligen Wesen erläutern lässt. Hiermit soll nicht gesagt sein, dass bei der Teilung, und zwar der ungleichen, ebenso wie erst recht bei der Knospung, das Elterntier völlig in seinen Kindern aufzugehen braucht. Vielmehr kann gelegentlich das Elterntier als solches kenntlich erhalten bleiben oder wenigstens ein Rest desselben, gewissermassen eine Leiche, übrig bleiben, wie bei der sich, nach dem Ausdrucke von Doflein (p. 234), „zu Tode knospenden“ *Spirochona gemmipara*. Auch kleine, nicht weiter differenzierte Teilstücke eines vielzelligen Wesens, welche lediglich ein Zellaggregat, bzw. ein Gewebstück darstellen, können sich absondern und zu neuen Individuen ausbilden, wie die Gemmulae

1) Für die Befruchtung ist dies um so mehr geboten, da dieselbe insofern in einem prinzipiellen Gegensatz zur Vermehrung steht, als bei derselben, wegen einer Verschmelzung zweier daran beteiligter einzelliger Wesen, eine numerische Verminderung von Individuen stattfindet.

2) Ein auffallendes Beispiel einer unregelmässigen Teilung bieten gewisse Seesterne, welche freiwillig in zwei oder mehrere Stücke, selbst in einzelne Strahlen zerreißen, um an jedem Teilstück die fehlenden Strahlen durch Knospung regenerieren zu lassen.

der Spongillen und die Statoblasten der Bryozoen lehren. (Bei all diesen Vermehrungsformen ist es irrelevant, ob wir es mit einem sexuell indifferenten, einem Eier, Spermien oder diese und jene erzeugenden Wesen zu tun haben).

Noch weiter herabsteigend, gelangen wir zur Ablösung von Einzelzellen, welche darauf, unter ständiger Vermehrung, in einer kontinuierlichen Reihe von Regenerationsvorgängen in Kürze die phylogenetische Gesamtskala des betreffenden Wesens reproduzieren.

Fakultativ ist jedwede lebensfähige Zelle im Stande einem neuen Organismus den Ursprung zu geben, wie dies besonders anschaulich das Pflanzenreich kundtut; doch sind es in erster Linie indifferent gebliebene oder gewordene Zellen, namentlich die Eizellen, auf welche die Fortpflanzung übertragen wird. Hierbei pflegen diese Zellen durch Hinzukommen von Hüllen, Nährstoffen, ja Nährzellen differenziert zu sein. In Berücksichtigung einer solchen Differenzierung bleibt selbst der Ausspruch von Rutgers¹⁾ zu recht bestehen, die sexuellen Fortpflanzungszellen müssten als eine heteromorphe Neubildung abgestossen werden, weil sie garnicht in den Zellverband hineinpassen. (Letzteres gilt besonders auch für die Spermien).

Das Mass der Anstrengungen, welches ein abgelöster Teil bei seiner Regeneration zu einem vollwertigen Organismus entfalten muss, ist selbstredend für eine einzige Fortpflanzungszelle das grösste. Daher versagt nur allzuoft ihr Regenerationsvermögen und bedarf sie, trotz einer Aufspeicherung von Baustoffen, meistens noch einer speziellen trophisch-irritativen Anregung von aussen. Diese geht normaler Weise von einer anderen, mit der gegebenen verschmelzenden, an sich sterilen, männlichen Keimzelle aus. Was die Verschmelzung veranlasst, mag Protoplasmahunger sein, wobei der betreffende, als Konjugation und Befruchtung bezeichnete Vorgang mithin eine Art Kannibalismus darstellt. Bei gewissen niederen Algen sind die Paarlinge noch von gleicher Grösse und Beschaffenheit, bei anderen sehen wir alle Übergänge zur Ungleichheit. Ja, man trifft bereits bei sehr niedrig stehenden, weder entschieden zu den Pflanzen noch zu den Tieren gehörenden Lebewesen die kleineren Paarlinge in

1) J. Rutgers. Ursprung und Wesen des Sexuallebens, namentlich des Generationswechsels. In Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich LXV, (1920).

ihrer Grösse äusserst reduziert und gleichzeitig einer selbständigen Fortpflanzungsfähigkeit beraubt. Da aber die Homologie von Spermium und Ovulum und deren Zusammenhang mit ursprünglich gleichen, im selben Masse auch an sich, also parthenogenetisch fortpflanzungsfähigen Protozoenindividuen festgestellt ist, so konnte selbst für Metazoen die Frage aufgeworfen werden, ob nicht dennoch auch ein Spermium im Stande sein sollte durch eine der Segmentation entsprechende Vermehrung einen Embryo zu erzeugen. Als theoretische Möglichkeit wurde eine solche Erscheinung von Verworn vorgesehen. Rawitz schlug hierfür, als Gegenstück zum Terminus Parthenogenesis, den Terminus *Ephebogenesis* vor¹⁾.

Als tatsächlicher Beweis einer Ephebogenesis wurden zunächst angeführt: Teilungserscheinungen an kernlosen Eistücken von Echinodermen, in welche ein Spermium gedrungen (Boveri, Delage)²⁾, ferner an ganzen (auch unreifen) entkernt besamten Eiern (Rawitz). Rawitz wählte hierzu Eier von *Holothuria tubulosa*, welchen er Sperma von *Sphaerechinus granulatus* beigab, und erzielte unter Teilung des Spermakernes Furchung und selbst Blastulabildung. Gewiss mit Recht betont dem gegenüber Waldeyer (in Hertwig, p. 421), der von Rawitz beschriebene Vorgang erinnere an das Verhalten überkomplett in ein Ei eingedrungener Spermien, auch könne man streng genommen von Ephebogenesis nur dann reden, wenn man ein Spermium auf irgend eine Weise allein, ohne Teilnahme des Ooplasma, mindestens zu einer Art Furchung bringen könnte. Allerdings lässt sich die Sache auch von dem Standpunkte betrachten, es hätte das Spermium sein eigenes spärliches, an sich ungenügendes, Protoplasma durch das eines Eies nur angereichert und sich dadurch eine Vermehrungsfähigkeit erworben.

Nach Shearer sollen auch bei *Dinophilus* Spermien in junge Eizellen (Oogonien) eindringen. Letztere fahren jedoch fort sich zu

1) Von ephēbos, der Jüngling, aber auch eine mannbar werdende Jungfrau! (Ephēbia heisst die Pubertät überhaupt). Diesem gemäss ist der von Kammerer (1915, p. 223) vorgeschlagene Terminus „Androgenese“ vorzuziehen.

2) Einen Anklang an Ephebogenesis könnte man auch in der Embryonalentwicklung solcher Eier erblicken, deren Chromosomen durch Radiumbestrahlung praenumerando, vor der Befruchtung, ihrer Vermehrungsfähigkeit beraubt waren, denn sämtlichen Zellen des neuen Individuums kam nur die halbe, aus der betreffenden Samenzelle stammende, Zahl von Chromosomen zu (R. Hertwig).

vermehren, und mit ihnen auch im gleichen Tempo der Kern des eingedrungenen Spermiums. Schliesslich versagt derselbe und es treten nunmehr Teilungen ein, bei welchen sich lediglich der weibliche Kern beteiligt. So sollen zweierlei Oogonien entstehen: mit und ohne Samenkern. Eine fortgesetzte Vermehrung junger Oogonien mitsamt ihrem weiblichen Pronucleus und einem eingedrungenen männlichen wird auch für den Pilz *Pyronema confluens*, nach den Beobachtungen von Claussen, und besonders für den Pilz *Endogone lactiflua*, nach den Untersuchungen von Bucholtz, sehr wahrscheinlich. — Hier sei als Ansatz zu einer Ephebogenese auch die von Nowaschin entdeckte sogenannte „doppelte Befruchtung“ herangezogen. Das pflanzliche Pollenkorn entspricht nämlich nicht einer einzigen, sondern zweien Zellen, einer grösseren und einer kleineren. Die grössere, welche wohl einer Nährzelle gewisser tierischer Eizellen (s. S. 26) an die Seite zu stellen ist, wächst lediglich zu einer langen Pseudopodie, dem Pollenschlauche, aus, welcher der kleineren, dem tierischen Spermium entsprechenden Zelle als Leitungsbahn nach dem Fruchtknoten dient. Diese kleinere Zelle zeigt nun eine Ephebogenese, indem sie sich in zwei Tochterwesen teilt, von welchen das eine zur Befruchtung einer Eizelle verwandt wird, während das andere durch weitere Vermehrung das Nährgewebe (Endosperm) des Samenkorns liefert. So wären, deucht mir, vergleichend-biologisch die Tatsachen zu erklären.

Es machte sich der Wunsch geltend, Spermien nach den von Carrel geübten Methoden zu mästen und zu züchten. Zunächst versuchten Loeb und Bancroft die Spermien des Hahns in verschiedenen Medien zu kultivieren. „In Eiweiss zeigten sie nach einer Stunde eine Ansammlung von einer hellen, schwach lichtbrechenden Substanz in der Gegend des Mittelstückes. Sie nahm an Volum zu, bekam eine deutliche Kontur und gestaltete sich schliesslich zu einem bis zur Mitte des Spermienkopfes reichenden Bläschen, in welches sich der Kopf später zurückzog. In den darauf folgenden Stadien ward der Kopf undeutlicher, das Ganze ward stärker lichtbrechend und konnte in Eiweiss nicht weiter untersucht werden. — Gefärbte Präparate zeigten, dass das Chromatin des in das Bläschen zurückgezogenen Kopfes sich, wenigstens in vielen Fällen, zuerst fein verteilte und auflöste und erst später zu grösseren, der Kernmembran anliegenden Schollen gruppierte. Vom Plasma und vom Schwanze waren nur in seltenen Fällen Spuren zu entdecken. Das in Eiweiss beobachtete Bläschen verschwand in Kanadabalsam ganz. Mitosen und Astern wurden nicht beobachtet.“ (Zool. J. B. für 1912). Diesen negativen Ergebnissen gegenüber wurde eine ge-

legentliche Vermehrungsfähigkeit von Spermien, bzw. Spermatiden, bereits in Kap. 2 plausibel gemacht. (Den durch freie oder endogene Teilung etwa entstehenden Spermatiden, bzw. beweglichen Spermien, fehlt allerdings jene Adhäsion, welche den trägen Furchungskugeln zukommt und diese sich zur Morula gestalten lässt).

Nach Schaudinn und Prowazek, bemerkt Doflein (p. 190 u. 212), kann man bei einigen Coccidien und Flagellaten durch alle Stadien hindurch männliche und weibliche Individuen unterscheiden. Es handelt sich hier um eine ungeschlechtliche Vermehrung von beiderlei Gameten, auch der männliche Merkmale zur Schau tragenden. — Klein hat die Meinung geäußert, wonach das Spermatozoenbündel von Volvox und Eudorina eine besondere männliche Generation darstellt. Allerdings stimmt Oltmanns (Bd. 2., p. 69) diesem nicht zu.

Nach den oben erwähnten negativen Kulturversuchen an Spermien hat man den Mut nicht sinken lassen. So gelang es denn auch auf künstlichem Nährboden tierische Spermien zur Vermehrung zu bringen (Loeb, Goldschmidt). Dasselbe gelang auch an weniger plasmaarmen Schwärmsporen von Algen.

Die Lebewesen sind, wie erwähnt, auf allen ihren Entwicklungsstufen, wenigstens fakultativ, als vermehrungsfähig anzusehen. Es gilt dies schon für die Vorstufen der Eizellen, die Ureier oder Oogonien, welche noch als integrierende Bestandteile des Muttertieres, insonderheit seines Eierstockes, sich eifrig durch Generationen fortpflanzen. Auch ihre allendlichen Deszendenten, die aus dem mütterlichen Verbande gelösten Eizellen, welche auf dem Wege der Teilung das Zellenmaterial zum Aufbau eines neuen komplizierten Wesens liefern, büßen nebenher auch ihre autonome Fortpflanzungsfähigkeit als Zellindividuen nicht ein, da ihre direkten und entfernteren Nachkommen, die Furchungszellen, wenn durch organische Geschehnisse oder gewaltsam aus dem Verbande mit ihresgleichen gelöst, jede für sich einen Embryo zu liefern im Stande sind. Selbst die Furchungskugeln des 32-er Stadiums können nach Herbst wenigstens noch einen Ansatz zur Entwicklung bis zur Gastrula, oder sei es auch nur der Blastula, zeigen¹⁾. Mehr nebensächliche als prinzipielle Ursachen sind es, welche die „Merogonie“ bisher nicht faktisch zu einer Allgemeinerscheinung stempeln; lassen sich doch selbst bei den Säugetieren und dem Menschen aus einer einzigen Eizelle entstandene Zwillinge und Mehrlinge beobachten. Eine Vermehrungsfähigkeit ist ferner auch den weiteren Embryonalstadien

eines Wesens nicht abzusprechen, so der Gastrula nach dem Vorbilde eines Pematodicus. Eine Vermehrung von Embryonen ist für gewisse Moostierchen, für lebendig gebärende Blattläuse und den Gyrodactylus elegans mit ihren ineinander geschachtelten Generationen zu verzeichnen, eine solche von Larven für gewisse Trematoden (Myracidium des Leberegels), die Miastoriden, den Axolotl in der Gefangenschaft²⁾. Für eine Chironomusart beschrieb O. Grimm³⁾ eine Fortpflanzung im Puppenstadium.

In den vorgebrachten Beispielen einer auf allen denkbaren Entwicklungsstadien vorkommenden Fortpflanzung geht dieselbe bald durch Abtrennung oder Zerfall in grössere oder kleinere Teilstücke, bald durch Abtrennung von Einzelzellen — wie bei der sogen. geschlechtlichen Fortpflanzung — vor sich. Beide Fortpflanzungsweisen können bei ein und demselben Wesen unbehindert gleichzeitig neben einander hergehen, so z. B. bei den Korallentieren, den zusammengesetzten Ascidien, manchen Seesternen: also eine Vermehrung durch Teilung, Knospung oder Sprossung neben einer durch Geschlechtszellen. In anderen Fällen findet ein räumlich und zeitlich geregeltes Alternieren der Fortpflanzungsweisen unter dem Bilde eines Generationswechsels, einer Metagenesis⁴⁾, statt.

1) Man wird unbedingt zugeben, dass auch diese anscheinend weite Grenze sich nicht mit der fakultativen deckt, sondern durch Erschöpfung an Baumaterial bedingt wird, um so mehr, als besonders günstige Ernährungsverhältnisse, wie sie die Polyembryonie gewisser Insekten (s. u.) und cyclostomen Bryozoen zur Schau trägt, eine ganz kolossale Vermehrungsfähigkeit der freien Eizellen ermöglichen.

2) Für diesen, sowie für alle Ständig- und Verkapptkiemer, gilt die Deutung, dieselben wären als neotenisch gewordene Formen anzusehen (Boas, Emerson, Versliys, Meisenheimer). Dieser Deutung entgegen lässt sich auch ein kausal prädestinierter Entwicklungspfad der Schwanzlurche von den Lungenfischen zu den Landsalamandern annehmen. Auf diesem Pfade stehen Formen, welche noch keinen festen Fuss gefasst haben und mithin auf verschiedenen Etappen, durch individuelle Variation oder äussere Verhältnisse, veranlasst werden als Rückschlag oder Hemmungsbildung auf Durchgangsstadien zu verweilen, auszuwachsen und sich fortzupflanzen. (Man s. meinen Aufsatz Üb. Variationsrichtungen im Tierreich in der Samml. wissensch. Vortr. von Virchow u. Holtzendorff. H. 228. 1895).

3) Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomus-Art. Mém. de l'Acad. de St. Pétersb. T. XVII, № 12. 1871.

4) Sehr eigentümlich ist die von Chun entdeckte Fortpflanzung der Rippenqualle *Bolina hydatina*. Hier pflanzt sich bereits die nur 0,5 mm

Die gewöhnlich in einem Atemzug mit der Metagenesis, gleichsam als Variante derselben, genannte Heterogonie möchte ich von unseren Betrachtungen prinzipiell ausschliessen, da es sich bei ihr um ein Alternieren einer Fortpflanzung durch befruchtete Eier mit einer solchen durch unbefruchtete handelt, wir aber bereits in Kap. 4 die Befruchtung als interkurrentes, von der Fortpflanzung dem Wesen nach unabhängiges, Phänomen anerkannt haben.

Einen Beitrag zur Entstehungsweise der Parthenogenese, und mithin auch Heterogonie, gibt Reuter (p. 27) im Anschluss an seinen Befund, dass bei der Milbe *Pediculoides* die Anzahl der männlichen Oocyten merklich geringer ist als die der weiblichen. Schwächer konstituiert, könnten dieselben im Kampfe ums Dasein mit den kräftigeren weiblichen schliesslich ganz unterliegen und eine parthenogenetische Entwicklung der weiblichen notwendig machen. (Übrigens hat auch schon Beard (1902) sich die Entstehung der Parthenogenese durch Unterdrückung der männlichen Eier gedacht). Weiblich mit ursprünglich-indifferent identifizierend, lässt sich die Sache in gewissen Fällen so betrachten, dass eine reichlichere Ernährung die Bildung stofflich verkümmerter männlicher Geschlechtszellen nicht aufkommen lässt.

Mögen die Fälle einer permanenten, ausschliesslich ungeschlechtlichen Vermehrung noch so selten sein; immerhin kann ich mich mit der Vorstellung nicht befreunden, dass die Bisexualität eine ursprüngliche Eigenschaft der Lebewesen darstellt. Dies um so weniger, als sich die Sexualität aus einem Hunger nach adäquatem Protoplasma herausgebildet haben dürfte. Die Parthenogenese tritt dem entsprechend in zweifacher Form auf, als ursprüngliche Asexualität und als Rückschlagserscheinung: als letztere besonders ausgesprochen in Tiergruppen mit sonstiger Zweigeschlechtlichkeit, wobei auch Anläufe zu Verjüngungserscheinungen erhalten bleiben können. So erbrachten Woodruff und Erdmann den Nachweis, dass inmitten einer anscheinend unbegrenzten Reihenfolge von zur Konjugation nicht zugelassenen Paramaecien Depressionsperioden mit einer fundamentalen Veränderung des Kernapparates zutage treten. (S. Kap. 1.)

Unter den Tierkreisen tritt uns die Metagenese dominierend nur bei den Coelenteraten entgegen, sonst findet sie sich lediglich in einzelnen Klassen oder Ordnungen, so bei den Salpen, den Bandwürmern als Regel, im übrigen aber nur mehr oder

grosse Larve durch Eier fort; darauf degenerieren die Gonaden, um sich beim ausgewachsenen Tiere wieder neu zu bilden und abermals in Funktion zu treten.

weniger eingesprengt vor. Aehnlich verhält es sich auch im Pflanzenreich. Bei den Phanerogamen äussert sich die Metagenese nur hin und wieder, namentlich an Brutzwiebeln und Brutknospen erzeugenden Formen, ist aber um so mehr bei den Kryptogamen verbreitet. Ehemals schien uns im Tierreiche die Metagenese nur auf Metazoen beschränkt zu sein, und erst die neuere Zeit förderte ihr entsprechende Erscheinungen auch bei Protozoen zutage, so bei Foraminiferen und Sporozoen.

Kommt nun der Generationswechsel in beiden Unterreichen der Tierwelt vor und sind diese phylogenetisch miteinander verknüpft, so erscheint im Hinblick auf das biogenetische Grundgesetz und die mit ihm zusammenhängenden Rückschlagserscheinungen, für die Metazoen die Einschaltung von protozoenartigen Gliedern in den Zyklus eines Generationswechsels durchaus zulässig. Als solche Glieder werden nun die Keimzellen, insbesondere die rhizopodenähnlichen Eizellen, gedeutet. Der betreffende Generationswechsel ist ein komplizierter insofern als sich dabei zunächst, statt einer einzigen, viele Generationen einzelliger Wesen (Furchungskugeln, Embryonalzellen) zwischen die Metazoenstadien einschieben. Er kompliziert sich noch dadurch, dass die sogen. Reife-, besser: Verjüngungsteilung (s. Kap. 3) einen weiteren Rückschlag der protozoenartigen Generationen auf noch primitivere, chromatinärmere Urwesen, ja selbst auf Kernlose, auf Moneren, aufweist, nämlich da, wo die Metazoenglieder des Zyklus schon (bei der Parthenogenese) haploid reduzierte Keimzellen erzeugen.

Der Rückschlag eines Metazoons im Zyklus der vielgliedrigen Metagenese ist übrigens zeitlich noch weiter zurück zu verlegen, und zwar auf den Moment der ersten Differenzierung von Keimzellen im Embryo. Dieser Moment fällt meist mit der Anlage der Gonaden zusammen. Im Embryo, wie auch im später ausgebildeten Individuum, führen die protozoenartigen Keimzellen zunächst eine gewissermassen parasitäre Existenz unter allmählicher Vorbereitung zum autonomen Bestehen. In Ermangelung einer anderen Art und Weise vollzieht sich der betreffende Rückschlag notgedrungen durch eine kontinuierliche Zellenvermehrung. Der strengen Keimbahnlehre widersprechend, kommt hierbei in gewissen Fällen auch eine Erzeugung von Keimzellen aus sich verjüngenden, indifferent werdenden Somazellen vor. Gegen die durch unzählbare Generationen, bis zum Erlöschen der

Reproduktionsfähigkeit, anhaltende Fortpflanzung der Keimzellen bilden die wenigen sogen. Reifeteilungen eine blosse Grenzmark, auf welche, meist angefacht durch trophische Beeinflussung (Befruchtung), eine neue Vermehrung folgt unter Bildung von Furchungskugeln und deren allmählichem Übergang in Embryonalzellen, aus denen, als Schlussglied des Zyklus, ein vielzelliges Wesen sich aufbaut. Was die Furchungszellen zusammenhält, wären: die wenig nachgiebigen Eihüllen, sodann die wohl dank denselben sich verstärkt äussernde Adhäsion und schliesslich protoplasmatische Verbindungsbrücken (Syndesmoplasten), welche in die Kategorie der Pseudopodien zu stellen sind und die Gesamtheit gewissermassen zu einem losen, netzförmigen Syncytium stampeln¹⁾. Trotzdem behält, wie schon erwähnt, jede der Furchungszellen die Fähigkeit sich auch als selbständiges Wesen weiter zu vermehren, und macht auch sofort von derselben Gebrauch, sobald sie, sei es aus natürlichen Geschehnissen, sei es durch künstliche Eingriffe, aus dem Zusammenhange befreit wird.

Aus dem Verbande gelöst sich fortpflanzend, liefert eine Furchungszelle Nachkommen, welche gleichfalls die Neigung haben aneinander zu haften, zunächst eine Kolonie einzelliger Wesen zu bilden, die sich schliesslich zum kompletten neuen Individuum gestaltet. Daher auch beim Menschen, als mehr oder weniger häufige Anomalie, die Entstehung von Zwillingen, ja selbst Vierlingen, aus einer einzigen Eizelle, bzw. aus den sich separierenden ersten Furchungszellen. Zur normalen Erscheinung wurde eine solche als Generationswechsel angesprochene Fortpflanzungsweise bekanntlich bei den Gürteltieren, deren einzelne Arten in jedem Wurf entweder 4 (*Dasypus novemcinctus*) oder selbst bis 9, ja bis 11 (*D. hybridus*) in eine gemeinsame seröse Hülle eingeschlossene Junge — alle vom nämlichen Geschlecht — in die Welt setzen. Diese etwa seit einem halben Jahrhundert (Kölliker, Jhering) bekannte Tatsache wurde zum Gegenstande von Nachprüfungen und Ergänzungen (Newman und Patterson). Ein einziger gelber Körper in einem der

1) Wenn Roux nach Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln aus der intakt gebliebenen, statt eines ganzen kleineren Embryo, auch wohl einen halben entstehen sah, welcher sich darauf durch „Postregeneration“ zu einem ganzen restituierte, so dürfte dies der Anwesenheit von Syndesmoplasten zuzuschreiben sein.

Eierstöcke des trächtigen Weibchens ist der beste Beweis dafür, dass alle Geschwisterembryonen einer einzigen Eizelle ihren Ursprung verdanken¹⁾. (Unpaarige Würfe sind naturgemäss durch ausgebliebene Teilung einer der Furchungskugeln zu erklären: eine Erscheinung, durch welche der gegenseitige Verwandtschaftsgrad der einzelnen Jungen, genau genommen, verschoben wird)²⁾. Numerisch wird die Polyembryonie der Gürteltiere durch die von P. Marchal bei Chalcididen und Proctotrypiden entdeckte weit in den Schatten gestellt. In das Ei einer Motte abgelegt, liefert das winzige, später heranwachsende Eichen dieser Hymenopteren, statt eines einzigen, Massen von Zellenballen, welche sich in einer gemeinsamen Hülle perlschnurförmig anordnen und je einer Larve den Ursprung geben. Die Zahl der Glieder einer solchen Perlschnur pflegt eine erstaunliche zu sein³⁾. Aus ihr lässt sich die entsprechende Anzahl von Generationen berechnen, durch welche sich die Eizelle als protozoenähnliches Wesen fortpflanzt. Durch die soeben angeführten Tatsachen wird der Rahmen eines Generationswechsels bei den Metazoen sehr wesentlich erweitert, indem die protozoenähnlichen Eizellen sich ausserhalb des mütterlichen Eierstockes selbst viele Generationen hindurch fortpflanzen können, ohne sich zu Metazoen zusammen zu fügen. Am Generationswechsel, der Metagenesis, hat sich so recht der Goethe'sche Ausspruch bewährt, die Natur gehe ihren Gang, und was uns als Ausnahme erscheint, liegt innerhalb der Regel. Den Entdeckern müsste diese kombinierte Fortpflanzungsweise als etwas ganz exzeptionelles

1) Bei *Dasytus novemcinctus* geben die vier ersten Furchungskugeln den vier Embryonen den Ursprung (Patterson).

2) Es mag nicht unerwähnt bleiben, dass A. Rosner im Eierstock von *Dasytus* mehreiige, durch Verschmelzung entstandene Follikel gefunden hat. Daher seine Hypothese, es könnten die gleichzeitigen Embryonen dieses Tieres aus einzelnen selbständigen Eiern entstehen. Mir scheint dies schwer vereinbar mit der Bildung eines gemeinsamen Chorions, sowie besonders mit der steten Eingeschlechtlichkeit der Embryonen. Nach Newman gehen die Geschwisterembryonen von *Dasytus novemcinctus* nicht aus Furchungskugeln eines Eies hervor, sondern später durch Knospung des Embryos, nach Ablauf der Gastrulation. Zwillinge des *Euphractus villosus* sind nach N. stets zweieiig, obwohl sie ein gemeinsames Chorion besitzen. The University of Chicago Press. Vol. VI. 1917. Siehe Naturwiss. WS. 1922, № 41.

3) Wenn einem einzigen Mottenei bisweilen gegen 3000 der winzigen Insekten entschlüpfen, so dürfte allerdings eine mehrfache Belegung des Motteneies mit parasitischen Eichen stattgefunden haben.

erscheinen, während sie sich in der Folge als auch sonst verbreitet erwies, und zwar nicht nur unter den Vielzelligen, sondern auch unter den Einzelligen beider Organismenreiche. Ja, noch mehr! Mit Zuhilfenahme des biogenetischen Grundgesetzes gelangt man zu der Vorstellung, dass bei sämtlichen Metaphyten und Metazoen einzellige und vielzellige Individuen zu einem gemeinsamen Generationszyklus verknüpft sind. Diesen eröffnen einzellige Wesen als atavistische Wiederholungen entfernter Protozoen-ahnen: die Geschlechtszellen. Dieselben vermehren sich zunächst innerhalb eines elterlichen vielzelligen Organismus meist lange Zeit hindurch in zahlreichen Generationen. Einzelne derselben verlassen die Gonaden, um ausserhalb des Organismus den Fortpflanzungsprozess fortzusetzen. Sie bilden hierbei zunächst einen zusammenhängenden Ballen von Furchungskugeln und Embryonalzellen, von welchen ein geringer Teil als protozoen-ähnliche Keimzellen erhalten bleibt, während die bei weitem grössere Mehrzahl, Differenzierungen eingehend, das Soma des vielzelligen Organismus bildet. Dieser stellt den Endpunkt des metagenetischen Zyklus dar, indem er neuen einzelligen Deszendenten den Ursprung gibt.

Das soeben angedeutete betont nicht bloss die phylogenetische Einheit der Lebewesen mit ihren ein- und vielzelligen Repräsentanten, sondern unterstreicht auch die beiden nebeneinander herlaufenden, miteinander konkurrierenden und abwechselnden Tendenzen: die der individuellen Ausbildung und die der Fortpflanzung. Gleichzeitig wird durch das angedeutete ein etwaiger prinzipieller Gegensatz zwischen den somatischen und propagatorischen Zellen aufgehoben¹⁾.

1) Hier schliesse ich die Ansichten von Geil neuen Datums an, deren Zusammenfassung mir während der Korrektur dieses Bogens freundlichst von meinem Neffen Dr. Walter Brandt zugesandt wurde. „Geil führt einen direkten Kampf gegen die Keimplasmatheorie, die nach seiner Ansicht die Hände des Arztes völlig bindet. Macht man sich von ihr frei, und nimmt an, dass eben die spätere Konstitution des Organismus durchaus nicht ein für alle mal in den Chromosomen fest eingeschaltet liegt, und sieht im Milieu einen grossen Faktor der Beeinflussbarkeit des Keims — mit seinem Ausdruck: erkennt man die Bedeutung des matern-fötalen Reaktionssystems an, — dann hat der Arzt sofort die Möglichkeit den Organismus, das sich entwickelnde Ei weitgehend zu beeinflussen. Auch die gesammte pränatale Entwicklung ist ein Anpassungswerk und auch die Vererbung ein Züchtungseffekt, der auf der zellulären Stoffwechselphysiologie beruht. Hier nähert sich Geil den Haeckel-

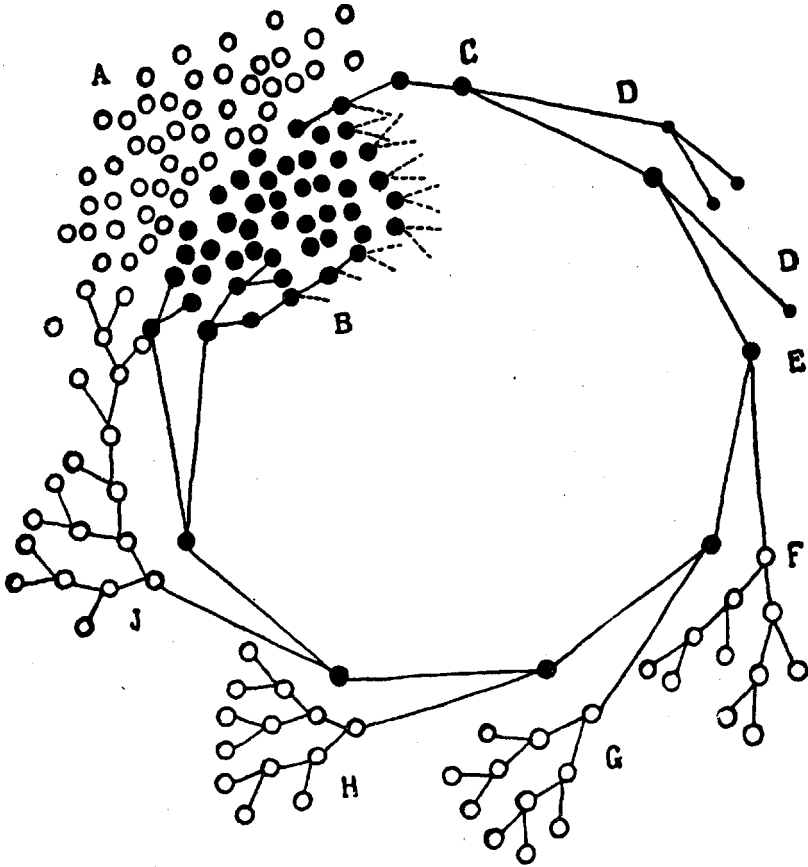
Die Natur lässt sich schlechterdings nicht so ohne weiteres in spanische Stiefel menschlicher Kategorien einschnüren. Gewissen Hauptzielen zustrebend, kennt sie verschiedene Mittel und Wege. Hierbei pflegt sie, wie dies das philosophische System von Rich. Avenarius mit Glück vorführt, mit Vorliebe den möglichst kurzen Weg einzuschlagen¹⁾. Ein solcher führt allerdings von der ein Metazoon begründenden Eizelle durch ihr gleichwertige Töchter, Enkel, Urenkel u. s. w. — die Furchungs- und Embryonalzellen — zu neuen Sexualzellen, welche, behufs einer Zeugung kommender Geschlechter, meist früh bei Seite gelegt werden²⁾. Selbstredend haben weniger differenzierte Zellen, wie die Leucocyten, einen kürzeren und leichteren Weg des Rückschlags zu durchlaufen als so hoch differenzierte, wie die gestreiften Muskel- und die Nervenzellen. Dergleichen weit abseits von der ursprünglichen Heerstrasse gedrängten Elementen könnte eine Rückkehr zum Ausgangspunkt nur noch in der Idee, lediglich fakultativ, nicht mehr faktisch, zukommen. Wird aber ein Fluss in seinem Lauf durch natürliche oder künstliche Hindernisse gehemmt, so durchbricht oder umgeht er sie, um trotzdem, der allgemeinen Neigung seines Gebietes folgend, dem Meere zuzuströmen. Ein dekapitirter Frosch, dessen eine Rumpfseite mit Säure bepinselt wurde, versucht zunächst mit dem benachbarten Hinterbeine, dem der entsprechenden Seite, die ätzende Flüssigkeit wegzuwischen; war jedoch dieses Bein schon vorher amputiert, so macht der Stumpf desselben nur ein paar vergebliche Zuckungen, der zweckmässige Abwehrreflex aber findet sofort den Weg zum Beine der entgegengesetzten Seite.

schen Vorstellungen. Natürlich folgt daraus die Möglichkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften. Die gesamte Keimplasmateorie als prädestinierende Mosaiktheorie verwirft Geil; er spricht auch von der Hypothese der Selbstdifferenzierung organbildender Eisubstanzen u. s. w.“ Mag sich nun auch der Verfasser schliesslich auf ein Gebiet gewagter Hypothesen begeben, so schätze ich den Kern seiner Argumente, welcher, wie leicht zu ersehen, mit dem in dieser Schrift dargestellten wohl übereinstimmt.

1) Dieselbe Idee hat übrigens schon Leonardo da Vinci vorweggenommen.

2) Man gedenke hier zunächst der Urgeschlechtszellen von Sagitta, der Polzellen verschiedener Insekten. In anderen Fällen, wie etwa im Stolo prolifer einer Salpe, und bei der Regeneration verlustig gegangener Gonaden, sind es schliesslich weiter abseits liegende, höher differenzierte Somazellen. (S. Kapitel 2).

Das gegenwärtige kurze Kapitel weiter ausspinnend, könnten wir die mit dem Generationswechsel verknüpften Lehren von der Keimbahn und der Kontinuität des Keimplasmas erörtern, wenn dies nicht schon in Kap. 2 geschehen wäre. Zur Ergänzung beschränke ich mich hier auf die Beifügung folgender schematischer Figur, welche Generationswechsel und Keimbahn in sich vereinigt.



Schema der Keimbahn und des Generationswechsels.

Schwarz — Eizellen als Protozoen gedacht; weiss deren differenzierte Nachkommen, die Somazellen. Oben eine sich durch ungleiche Teilung vermehrende Keimzelle (C, D, E) unter Rückkehr zu chromatinärmeren Urwesen. Ferner (F, G, H, J) die in unzähligen Generationen erfolgende Fortpflanzung dieser Urwesen unter Erzeugung einesteils eines Somas (A), und anderenteils in letzterem, gleichsam als Parasiten, sich fortpflanzender Keimzellen (B). — Bei einer bisexualen Fortpflanzung verschmilzt mit E eine männliche Zelle aus einer fremden Keimbahn.

Kapitel 6. Der Ursprung der Geschlechter.

Wie fundamental und vielseitig packend das vorliegende Problem zu allen Zeiten gewesen, lässt sich danach ermes sen, dass die Zahl der einschlägigen Hypothesen bereits im 17. Jahrhundert auf 262 abgeschätzt wurde, während sie bis zum Anfang des 19. Jahrhunderts schon bis auf circa 500 herangewachsen sein soll. (Zitate bei Schleip, p. 168.) Man kann sich vorstellen, in welchen zügellosen Bahnen sich zum Teil die Phantasie früherer Zeiten hierbei bewegte.

Die Neuzeit hat so manches auf diesem dunkeln Gebiete beleuchtet. Als eine der Grundlagen erscheint hierbei die Erkenntniss, dass Männlich und Weiblich durchaus keine absoluten Gegensätze darstellen. Es lehren dies die in Kap. 1 u. 2 zusammengestellten Tatsachen sowohl, als auch die vage Sexualität zahlreicher Organismen. So lassen sich bei Einzelindividuen einund derselben Pflanzenart alle Übergänge zwischen beiden Geschlechtern antreffen. Es gilt dies besonders für die Pflanzen mit verschiedengradiger Hinneigung zur Zweihäusigkeit. Bei solchen sind alle erdenklichen Übergangsformen, mit der Zwitterblütigkeit begonnen, zu finden: ein günstiges Material auch zu Kreuzungsversuchen, wie sie namentlich Correns mit glänzenden Ergebnissen ausführte. Nicht anders steht es im Tierreich. Als hübsches Beispiel möge zunächst die Edelkoralle angeführt sein, bei welcher ihr Monograph Lacaze-Duthier alle erdenklichen Variationen und Kombinationen der weiblichen und männlichen Sexualität an Individuen und Stöcken nachwies. Als häufige Anomalie treten im Ovar Spermien, im Testikel Eier auf (Asterias, Astacus, Phalangium, Clupea, Rana, etc.). Bei Gastropoden entstehen, wie dies bereits Gegenbaur für Cymbulia feststellte, Ovula und Spermien dicht nebeneinander in ein und denselben Follikeln der Genitaldrüsen, und sind mithin auf dieselben Stammzellen zurückzuführen. Hier schliessen sich naturgemäss auch diejenigen Beispiele an, in denen einund dieselbe Gonade nacheinander Ovula und Spermia erzeugt: doch ziehe ich es vor, dieselben später, im Zusammenhange mit anderweitigen Erscheinungen des Geschlechtswechsels, zu besprechen, um so mehr, als das bisher Vorgebrachte genügt um festzustellen, wie labil die Grenze zwischen einer Spermien und einer Ovula erzeugenden Gonade sein kann und wie minutiöser Natur die Ursache oder

die Ursachen sein müssen, welche bald der einen bald der andern sexuellen Wagschale das Übergewicht geben.

Die wenigstens anscheinend so konforme indifferente embryonale Anlage der Geschlechtsorgane liess in früheren Zeiten ziemlich einstimmig eine späte Geschlechtsdifferenzierung, eine Epigamie, wie der moderne Ausdruck lautet, annehmen. Als Vertreter dieser Ansicht sei Rud. Leuckart (Zeugung. Wagner's Handwörterb.) besonders zu nennen. Diesen entgegen brach sich in neuerer Zeit die Ansicht Bahn, es wäre das Geschlecht stets schon ab ovo bestimmt, die ältere Lehre wäre damit gegenwärtig für abgetan zu halten (so Waldeyer in Hertwig, p. 414). Unter den Begründern der neueren Lehre werden Ed. Pflüger (1882), Cuénot, Beard, Lenhossek, Marchal, Bugnion u. A. angeführt. Wo liegt die Wahrheit?

„Ich glaube,“ schreibt Hertwig (1907, p. 71), dass die herrschende Vorstellung dahin zielt geschlechtsbestimmende männliche und weibliche Substanzen im Ei anzunehmen. Je nach dem Überwiegen der einen oder der anderen Substanz, würden männliche oder weibliche Individuen aus dem Ei hervorgehen. Würden beide Geschlechtszellen, Ei und Samen, die geschlechtsbildenden Substanzen enthalten, so würde das Geschlecht durch Addition beider bestimmt werden.... Ich stelle mir die das Geschlecht bestimmenden Faktoren nicht so einfach vor, sondern als Konsequenzen sehr komplizierter regulatorischer Vorgänge des Zellebens, bei denen die Affinität und das Massenverhältnis der Kernsubstanz eine wichtige Rolle spielen.“ — Nichts desto weniger ist die Vorstellung sehr verbreitet, es gebe das zukünftige Geschlecht bestimmende spezifische männliche und weibliche Substanzen nicht bloss im Ei, sondern auch im Spermium. So schreibt Strassburger (Zeitpunkt, p. 19): „Man kann sich denken, dass der für die Auslösung des männlichen Geschlechts erforderliche Stoff ein anderer ist, als der, welcher den weiblichen aktiviert, dass beide Stoffe im hermaphroditischen Wesen vertreten sind und getrennt zur Wirkung kommen, dass einer von ihnen im diöcischen Wesen vorwiegt, ja im extremen Falle allein vertreten ist.“

Nach Schaudinn wäre jede Geschlechtszelle, bzw. auch jede Protistenzelle, gewissermassen hermaphrodit. „Durch das Überwiegen des einen oder anderen Partners wird sie männlich oder weiblich in bezug auf eine andere Zelle, bei der der ent-

gegengesetzte Partner überwiegt. Die weiblichen und männlichen Sexualzellen sind jedoch nicht rein (absolut) weiblich oder männlich, sondern nur relativ, besitzen also doch noch ihren hermaphroditischen Charakter, nur in gestörtem Verhältnis. Dass dem so ist, beweist ohne weiteres das Vorkommen von Parthenogamie und Parthenogenese.“ „Diese Theorie — schreibt Hartmann (p. 63) — scheint mir die einzige, die die Befruchtung bis zu einem gewissen Grade zu erklären vermag und wenigstens nicht mit den gegenwärtigen Tatsachen der Befruchtung im Widerspruche steht.“ „Grundbedingung für die Richtigkeit dieser Hypothese ist die Allgemeingültigkeit der Sexualität (sexuelle Differenz der Gameten), die also zum Wesen der Befruchtung gehören muss. Im Gegensatz hierzu sind bisher die meisten Forscher der Meinung, dass die sexuelle Differenzierung erst eine Einrichtung sekundärer Natur und nicht zum eigentlichen Wesen der Befruchtung gehöre (O. Hertwig, 1906).“ Die betreffende Hypothese von der hermaphroditischen Natur der Einzelligen und der Geschlechtszelle sucht Hartmann zu stützen durch die vermutlich stete Duplicität der Kerne. Diese bestehen aus einem weiblichen trophischen Anteil, dem Makronucleus der Infusorien, und einem männlichen, dem Mikronucleus, Blepharoplast, Centrosom, dem aktiveren Anteil (s. Hartmann, p. 65). (Der Mikronucleus der Infusorien soll übrigens zwitterig sein. Daher teilt sich auch einer seiner Nachkommen in einen weiblichen, stationären, und einen männlichen, in ein anderes Individuum hinüberwandernden Tochterkern).

Haeckel betrachtet die „Stammzelle“ (die befruchtete Eizelle oder erste Furchungskugel), wegen ihres Entstehens aus einer weiblichen und einer männlichen Zelle, als hermaphroditische Zelle. Hieraus folgert er nach dem biogenetischen Grundgesetze, dass die einzelligen Uroorganismen, welchen alle vielzelligen Organismen entsprungen, hermaphroditische Zellen waren, dass mithin der Hermaphroditismus die älteste und ursprünglichste Form der Amphigonie, der zweigeschlechtlichen Entstehung, sei, und dass sich aus dieser erst sekundär — durch Arbeitsteilung des weiblichen und männlichen Plasmateiles in der Zelle — der Gonochorismus, die Geschlechtstrennung entwickelt habe. Man stellt sich also vor — und Haeckel hält diese Ansicht für wohlbegründet — dass im Keimplasma, dessen bestimmt geformte Elemente die Chromosomen

darstellen, als zwei verschiedene Substanzen, weibliches Gynoplasma und männliches Androplasma gemischt sind. Beide Sexualsubstanzen seien ursprünglich durch chemische Differenzierung aus dem neutralen Sporoplasma jener neutralen Protisten entstanden, bei denen zwei kopulierende Gameten sich in männliche und weibliche zu sondern begannen. „Beide Sexulplasmen sind in chemischer Zusammensetzung sehr nahe verwandt und doch verschieden; beide liegen in beständigem Wettbewerb und Wechselwirkung; das Übergewicht des einen über das andere bestimmt das Geschlecht des neuen Individuums, welches aus der Kopulation der beiden Geschlechtskerne beim Befruchtungsprozess hervorgeht. Durch diese Auffassung wird die grosse Frage der Geschlechtsbestimmung... in einfachster Weise gelöst. Jede Eizelle enthielte in ihrem weibliches Idioplasma eine geringe Quantität männlichen, jedes Spermium in seinem männlichen eine solche weiblichen Keimplasmas. Die Kopulation, die Befruchtung zweier Geschlechtszellen führt zu einem molekulären Wettkampfe, in welchem die chemische (im weiteren Sinne: physikalische) Konstitution des weiblichen oder männlichen Plasmas obsiegt: eine physiologisch berechnete Hypothese, besonders wenn wir dabei die Mneme-Theorie von R. Semon (1904) annehmen.“

Man ersieht, dass die Haeckel'sche Auffassung auf der Vorstellung beruht, die Spermien seien als Produkt des Männchens eo ipso vorwiegend männlich, die Ovula, als Produkt des Weibchens, eo ipso vorwiegend weiblich. Ich möchte nach den Zusammenstellungen in den verhergehenden Kapiteln dafür eintreten, dass beiderlei Geschlechtszellen an und für sich (d. h. wenn nicht trophisch abgeändert) indifferent sind, also nichts Gegensätzliches darstellen, bei Geschlechtswandlungen umschlagen und bei der Befruchtung ihren Ursprung verleugnen können¹⁾.

1) So bei der Honigbiene, bei welcher, der allgemeinen Annahme gemäss, gerade die mit einem Spermium belegten Eier nicht Männchen, sondern Weibchen erzeugen. Übrigens möchte O. Schultze bei derselben zweierlei Eier annehmen, von denen die weiblichen allein eines befruchtenden Spermiums bedürfen. Doch auch in diesem Falle wäre eine maskulierende Kraft des Spermiums nicht nachweisbar. Immer und immer wieder werden, und zwar nicht bloss von schlichten Imkern, sondern auch Männern der exakten Forschung, Beobachtungen veröffentlicht, laut welchen Drohnen gelegentlich auch aus befruchteten Eiern entstehen können. Es wäre dies, falls endgültig festgestellt,

Mithin stehe ich auf dem Standpunkte, die Urgeschlechtszellen des Embryo seien, unabhängig von dessen späterem Geschlecht, morphologisch neutral, indifferent, eo ipso von weiblichem Urtypus. Dieser wird beim trophischen Optimum, dank der Mästungsfähigkeit die Eizelle, auch ferner erhalten und liefert ein Weibchen; bei trophischer Beeinträchtigung aber wird der Urtypus dahin abgeändert, dass die späteren Geschlechtszellen kümmerliche, vermehrungsunfähige, dafür überaus zahlreiche und morphologisch meist weiter differenzierte Nachkommen, Spermien, liefern, mithin ein Männchen resultiert. Es ist hierbei offenbar nicht ausgeschlossen, dass eine Eizelle auch vor der Befruchtung trophisch weiblich oder männlich disponiert sein kann.

Hier lässt sich folgende Erwägung anschliessen, welcher gemäss eine Keimbahn nicht unverbrüchlich und unbegrenzt diesem oder jenem Geschlechte untergeordnet ist. Nehmen wir ein nach Form oder Grösse ausgesprochen weibliches Ei, einer Liparide, eines Dinophilus etwa (s. u.). Blieben die Nachkommen eines solchen Eies die ganze Keimbahn hindurch, bis in die Eierstöcke des aus demselben entstehenden neuen Wesens, ihrem Geschlechte treu, so müssten diese abermals ausnahmslos nur weibliche Eier ausscheiden. Da dies aber nicht der Fall ist, wenigstens nicht zu sein braucht, sondern auch männliche Eier erzeugt werden können, so ist ein Rückschlag der Keimzellen zu einem ursprünglichen indifferenten Urzustande allemal anzunehmen. Gelänge es ephebogenetisch eine männliche Keimbahn hoch genug zu bringen, so möchte ich vermuten, dass auch hier ein Rückschlag zur Indifferenz der Keimzellen und zur teilweisen Erzeugung von Weibcheneiern stattfinden würde¹⁾.

Als leitender Gedanke bei der Erörterung des Geschlechtsursprungs sollte keinen Augenblick vergessen werden, dass, wie

ein besonders schlagender Beweis gegen die auf die Spitze getriebenen Hoffnungen auf die ausschliesslich das Geschlecht bestimmenden Chromosomen als solche. Letzteren stellten sich anderweitige trophische Bedingungen gegenüber, hier die der Brutpflege.

1) Als Stütze für die Vorausbestimmung des Geschlechts könnte die Tatsache erscheinen, dass bei der Merogamie sämtliche aus ein und demselben Ei entstehende Nachkommen ein und desselben Geschlechtes sind. Nun aber die Knospung verschiedengeschlechtlicher und hermaphroditischer Individuen bei der Edelkoralle etc. etc. und sonstige Geschlechtswandlungen?

schon eingangs betont, ein prinzipieller Gegensatz zwischen männlich und weiblich überhaupt nicht besteht, wofür auch die ursprüngliche Isogamie einfacher Lebewesen und die Geschlechtswandlungen selbst bei hochorganisierten Wesen genugsam eintreten. Hiermit fällt auch die Berechtigung oder Notwendigkeit spezifische, morphologische und stoffliche, Gegensätze in Ovulum und Spermium anzunehmen. Der übliche Dimorphismus von Ei- und Samenzelle ist kein Beweis für ihren prinzipiellen Unterschied, um so mehr als ein und dasselbe Individuum im Tier- und Pflanzenreich nicht selten beiderlei Gonaden und Gameten dicht beieinander, unter anscheinend übereinstimmenden Bedingungen erzeugt: so z. B. bei den phanerogamen Pflanzen, bei denen Fruchtknoten und Staubbeutel aus benachbarten Blattkreisen entstehen.

Durch eine ganze Reihe von Botanikern wurde festgestellt, dass sich durch Aussaat von Farnsporen unter kargen Ernährungsverhältnissen (Stickstoffmangel) Protallien mit vorwiegend oder selbst ausschliesslich männlichen Organen, bei reichlichen auch mit weiblichen oder selbst ausschliesslich mit weiblichen auszubilden pflegen. Dasselbe gilt für die Geschlechtszellen zahlreicher anderer Kryptogamen. Ähnliche Wirkungen mangelhafter Ernährung wurden auch für einzelne monözische Dicotyledoneen konstatiert, jedoch auffallenderweise, bis vor kurzem wenigstens, noch für keine diözischen.

Eminent wichtig sind die Befunde O. Hertwig's an *Sagitta*, für welche es gelang die Anlage der Gonaden auf ein einziges Paar Embryonalzellen im primitiven Entoderm zurückzuführen. Jede derselben teilt sich in zwei gleiche Tochterzellen, eine vordere und eine hintere, welche später ins Coelomepithel gelangen. Und zwar gelangen die rechte und linke vordere Tochterzelle in die beiden entsprechenden Kammern des zweiten Körpersegments und geben hier den weiblichen Gonaden den Ursprung; während die rechte und linke hintere Tochterzelle in die entsprechenden Kammern des dritten Körpersegments, des „Schwanzes“, gelangen und hier den männlichen Gonaden den Ursprung geben. So sehen wir denn die Nachkommen zweier, doch wohl in allen Stücken gleicher Geschwisterzellen in nächster Nachbarschaft hier Mastzellen, Eier, dort — in sich überstürzender Fortpflanzung — Spermien erzeugen. Überaus plausibel ist die Vermutung von Düsing, es handle sich hierbei um eine

stärkere Ernährung der Urgeschlechtszellen im zweiten Körpersegment, weil dieses allein noch vom Darne durchsetzt wird. (Wenn beim Süßwasserpolyp, Hydra, die männlichen Gonaden gewöhnlich am oralen, die weiblichen am aboralen Teile des Körpers entstehen, so wäre es denkbar, dass auch hier eine ungleiche Verteilung der Nahrung in der Darmhöhle im Spiele ist).

Dass eine gewisse Körperkonstitution zur Zeugung von Kindern dieses oder jenes Geschlechtes disponieren kann, wird bekanntlich selbst für das menschliche Weib angenommen. Zu den Tieren, bei welchen dergleichen tatsächlich als Norm erscheint, gehört anerkanntermassen das Rädertier Hydatina, dessen einzelne Individuen aus Subitaneiern entweder ausschliesslich Männchen oder ausschliesslich Weibchen parthenogenetisch hervorgehen lassen. (Was die gleichfalls auftretenden sexuellen weiblichen Individuen anbetrifft, so erzeugen sie, wenn Sperma enthaltend, Dauereier, wenn nicht besamt, Männchen). Neugeborene Individuen von Hydatina sentä liessen sich durch M. Nussbaum mittelst reichlicher Nahrung zu weibliche Eier legenden, mittelst kärglicher zu männliche Eier legenden aufziehen. Wenn bei Daphniden die eine höhere trophische Anspannung fordernde parthenogenetische, Weibchen erzeugende Fortpflanzung nach Ablauf von Generationen aus irgend welcher inneren oder äusseren Ursache erlahmt, so treten auch stofflich weniger anspruchlose, Männchen erzeugende Eier auf. Schliesslich aber gilt es, unter meist noch ungünstigeren äusseren Verhältnissen, die Zucht für das nächste Jahr trophisch wieder hoch zu bringen. Dies geschieht durch Erzeugung riesiger Wintereier, welche bei ihrer Ausbildung eine Anzahl junger Eizellen als trophisches Material an sich reissen und noch weiteres durch Befruchtung in sich aufnehmen: so wird die intensive, parthenogenetisch Weibchen zeugende Fortpflanzungsweise der Daphnien im nächsten Frühjahr ermöglicht.

Mordwilko (1907) tritt für die Auffassung ein, dass günstige Ernährung eine lebendiggebärende Blattlaus samt den in ihren Eiröhren befindlichen Keimen in der Richtung beeinflusst, dass in den Keimen die Geschlechtszellen rasch heranwachsen und zu Eiern werden, während die Differenzierung der Körperorgane hintan gehalten wird. Bei ungünstiger Ernährung eines parthenogenetischen Weibchens hingegen vermehren sich die Keimzellen

des Embryos rascher und liefern Spermien, während die Körperorgane progressierend einen männlichen Charakter annehmen.

Wir wenden uns besonders handgreiflichen Grössendifferenzen zwischen Männchen und Weibchen liefernden Eiern, und zwar stets im Sinne der weiblichen Präponderanz, zu. Solche Differenzen sind, nach einer Zusammenstellung von E. Reuter (p. 20), für recht verschiedene Repräsentanten des Tierreichs bekannt geworden: obenan für die Rotatorien (Dalrymple 1849, Leydig, Cohn, Hudson, Levander), dann für den aberanten Anneliden *Dinophilus* (Korschelt); ferner unter den Insekten für *Phylloxera* (Balbiani 1873), *Aploneura*, *Pemphigus* (Lichtenstein 1878),¹⁾ unter den Spinnentieren für *Pediculoides* (Berlese 1897), für die der letzteren nahe stehenden *Pediculopsis* (E. Reuter 1905); sowie sogar unter den Fischen für *Raja batis* (Beard, 1902). — Häufig behauptet, wenn auch wieder angezweifelt, ist die Angabe, dass von den beiden von den Haustauben gelegten Eiern das erste, kleinere ein Männchen, das zweite, grössere ein Weibchen zu liefern pflegt. Übrigens versichert mir eine recht erfahrene langjährige Züchterin, dass das künftige Geschlecht auch bei den Hühnern mit grosser Wahrscheinlichkeit vorherzusagen sei: die Männcheneier seien meist schlanker und spitzer (?).

Vielleicht das prägnanteste Beispiel zur Illustrierung der Bedeutung, welche die Menge des Bau- (und Nahrungs-) Materials im Ei auf die Sexualität des künftigen Wesens ausübt, verdanken wir Korschelt. Dieser wies bei *Dinophilus apatris* Kokons mit zweierlei Eiern nach: grossen, Weibchen liefernden und kleinen, Männchen liefernden. Mögen diese und jene auch Schwankungen in der Grösse unterliegen, so sind die Linear-dimensionen der grössten männlichen doch nur etwa halb so gross als die der kleinsten weiblichen. Nach Shearer (1912) sollen

1) Hier ist die Beobachtung von Joseph (1880) einzufügen, welcher bei gewissen Lipariden stets zweierlei Eier: relativ dickere und relativ schlankere fand. Durch vieljähriges Isolieren der beiden Eiformen überzeugte er sich davon, dass aus den dickeren stets Weibchen, aus den schlankeren stets Männchen entstehen. Genau denselben Eiformen begegnete er in den Eileitern noch nicht befruchteter Weibchen und basiert hierauf den Schluss, dass die Geschlechtsdifferenzierung schon vor der Befruchtung des Eies stattfindet. Dem gegenüber ist hervorzuheben, dass bei einigen anderen Schmetterlingen Joseph nicht im Stande war, nach der Form des Eies das zukünftige Geschlecht zu bestimmen.

bei *Dinophilus gyrociliatus* die Spermien bereits in die Ureier eindringen und nur ein Teil der schliesslich gebildeten Oocyten einen Samenkern empfangen: diese Oocyten allein erfahren ein grösseres Wachstum und werden zu Weibchen produzierenden Eiern. (Aus Gutherz.) Hier tritt eine trophische Einwirkung — auch der Spermien — besonders zu Tage.

E. Reuter (p. 28) wies — wie bereits in Kap. 2 erwähnt — bei einer Grasmilbe (*Pediculopsis*) nach, dass ein Teil der jungen Eizellen des Ovariums sich je eine von ihresgleichen zueignet und sich von ihr ernähren lässt, indem aus der abortiv werdenden Eizelle Substanzen in die sich ausbildende überströmen. Andererseits wies er nach, dass die ausgebildeten Eier seiner Milbe von zweierlei Grösse sind, wobei die grösseren Weibchen, die kleineren Männchen liefern. Am einfachsten dürfte es wohl sein anzunehmen, dass der Grössenunterschied, und mit ihm auch die sexuelle Prädisposition der Eier darauf beruht, ob dieselben bei ihrem Wachstum auf sich selbst angewiesen sind oder ob sie sich auf Kosten einer Ammenzelle stofflich anreichern. Reuter selbst (p. 23) umgeht diese nahe liegende Deutung und neigt sich der Ansicht zu, es wären schon die jüngsten Eizellen geschlechtlich prädisponiert. Von dieser Prädisposition soll nun auch die verschieden reichliche Ernährung der Oocyten abhängen.

In allen Fällen, in denen eine Grössendifferenz der Eier das Geschlecht voraussagt, braucht man nicht unbedingt eine spezifische Prädestination anzunehmen; vielmehr kann auch schon die relative Quantität an Baumaterial für die spätere Ausbildung eines Eier- oder Spermienerezeugers massgebend sein. Die uns bereits geläufige vage Abgrenzung, so wie auch die Wandelbarkeit der Geschlechter, gereicht dieser Auffassung zur Stütze.

So sehen wir denn zahlreiche Beobachtungen vorliegen zugunsten einer Geschlechtsprädisposition des Individuums ab ovo, und sogar zum Teil noch weiter zurück: von der noch heranwachsenden Oocyte an¹). Und doch wäre es verfehlt diese Befunde zu verallgemeinern. Vielmehr zeugen so manche bereits angeführte, sowie andere noch anzuführende Tatsachen dafür,

1) Analog zweierlei Eiern gibt es auch, wie bereits in Kap. 2 erwähnt, bei manchen Tieren zweierlei Spermien nebeneinander, von denen die eine Sorte den Ausschlag für das weibliche, die andere für das männliche Geschlecht geben dürfte.

dass gleich der Fortpflanzungsfähigkeit, auch die Geschlechtsdifferenzierung auf den verschiedensten Entwicklungs-, bzw. Lebensstufen auftreten und sich ändern kann. Als kausal massgebend kommen hierbei verschiedene physikalische Agentien in Betracht, welche im weiteren Sinne auf trophische Beeinflussungen hinauslaufen.

Da wären zunächst Temperaturverhältnisse, welche ihrerseits mit der Quantität und Qualität der Nahrung und deren Assimilation zusammenhängen; wobei ein günstigeres Verhalten auf das weibliche Geschlecht hinzielt. Es gilt dies für wirbellose Tiere sowohl¹⁾, als auch für Wirbeltiere: für letztere, namentlich dank den Zuchtversuchen von R. Hertwig an Fröschen, indem Kältekulturen eine numerische Zunahme der Männchen der Norm gegenüber ergaben²⁾.

Bei den Aphiden wird die ins Unbegrenzte gehende parthenogenetische Fortpflanzung sistiert und treten Männchen auf, sobald das Futter seine Frische verliert, wie im Herbst das welkende Laub: eine sehr alte Tatsache, welcher gegenüber Temperatureinflüsse an und für sich strittig sind. — Bei der hermaphroditischen Hydra begünstigen hohe Temperatur und reichliches Futter die Bildung von weiblichen, Kälte und Hunger die von männlichen Gonaden (Nussbaum, E. Schultz, R. Hertwig). Schleip (p. 230) erinnert an die Tatsache, dass *Hydra fusca* stets getrennten Geschlechts, *Hydra viridis* hingegen stets hermaphroditisch sein soll. Nun wissen wir aber, dass beide Formen sich lediglich nur durch ihre Färbung unterscheiden und diese ihrerseits von der An- oder Abwesenheit mit ihnen symbiotisch lebender einzelliger Algen abhängt. Über die Art und Weise der Beeinflussung einer Hydra durch den Symbionten wollen wir uns nicht näher ergehen: es genügt darauf hinzuweisen, dass die betreffenden Algen, weil Kohlensäure absorbierend und Sauerstoff liefernd, eine den Stoffwechsel fördernde Zugabe zum Wirtstiere bilden und mithin auf dessen labile Sexualität einwirken dürften.

1) So ergaben Versuchskulturen von M. Popoff für eine *Carchesium*art, dass hohe Temperatur die Entstehung von Makrogameten, niedere die von Mikrogameten begünstigt. Auch für *Hydatina senta* dürfte der Umschlag der Sexualität unter ähnlichen Verhältnissen nachgewiesen sein, wenn sich auch dabei Widersprüche über die Ursachen herausgestellt haben (M. Nussbaum, Maupas).

2) Kammerer (1915 p. 189) erinnert daran, dass Kowalewsky beim Kaninchen bis zum Ende der ersten Schwangerschaftshälfte durch Sauerstoffmangel ein Geschlechtsverhältnis von 5—7 Männchen zu 1 Weibchen hergestellt haben will.

Maupas¹⁾ und Nussbaum fanden, dass bei dem Rädertier Hydatina, der Regel zuwider, höhere Temperatur Männchen, niedere Weibchen erzeugt: ein Widerspruch, welcher jedoch von Nussbaum auf eine besondere Beeinflussung des Stoffwechsels zurückgeführt wird. Kammerer tritt diesem bei (p. 19). Ähnliche Temperatureinflüsse fand Malsen für Dinophilus. Bei niederer Temperatur steigt nämlich die relative Anzahl der grossen, Weibchen liefernden Eier; bei höherer — die der kleinen, Männchen liefernden. Man wäre wohl geneigt das Umgekehrte zu erwarten. Malsen erklärt das Verhalten dadurch, dass die Wärme die Vermehrung der Eianlagen in einem solchen Masse begünstigt, dass damit die Leistungen der Verdauungsorgane nicht Schritt halten; dass ein Hungerzustand eintritt und die Eizellen mithin sich beilen frühzeitig zusammenzufließen.

Die Larven des Copepoden *Monstrilla Danae* parasitieren, nach Malaquin, im Blute einer *Serpula*, und bilden sich dasselbst, wenn in der Einzahl vorhanden, entweder zu einem Weibchen oder einem Männchen aus, wenn aber in der Mehrzahl, so liefern sie ausschliesslich Männchen: ein eklatantes Beispiel trophischer Beeinflussung der Geschlechtsbestimmung im Sinne der grösseren Anspruchslosigkeit des Maskulinums²⁾.

Das männliche Geschlecht im allgemeinen als ein Produkt kümmerlicherer Bedingungen betrachtend, lässt sich hier noch an gewisse für den Menschen festgestellte Daten erinnern. So an die statistisch begründete Tatsache, dass die Kinder, welche bald nach Eintritt der Geschlechtsreife und die, welche vor Eintritt der klimakterischen Periode der Mütter geboren werden, einen Überschuss an Knaben aufweisen, dass ein solcher Überschuss Kriege, Hungersnöte, verheerende Epidemien zu begleiten pflegt; alles Momente mit herabgestimmter Ernährung des Em-

1) Maupas (1891) meint, das Geschlecht der Nachkommen eines parthenogenetisch sich fortpflanzenden Rädertieres würde in dessen Ovar schon für die Enkel vorausbestimmt; denn zu jener Zeit, nicht aber später, lässt sich durch Halten der „Grossmutter“ in der Wärme eine Enkelgeneration vorzugsweise von männlichen, durch Abkühlung eine solche von weiblichen Enkeln erzielen.

2) Eine Volksmeinung, auch in wissenschaftlichen Spezialwerken erwähnt, behauptet, dass Stierkälber häufiger im Laufe von 3 Tagen vor Ablauf der neunmonatlichen Tragzeit, Kuhkälber jedoch häufiger im Laufe von 5 Tagen nach diesem Termin zu erwarten seien. Ähnliches gelte auch für die Geburt von Knaben und Mädchen.

bryos bzw. Ovulums. Entsprechende Versuche an Tieren lassen jedoch an Einstimmigkeit zu wünschen übrig, was ein Hinweis illustrieren mag auf die positiven Versuche von R. Hertwig an Fröschen und die negativen von Oscar Schultze an Mäusen.

Es liegt auf der Hand, dass die Geschlechtsbestimmung, als trophisches Phaenomen betrachtet, nicht bloss von der Quantität der Eisubstanz nebst äusseren Einflüssen abhängen kann, sondern dass auch die Qualität der Eibestandteile, wie auch ihr jeweiliger Zustand ins Gewicht fallen müssen. In den sechziger Jahren des verflossenen Jahrhunderts machte die Theorie der Geschlechtsbestimmung von Thury grosses Aufsehen. Seinen Zusammenstellungen gemäss sollte der Grad der Reife des Eies für das künftige Geschlecht entscheidend sein, so dass zeitiger befruchtete Eier Weibchen liefern, Eier hingegen, welche einen gewissen Reifegrad überschritten haben, Männchen. Einen sehr aussichtsvollen, leider zu früh abgebrochenen Anlauf zur experimentellen Kontrolle der Thury'schen Hypothese an Fröschen unternahm Pflüger. Es liessen sich in der Tat durch verschieden gewählte Zeitpunkte der Befruchtung aus den Eiern bald überwiegend Weibchen, bald überwiegend Männchen züchten.

Erst R. Hertwig war es vorbehalten, an demselben empfehlenswerten Objekt eingehende systematische Versuche anzustellen. Zunächst ermittelte derselbe (1912, p. 70), an der Hand vorläufiger Versuche, die Tatsache, dass vorzeitig aus dem Ovar gepresste (frühreife) Eier Männchen zu liefern scheinen. Darauf stellte er wahrhaft klassische Versuche (zum Teil unter Mitarbeiterschaft seines Schülers Kuschakewitsch) an überreifen, d. h. über die Gebühr lange in den Geschlechtswegen aufgehaltenen, bzw. verspätet befruchteten, Eiern an. Es erwies sich, dass mit zunehmender Überreife das normale numerische Gleichgewicht der Geschlechter immer mehr zugunsten des männlichen gestört wird, so dass in einem Versuch mit um 89 Stunden retardierter Besamung der Eier sämtliche genügend grossgezogene Larven Männchen waren. Zur Illustrierung dieses prägnantesten Falles sei noch angeführt, dass zunächst eine Portion der vom Weibchen entleerten Eier zur Besamung durch das Männchen zugelassen, darauf aber der Austritt der übrigen Eier um 89 Stunden in den Geschlechtswegen zurückgehalten wurde. Die Eier beider Portionen entwickelten sich vorzüglich, unter ganz unerheblichen Verlusten, und ergaben: die Normal-

kultur 58 Männchen und 53 Weibchen, die spät befruchtete 299 Männchen und einen lateralen Hermaphroditen, aber kein einziges Weibchen. Dies Ergebnis plädiert für die Überreife der Eier und keineswegs für die der Spermien als ausschlaggebend.

Nichtsdestoweniger wäre es nach R. Hertwig (p. 85 ff.) verfehlt, wenn man der verschiedenen Beschaffenheit der Spermien jeden Einfluss auf das Sexualitätsverhältnis absprechen wollte. Es ergeben nämlich schon Portionen von Eiern einunddesselben Weibchens, wenn sie mit Samen verschiedener Männchen befruchtet wurden, sehr verschiedene Sexualitätsverhältnisse. Besondere Bedeutung für die vorliegende Frage kommt den „indifferenten“ Kulturen zu, bei welchen lange Zeit hindurch die Geschlechtsdrüsen in einem indifferenten, perlschnurförmigen Zustand verharren, um sich später erst durch geringe Umbildung zu Eierstöcken oder durch fundamentalere Umbildung zu Hoden zu gestalten. Die Befruchtung von Eiern durch unvollkommen reife Männchen scheint sexuelle Indifferenz des Produktes zu bedingen. „Dass jedoch der verschiedene Reifezustand der Spermatozoen die verschiedene Differenzierung der Geschlechtsdrüsen nicht allein erklärt, geht zur Genüge daraus hervor, dass an gewissen Lokalitäten indifferente Kulturen auch bei normal reifen und überreifen Männchen und Weibchen sehr häufig vorkommen“. . . „Die Tendenz, indifferente Gonaden zu bilden, kann sowohl vom Samen, als auch von den Eiern aus bedingt sein. Denn es gibt Weibchen, welche mit einigen Männchen gepaart, normale Sexualität ergeben, mit anderen Männchen dagegen mehr oder minder ausgesprochene Indifferenz. Andererseits gibt es Männchen, welche, je nachdem sie mit dem einen oder dem anderen Weibchen gepaart worden, normal sexuelle oder indifferente Fröschen erzeugen. Ob hierbei der bestimmende Einfluss von weiblicher oder männlicher Seite grösser ist, kann ich zunächst noch nicht entscheiden.“

In prägnanter Weise hat O. Hertwig den schädigenden Einfluss der Radiumbestrahlung auf Froschspermien nachgewiesen: die betreffenden Kulturen von Kaulquappen entwickelten sich schlecht, wobei einzelne Individuen durchaus nicht über das beinlose Stadium hinaus wollten; nur einigen wenigen gelang es die Entwicklungshemmung zu überwinden, und diese wuchsen dann zu einer aussergewöhnlichen Grösse heran.

Die Versuche von Correns an *Plantago lanceolata* und

andern Pflanzen ergaben, gleich denen von R. Hertwig am Frosch, „dass sich ein geschlechtsbestimmender Einfluss sowohl seitens der männlichen, als auch der weiblichen Geschlechtszellen nachweisen lässt“... „Je nachdem bei der Befruchtung männliche und weibliche Faktoren zusammentreffen, welche einander das Gleichgewicht halten, oder von denen der eine oder der andere überwiegt, werden intermediäre Formen in wechselnder Zahl, Männchen oder Weibchen entstehen.“ (1912. p. 133).

Aus den angeführten Experimenten von R. Hertwig ersehen wir, dass zur Weibchenerzeugung ein gewisses stoffliches Optimum der Eizelle erforderlich ist, über welches weder noch nicht ganz ausgereifte, noch überreife, ich möchte sagen, „angegangene“, mehr verfügen. In beiden Fällen erscheint der Stoffwechsel im Ei, und folglich auch im daraus entstehenden Embryo, beeinträchtigt. Eine Tendenz männliche Individuen zu liefern äussert sich besonders an der Grenze der Entwicklungsmöglichkeit der Eier. Letzteres stimmt mit der grösseren Zahl männlicher Früh- und Totgeburten beim Menschen, wie auch Kammerer (p. 28) hervorhebt, überein. Es schliesst sich diesem ferner die bereits erwähnte relative Zunahme von Knabengeburten als so bekannte Folgeerscheinung einer Schwächung der Bevölkerung durch Kriege, Epidemien und Hungersnöte an.

Dem soeben Angeführten lässt sich das in früheren Kapiteln zu Gunsten der trophischen Natur der Befruchtung Vorgebrachte anschliessen. Mit einem Federstrich ist dies allerdings nicht zu bewerkstelligen. Letzteres bezeugen u. a. gewisse einander scheinbar widersprechende Tatsachen aus dem Gebiete der Parthenogenese. Während die sogen. „Ammen“ der Blattläuse, nach zahlreichen lebend zur Welt kommenden Generationen, unter dem Einfluss ungünstigerer Lebensbedingungen zur Ablage von Eiern schreiten, aus welchen wahllos Weibchen und Männchen schlüpfen, ist bei so manchen anderweitigen Repräsentanten der Gliederfüssler die parthenogenetische Erzeugung von Nachkommen ausschliesslich bald nur auf das weibliche, bald nur auf das männliche Geschlecht gerichtet. Es erhellt dies aus den übersichtlichen Zusammenstellungen über die Parthenogenese bei Arthropoden, welche schon v. Siebold und später Gerstäcker (in Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, V. 1867, p. 164) gibt. Ersterer unterscheidet Thelytokie, partheno-

genetische Erzeugung von weiblichen, und Arrhenotokie, parthenogenetische Erzeugung von männlichen Nachkommen. Von mit thelytoker Parthenogenese ausgestatteten Gliederfüßlern bespricht er eingehender Psyche (*Cochlophora*) helix, die Motte *Solenobia*, ferner *Apus*, *Artemia* und *Limnadia*, von mit arrhenotoker Parthenogenese ausgestatteten Tieren die Hautflügler: *Apis*, *Polistes*, *Vespa* und *Nematus*. Letztgenannte Blattwespe, wenn unbefruchtet geblieben, beeilt sich Eier abzulegen, aus welchen lauter Männchen zur Entwicklung kommen, eine Tatsache, welche sich der gelegentlichen Drohnenbrütigkeit weiblicher Arbeitsbienen, sowie der alter Königinnen mit erschöpftem Samenbehälter anschliesst. Was wir aber durchaus vermissen, sind befruchtete Insektenweibchen, welche, im Gegensatz zu einer Bienenkönigin, unter sonst gleichen Bedingungen, gleichzeitig, aus besamten Eiern männliche, aus unbesamten weibliche Brut zeugten. Alles in allem scheint es, im Hinblick auf das Vorkommen sowohl einer arrhenotoken, als einer thelytoken Parthenogenese, angezeigt, ein gewisses, durch die Befruchtung oder deren Ausbleiben gegebenes schwankendes Optimum und Pessimum zuzulassen, welche trophisch für das eine oder andere Geschlecht entscheiden. (Dass ein Zuviel der Besamung schädigend wirken kann, ist allbekannt.)

Anhangsweise sei hier noch der nunmehr fast in Vergessenheit geratenen, in den neunziger Jahren grosses Aufsehen erregenden, auch von praktischen Anläufen begleiteten *Schenk'schen* Theorie gedacht. — Während im Allgemeinen die verschiedensten Merkmale durcheinander von beiden Eltern auf das Kind vererbbar sind, vererbt sich in der Regel das Geschlecht nur von einem derselben, wobei, einer älteren Hypothese gemäss, die Tendenz einer kreuzweisen Vererbung vorliege, nämlich in dem Sinne, dass der Vater dem Kinde das weibliche, die Mutter das männliche Geschlecht zu verleihen bestrebt sei. Bei dem entsprechenden Wettbewerb käme die mehr oder weniger günstige beiderseitige Verfassung der Eltern in Betracht, sollte der Zustand ihrer Ernährung, ihr relatives Alter u. d. m. ausschlaggebend sein. Auf diesem Boden errichtete nun *Schenk* eine Theorie der Geschlechtsentstehung und -beeinflussung durch diätetische Massnahmen. Diese hätten dahin zu wirken, dass zur Erzeugung eines Knaben ein besonders gut entwickeltes Ovulum käme, zu welchem Ende der Ernährungszustand der angehenden Mutter gehoben werden müsse. Als Kriterium einer schlechten Ernährung der Mutter und ihrer geringen Neigung zu Knabengeburt

will Schenk die Anwesenheit einer grösseren oder geringeren Quantität von Zucker im Harn annehmen. — Soweit die Schenk'sche Theorie trophische Momente bei der Geschlechtsbestimmung hervorhebt, — jedoch nicht in der Art und Weise, wie dies geschieht, — schliesst sich ihr die vorliegende Schrift an.

Gewährte schon die Entdeckung der **Chromosomen** überhaupt einen epochemachenden Einblick ins Geheimlaboratorium der Zelle, so erschien die Entdeckung der Heterochromosomen — zunächst durch Henking, nunmehr circa vor einem viertel Jahrhundert — geradezu als Offenbarung, welche den geheimnisvollen Schleier vor dem Sexualproblem zu lüften versprach. Daher ermangelte die Heterochromosomenforschung nicht zum Modethema zu werden und förderte eine Flut von Detailuntersuchungen zutage. Uebersichten darüber gaben u. a. Guthe (1911) und R. Hertwig (1912). Hochbedeutend an sich, brachten uns die Untersuchungen einen guten Schritt weiter auf dem Gebiete der Geschlechtsdifferenzierung, machten jedoch überspannte Hoffnungen auf eine Lösung des Problems illusorisch. Unter möglichster Vermeidung von Wiederholungen des bereits in Kap. 4 über die Deutung des Chromatins, bzw. der Chromosomen, Vorgebrachten, sei hier zunächst an die so vielfach bestätigte Tatsache angeknüpft, dass das weibliche Geschlecht sowohl in seinen Keim-, als auch Körperzellen an Chromatin reicher als das männliche zu sein pflegt; fusst doch hierauf die vielfache Annahme, es wäre dieser Unterschied schon an und für sich für den Ursprung der Geschlechter massgebend. Und doch drängen sich hier schwer ins Gewicht fallende Bedenken auf. So zunächst eine die Bedeutung der Chromatin-, bzw. Chromosomenmenge herabsetzende Variabilität derselben an sich, welche sich gleichsam zügellos bei den verschiedensten höheren und niederen Repräsentanten des Tierreichs, ja selbst innerhalb ein und derselben Art äussert. Man denke an die Abarten *Ascaris megalocephala uni-* und *bivalens*, mit ihrer sonstigen baulichen Übereinstimmung in beiden Geschlechtern; ferner an die weiblichen und männlichen Bienen, zu deren sexuellen Unterschieden eine Differenz von 100% der Chromosomenzahl doch schwerlich im Verhältnis steht. Dergleichen Variationen der Chromosomenzahl lassen sich einfacher durch eine, je nach minu-

tiösen Umständen trophischer Natur, verschieden intensive Vermehrung des Kernkörperchens als Elementarorganismus niederer Ordnung deuten (p. 61). Im trophisch begünstigteren Weibchen erschiene demnach, im Gegensatz zum Männchen, die Fortpflanzungsintensität des Kernkörperchens als eine intensivere¹⁾.

Von den Chromosomen im Allgemeinen wenden wir uns nun den Heterochromosomen zu. Ihr verschiedenes Verhalten in den Geschlechts- und Körperzellen des Weibchens und Männchens gab Veranlassung, sie mit dem Ursprung der Geschlechter in Verbindung zu bringen, und mithin auch geradezu als Geschlechtschromosomen zu bezeichnen. So wurde von Henking, und darauf sehr eingehend von Wilson, eine geradezu verblüffend handgreifliche Theorie der Geschlechtsbestimmung geschaffen, welche grossen Anklang fand und zahlreiche Untersuchungen ins Leben rief.

Zu ihrem Ausgangspunkte hat die betreffende Theorie den Befund, dass sich in den Zellen der Weibchen während ihrer Teilung eine gerade, in denen der Männchen hingegen eine ungerade, um ein Stück geringere Zahl von Chromosomen manifestiert. Dem einzigen Heterochromosom (x) des Männchens werden zwei Heterochromosomen (xx) des Weibchens gegenüber gestellt, und zwar um so mehr, als — zum Unterschied von sämtlichen übrigen Zellen des Weibchens — die phyletisch verjüngten sogen. „Reifeier“ nur je ein Geschlechtschromosom aufweisen. Bei der Befruchtung könne nun die verjüngte Eizelle für dieses Manko durch das Heterochromosom der betreffenden Spermie entschädigt werden. Letzteres finde aber nur dann statt, wenn das betreffende Ovulum einem weiblichen Wesen den Ursprung geben soll. Es gebe nämlich nebeneinander zweierlei befruchtungsfähige Spermien: solche mit und solche ohne ein Heterochromosom. Dieser Heterochromosom-Dimorphismus entstehe dadurch, dass bei der Bildung der Spermatiden (Spermien) durch Zweiteilung einer Spermatocyte 2. Ordnung das einzige Heterochromosom der letzteren, zum Unterschied von den Autochromosomen, ungeteilt nur einer der beiden Tochterzellen zukomme,

1) Übrigens hätten, laut Zarnik (p. 214), bei Pteropoden die männlichen Zellen mehr Chromatin als die weiblichen. Er schliesst aus diesem umgekehrten Verhalten: allein zulässig sei die Auffassung, dass für das Geschlecht ausschliesslich nur Qualitäten spezifischer Chromosomenindividuen entscheiden, ohne Rücksicht auf die sonstige Chromatinmenge.

während die andere leer ausgehe. Das mit einer eines Heterochromosoms baren Spermie befruchtete Ovulum mit seinem Heterochromosomengehalt $x+0$ erzeuge ein Männchen, dessen sämtliche Körperzellen gleichfalls nur je ein, vom mütterlichen Reifei abstammendes Heterochromosom aufweisen.

Wie keine andere, ist die betreffende Theorie des Ursprungs der Geschlechter dazu angetan, das eigentümliche, fast allgemeingültige Phänomen der numerischen Gleichheit der Geschlechter zu erklären. So bestechend im Hinblick hierauf auch die Theorie erscheinen mag, so stösst sie dennoch auf manche Einwände, welche ihre Annehmbarkeit zum mindesten einschränken. Bekanntlich waren es zunächst Insekten, bei denen Heterochromosomen nachgewiesen wurden; doch gesellten sich zu ihnen andere Gliederfüssler, Rundwürmer u. a. m., sowie mit gewisser Wahrscheinlichkeit auch manche Wirbeltiere, so Hühnervögel (G u y e r), das Opossum (J o r d a n) und selbst der Mensch. Bei der grossen Mehrzahl der eigens darauf hin untersuchten Tiere ist es aber bisher nicht gelungen, Heterochromosomen nachzuweisen. Man versuchte allerdings diesem Einwand durch die Hypothese zu begegnen, es könne dies auf einer Verschmelzung derselben mit Autochromosomen beruhen. Ferner gibt es Tiere, deren Spermien alle durch die Bank mit der nämlichen Anzahl von Chromosomen ausgestattet sind. Hierzu gesellt sich eine auffallende Variabilität der Heterochromosomen. So weisen verschiedene Genera und Spezies der Wanzen statt eines x -Chromosoms ihrer bald 2, bald 3, bald 4, bald 5 auf; wobei das Weibchen ihrer hier um 2, dort um 3 oder 4 mehr als das Männchen hat. Des weiteren gibt es keinen schroffen Gegensatz zwischen Spermien mit und ohne x -Chromosom, also zwischen zur Erzeugung von Weibchen und Männchen disponierten. Es kann nämlich das x -Chromosom der Samenmutterzelle einen kleineren Partner (y -Chromosom: W i l s o n 1906) aufweisen. Alsdann sind sämtliche Spermien mit einem Heterochromosom ausgestattet und sind, der zweifachen Grösse desselben wegen, nur quantitativ voneinander unterschieden. „Auch diese Form der sexuellen Differenzierung der Spermatozoen — referiert R. H e r t w i g (1912, p. 8) — besitzt eine weite Verbreitung; sie findet sich nicht nur bei einem Teil der Wanzen, sondern auch vielen Käfern und manchen Dipteren; auch wurde sie ganz neuerdings beim Meerschweinchen aufgefunden.“ Miss S t e v e n s fand bei ge-

wissen Fliegen deutliche ungleiche Heterochromosomen; unter den Mücken aber vermisste sie dieselben durchaus bei *Culex*, während sie bei *Anopheles* frühzeitig mit einem Paar Autochromosomen verschmelzen. Nach Wilson (1911) sind die Unterschiede zwischen dem x- und y-Chromosom bei *Nezara viridula* leicht erkennbar, bei *N. hilaris* aber so minimal, dass nur eine vorhergegangene Kenntnis des Verhaltens bei *N. viridula* sie nicht übersehen lässt. „Man muss somit mit der Möglichkeit rechnen, dass die Unterschiede zwischen x- und y-Chromosomen quantitativ so gering sind, dass sie sich unserer Beobachtung entziehen. Es wäre sogar denkbar, dass quantitative Unterschiede ganz fehlen und die Unterschiede nur qualitativer Natur sind“ (Hertwig, 1912, p. 13). — Laut Baltzer's, allerdings von Pinney und Tennent bestrittenen Angaben bestehe bei Seeigeln der Unterschied in dem das Geschlecht bestimmenden Chromosomenbestand nicht im Vorhandensein von zweierlei Spermien, sondern von zweierlei Eiern. Castle, sowie auch Wilson, möchten den Seeigelweibchen xy-, den Männchen yy-Heterochromosomen zuschreiben. — Sehr bemerkenswert ist es, dass in ein und derselben Tierklasse die Heterogamete, insoweit sie auf der Anzahl von Chromosomen beruht, sich bald in den Spermien, bald in den Eiern äussert. So zeigen Hemipteren und Dipteren eine männliche Heterogamete, Lepidopteren (Geometriden und Bombyciden) eine weibliche. Bei den Säugetieren fand man männliche, bei Vögeln weibliche Heterogamete. Im einzelnen dürften noch so manche Überraschungen zu erwarten sein.

Mögen nun die Unterschiede im Chromosomenbestand der Keimzellen, sei es der weiblichen oder der männlichen, für die Bestimmung des Geschlechts noch so sehr ins Gewicht fallen, so liegt die Annahme ihrer spezifisch-sexuellen Disposition dennoch auf dem Gebiete einer Arbeitstheorie. Dagegen dürften quantitative und qualitative trophische Momente, welche im Chromosomenbestand ihren Ausdruck finden, massgebend sein. Es dürfte dies u. a. besonders deutlich bei Blattläusen zu Tage treten. Diese erzeugen zweierlei Spermien: mit und ohne x-Chromosom, wobei die letzteren nicht lebensfähig sind, sondern zugrunde gehen. Ähnlich dürfte es sich bei Bienen und Ameisen verhalten¹⁾. Die mit nur einem x-Chromosom versehenen Bienen-

1) Was nun aber die parthenogenetisch durch ineinander geschachtelte

eier sind an und für sich, wenn unbefruchtet, nur fähig ein Männchen hervorgehen zu lassen; während nach der ihnen ein weiteres Chromosom zuführenden Befruchtung aus ihnen ein Weibchen hervorgeht. Die kleineren Spermatiden der Drohne gehen, wie die entsprechenden Spermien der Blattläuse, in der Regel zugrunde. Nur ganz ausnahmsweise bleiben sie erhalten und werden zu Spermien, welche aus den von ihnen befruchteten Eiern, statt Weibchen, Drohnen entstehen lassen: sehr lehrreich wegen des analogen Effektes einer fehlenden und einer mangelhaften Befruchtung! (So entstandene Drohnen können bei Rassenkreuzungen väterliche Eigenschaften zur Schau tragen, während bekanntlich in der Regel nur die Töchter, als aus befruchteten Eiern entstanden, väterliche Merkmale zu erben pflegen). Bei Ameisen soll es vorkommen, dass zur Kopulation unfähige, eo ipso unbefruchtete, Arbeiterinnen ihresgleichen zeugen, also statt Männchen, Weibchen liefernde Eier legen. Unter anderem betont auch Gutherz die Tatsache, es wären Fälle bekannt, in denen die Geschlechtschromosomen sicher nicht die ersten Faktoren der Geschlechtsdifferenzierung darstellen, in denen eine Grössendifferenz der Eier (s. o.) als vorgeordneter Faktor massgebend sei. Um auch dieser Reihe von Tatsachen gerecht zu werden, kommt Gutherz zur von ihm auch durch Schemata illustrierten Annahme, es würden weiblich prädestinierte Eier nur von weiblichen, mit einem Geschlechtschromosom ausgestatteten Spermien, männlich prädestinierte Eier von männlichen, eines Heterosoms entbehrenden Spermien befruchtet. Eine solche „selektive Befruchtung“ passt übrigens, wie der Verfasser selbst zugibt, nur für gewisse Fälle.

Goldschmidt (1904 u. 1910) nimmt gewissermassen eine Sonderstellung ein, indem er zweierlei Chromatin in den Zellen anzunehmen geneigt ist. Das eine derselben, das „Idioplasma“, wäre als Vererbungsträger aufzufassen, das andere, das „Trophoplasma“, stände mit den Ernährungsvorgängen in Verbindung. Ein Mehr an Trophochromatin bedinge einen vollkommeneren Stoffwechsel, eine ergiebigere Ausnutzung des Dotters, somit ein Weibchen. Schleip (p. 295) hält den von Goldschmidt

Generationen sich fortpflanzenden Blattlausweibchen anbetreff, so deckt bei ihrer ausschliesslichen Weibchenerzeugung überreiche Ernährung den Ausfall einer Befruchtung. Ähnlich verhält es sich auch in zahlreichen anderen Fällen thelytoker Parthenogenese.

vorgeschlagenen Weg nicht für gangbar, weil ein prinzipieller Unterschied zwischen Autochromosomen und Geschlechtschromosomen, welche sich im weiblichen Geschlecht gleich verhalten, nicht erbracht ist¹⁾. Schleip selbst (p. 309) meint, die Quantitätshypothese stosse allein auf keine ernstlichen Schwierigkeiten. Die Erforschung der Heterochromosomen hat selbst auf ihr Vorkommen hin so grosse Unbeständigkeiten zu Tage gefördert, dass man sich gern der Äusserung De Meijere's (1912) anschliessen möchte, die Heterochromosomen seien nicht geschlechtsbestimmend, sondern nur „geschlechtsbegleitend“. Ich möchte in den Heterochromosomen, insoweit diese überhaupt vorhanden, im wesentlichen einen akzessorischen trophischen Faktor erblicken, welcher die an sich labile Entschliessung eines Organismus für das eine oder das andere Geschlecht entweder lediglich begünstigt oder begleitet (s. o. p. 56).

Die hervorragende leitende Stellung von R. Hertwig erheischt, dass wir dessen theoretischen Anschauungen weitere Aufmerksamkeit widmen. Sie gipfeln in der Hypothese, das Geschlecht des werdenden Organismus beruhe auf der Kernplasmarelation. „Würden — bemerkt Hertwig (1912., p. 71) — beide Geschlechtszellen, Ei und Samen, die geschlechtsbildenden Substanzen enthalten, so würde das Geschlecht durch Addition beider bestimmt werden. Ich stelle mir die das Geschlecht bestimmenden Faktoren nicht so einfach vor, sondern als die Konsequenzen sehr komplizierter regulatorischer Vorgänge des Zellebens, bei denen die Affinität und das Massenverhältniss der Kernsubstanz zur Zellsubstanz eine wichtige Rolle spielen.“ Im Ovulum, bzw. Makrogameten, fällt die Kernplasmarelation mehr zu Gunsten des Plasmas, im Spermium, bzw. Mikrogameten, mehr zu Gunsten des Kernes aus.

R. Hertwig (p. 99) nimmt zwar eine sexuelle Abstimmung der

1) Nachtrag. In seinem Aufsehen erregenden Buch vom J. 1920 hält Goldschmidt den Mechanismus für die normale Verteilung der beiden Geschlechter nunmehr für vollständig aufgeklärt. Es handle sich hierbei um einen alternativen Mechanismus, der es bedingt, dass stets eines der Geschlechter zweierlei, durch verschiedene Verteilung der Geschlechtschromosomen kenntliche Gameten bildet. Ich bin nicht imstande auf die zahlreichen Belege des Verfassers näher einzugehen. Es sei nur hervorgehoben, dass derselbe seine Schlussfolgerung nur als Norm hinstellt, von welcher Abweichungen vorkommen, die noch einer Erklärung harren, und ferner, dass derselbe, neben den morphologischen Erscheinungen an den Chromosomen, eine trophische Ursache wiederholentlich betont.

Geschlechtskerne an; hierzu kämen aber abändernde Einflüsse, welche wohl durch das Protoplasma vermittelt werden, oder wenigstens unter Mitwirkung desselben zustande kommen vermöge einer Wechselwirkung beider Zellbestandteile. „Es handelt sich hier um trophische Einflüsse, über deren Natur wir wenig wissen.“ Hier nennt Hertwig die Ausbildung von Eiern bei Rückbildung des Hodens bei durch *Sacculina* kastrierten Krabbenmännchen; während „beim Wurm *Ophryotrocha puertilis* durch Entfernung des hinteren Endes, vermöge der durch dieselbe ausgelösten Regenerationsvorgänge, das Umgekehrte bewirkt wird. Es schwinden die Eier und es werden Spermatozoen erzeugt. Zweifellos sind es ebenfalls trophische Einflüsse, welche bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren die Rückkehr zur Bisexualität und dadurch die Bildung von Männchen veranlassen. Durch fortdauernde parthenogenetische Fortpflanzung erfährt die gesamte Konstitution der Tiere eine Veränderung, welche von Generation zu Generation anwächst und auch in der Beschaffenheit der Eier zum Ausdruck kommt. Papanikolau hat auf meine Veranlassung hin diese Veränderungen nach den verschiedensten Richtungen bei Daphniden untersucht und eine von Generation zu Generation immer mehr sich aussprechende Abnahme der Wachstumsenergie, Abnahme der Grösse der Eier, Zunahme der Grösse der somatischen Zellen, feststellen können. v. Scharfenberg und er haben dann ähnliche Veränderungen innerhalb ein und derselben Generation bei den später erfolgenden Eiablagen, also mit zunehmendem Alter des Weibchens, nachgewiesen.“

Anknüpfend an Geschlechtswandlungen bei Daphniden, entwickelt Woltereck eine Hypothese, nach welcher den verschiedenen Formen der Sexualität verschiedene Fermente zugrunde liegen sollen, und zwar: Profermente, Fermente und Antifermente. Dass Chemismus so ziemlich überall mit im Spiele sei, wird man gern zugeben, doch bezweifelt schon Hertwig (1912, p. 100) die Fruchtbarkeit des komplizierten Hypothesengebäudes.

Die Mehrzahl älterer und so manche neuere, den Ursprung der Geschlechter eruiierende Autoren befinden sich im Banne zweier nicht haltbarer Prämissen. Die eine derselben ist ein prinzipieller Gegensatz zwischen weiblich und männlich, etwa in der Weise, wie ihn ehemals die Physik für eine positive und negative elektrische Flüssigkeit gelten liess. Die andere, mit der ersten verknüpfte, nicht minder unhaltbare Prämisse setzt eine

einheitliche, generelle Ursache der Geschlechtsbestimmung für die gesamte Welt der Organismen voraus. Die Sexualität als labile Anpassungserscheinung betrachtend, finden wir es erklärlich, dass verschiedenartige, selbst ganz leichte, Beeinflussungen bei der Differenzierung des Geschlechts massgebend sein können. Hierher gehören:

a) Der Chromosomen-, bzw. der Heterochromosomenbestand der Keimzellen. Ein Überschuss derselben, welcher sich auch in sämtlichen somatischen Zellen des Weibchens zeigt, wird als massgebend für die Entwicklung desselben, ein Unterschuss für die eines Männchens angesprochen. Es lässt sich ein tatsächlicher Zusammenhang der Erscheinungen hier nicht unbedingt leugnen. Zu einer Deutung desselben im Sinne einer spezifischen morphologischen Grundlage der Geschlechtsdifferenzierung im Tierreich überhaupt gehörte jedoch sein ausnahmsloses Vorkommen. Dieses aber hat nicht statt. Es gehörte dazu noch eine entschiedene Abwesenheit sonstiger, mit demselben Rechte als geschlechtsbestimmend erscheinender Momente.

b) Ein Dimorphismus der Eier, namentlich in Bezug auf die Grösse und unabhängig von einem etwaigen Unterschied im Chromosomenbestande. Die Quantität der im Ei aufgespeicherten Baustoffe — mithin wohl auch eine verschiedene Kernplasmarelation — könnte hierbei mitspielen, wobei eine reichliche Ausstattung zum weiblichen Geschlecht disponierte.

c) Ein Dimorphismus der Spermien. Bei diesem kommt im wesentlichen ein verschiedener Gehalt an Chromatin, bzw. Chromosomen, in Betracht, ein reicherer für das weibliche, ein ärmlischerer für das männliche Geschlecht, gerade so, wie beim Chromatindimorphismus der Eier. Die so verbreitete numerische Gleichheit der Geschlechter erklärend, versagt der Dimorphismus von beiderlei Geschlechtszellen besonders bei der Erklärung einer thelytoken und arrhenotoken Parthenogenese.

d) Das Alter, bzw. der Frischezustand der in Aktion tretenden Geschlechtszellen.

e) Eine selbständige Umstimmbarkeit der Sexualdrüsen, bei welcher ein und dasselbe Individuum periodisch uns als Weibchen, Männchen oder Hermaphrodit entgegentritt (Kap. 7 u. 8).

f) Ein gewaltsames Aufdrängen einer Sexu-

alität statt der anderen sowohl durch Kastration als durch äussere Einwirkungen.

g) Das Fehlen einer Grenze zwischen Geschlechts- und sonstigen Körperzellen, wobei in gewissen Fällen die ersteren sich aus den letzteren spät, auch periodisch, neubilden können; so beim Generationswechsel (Salpen).

h) Eine für so manche Fälle durch Beobachtung und Experiment nachgewiesene Entscheidung des Geschlechts ab ovo et spermio durch Nahrungs- und Temperatureinflüsse. (S. den ersten Abschnitt dieses Kapitels).

i) Eine spätere Zufuhr von Nahrungsstoffen, wenn besonders reichlich und qualitativ günstig, wie bei den sich parthenogenetisch entwickelnden Eiern lebendig gebärender Blattläuse.

j) Eine auf allen Stufen der Entwicklung vorkommende Differenzierung der Geschlechter als Folge eines gleichfalls auf allen Entwicklungsstufen möglichen Auftretens der Sexualität.

So sehen wir denn alle so unendlich lange gehegten Hoffnungen das Sexualproblem durch eine spezifische, einheitliche Erklärung zu lösen zuschanden werden. An sich nicht streng abgegrenzt von den trophischen Erscheinungen und auch nicht prinzipiell als weiblich und männlich verschieden, bewegt sich die Sexualität auch in bezug auf ihr Zustandekommen in variablen weiten Grenzen¹⁾. Wenn wir aber trotzdem sämtliche in

1) Wohl nicht anders als durch embryonal ablaufende Variabilität lässt sich das Zustandekommen der verschiedengradigen rechts- und linksseitigen Prävalenz der Brust- und Bauchextremitäten erklären. (S. u. a. meine *Explication embryol. de l'origine d. droitiers et d. gauchers*, Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris 1914). — „Im Rahmen mehrerer konstitutions-anatomischer Arbeiten hat Landing in Upsala ganz kürzlich beim Kaninchenskelett selbständige individuelle Variationen bestimmter Skeletteile nachgewiesen, selbst innerhalb eines Skelettgebietes, das funktionell zusammengehört. Somit haben wir nicht allein innerhalb einer Gattung, sondern auch derselben Tierart individuelle Kurven. Das Problem der Individualität tritt in der modernen Forschung in erhöhtem Masse in den Vordergrund des Interesses.“ (W. Brandt. *Extremitäten-Transplantation bei Urodelen*. Anat. Anz. T. 57, 1923).

Den grossartigen Errungenschaften des Mendelismus Gerechtigkeit zollend, können wir nicht umhin zuzugeben, dass es sich bei denselben lediglich um Vererbbarkeit von Variationen handelt, während das erste Auftreten der letzteren nicht erklärt wird. Es lässt sich nicht annehmen, dass die organischen Urwesen schon latent alle Merkmale des ganzen Tier- und Pflanzenreichs für

den Einzelfällen massgebende geschlechtsbestimmende Ursachen unter einen Hut zu bringen versuchen wollen, so kann dies nur innerhalb eines sehr weiten Gebietes von Phänomenen geschehen, wie des der trophischen Beeinflussungen im weiten Sinne des Wortes. Auf Originalität erhebt diese Schlussfolgerung keineswegs Anspruch.

Kapitel 7. Die essentiellen Geschlechtsmerkmale und ihre Wandlungen.

Dass es wesentliche und unwesentliche Unterscheidungsmerkmale zwischen Männchen und Weibchen gibt, musste den Beobachtern aller Zeiten auffallen. Zu den wesentlichen, essentiellen, primären Merkmalen, denen 1. Ordnung, 1. Grades, wurden von den Forschern ehemals ausser den Geschlechtsdrüsen meistens¹⁾ auch der ganze übrige Genitalapparat mit seinen Leitungswegen und Begattungswerkzeugen, ja selbst die Bruträume, in welchen die Embryonen gezeitigt werden, und von Einzelnen schliesslich selbst die Milchdrüsen gezählt. Die Kategorie der wesentlichen Geschlechtsmerkmale so weit gesteckt, bleiben für die der unwesentlichen nur solche geringfügige, wie beispielsweise Abweichungen in den Stimmorganen, in Haar- und Federschmuck, Zähnen, Hörnern, Geweihen, übrig. Es leuchtet ein, dass eine solche Klassifizierung der hohen, dominierenden Bedeutung der Geschlechtsdrüsen nicht in gehörigem Masse gerecht wird. Es erschien mir daher angemessen, statt zweier, drei Kategorien von Geschlechtsmerkmalen anzunehmen, und zwar: primäre,

alle Zukunft in sich eingeschlossen hätten. Irgendwann entstanden neue Merkmale durch äussere Anstösse, bzw. durch Wechselwirkung zwischen Organismus und Aussenwelt, durch „spontane“ individuelle Variabilität, da kein Lebewesen mit den Leistungen unserer zeitgenössischen Präzisionsmechaniker wetteifert. (Man denke an den bekannten Ausspruch von Helmholtz über die Konstruktion des menschlichen Auges). Mathematisch genau konstruiert, wäre die Lebewelt absolut starr erschaffen worden. So unbedingt unrecht hat daher auch Darwin nicht, wenn er den zufälligen Variationen eine grundlegende Rolle bei der Formenbildung anweist. Auch der Mutationslehre sei hier gedacht.

1) Auszunehmen ist hier besonders Darwin.

sekundäre und tertiäre. Hierbei wurden den primären nur die Geschlechtsdrüsen, den sekundären die übrigen Genitalien (Leitungswegé und Begattungsorgane), und den tertiären die nur entfernter mit der Sexualität zusammenhängenden Merkmale zugezählt. Wenn Kammerer (1912, p. 3) meint, ich hätte hier eo ipso vorausgesetzt, dass die primären stets den Anstoss zu den sekundären und diese den zu den tertiären geben, so ist dies ein Missverständnis, wie sowohl meine von ihm zitierte Abhandlung über die Hahnenfedrigkeit (p. 182), als auch weitere Publikationen beweisen¹⁾. Allerdings hätte ich besser getan, von drei Ordnungen, Kategorien oder Graden zu sprechen²⁾.

Von Ordnungen, und zwar zunächst zweien, spricht auch Havelock Ellis; doch gibt dieser Autor zu, man könnte aus der 2. Ordnung eine Reihe von Merkmalen als solche 3. Ordnung ausschalten, wobei er naturgemäss bemerkt, es liesse sich keine scharfe Grenze zwischen den Merkmalen der 2. und 3. Ordnung ziehen. Kammerer bevorzugt eine unlängst von F. E. Schulze und Poll vorgeschlagene Einteilung der Geschlechtsunterschiede in essentielle und akzidentelle, welche sich der schon von J. Hunter gebrachten anschliesst. Sie teilen die akziden-

1) In gewissem Sinne redete auch Haeckel noch unlängst von primären, sekundären und tertiären Sexualcharakteren. Derselbe möchte übrigens als tertiäre Sexualcharaktere nur solche Differenzen anerkennen, welche sich in einer verschiedenen physiologischen Tätigkeit beider Geschlechter äussern, ohne äusserlich sichtbare morphologische Merkmale: also vor allem in der Seelentätigkeit des Gehirns und der Sinnesorgane, in den feineren Eigentümlichkeiten des Geisteslebens. Die wichtigste davon sei der spezifische Geschlechtssinn, der Liebesdrang.

2) In gewissen Fällen ist aber ein ursächlicher Zusammenhang der zweitgradigen Geschlechtsmerkmale mit den erstgradigen unzweifelhaft (s. Kap. 8). Für sie — bemerkt R. Hertwig (1912, p. 137) — sollte der Ausdruck „sekundäre Geschlechtscharaktere“ reserviert bleiben. Aber auch hier ist der alleinige Einfluss einer inneren Sekretion der Gonaden, deucht mir, zweifelhaft, und dürfte vielmehr auch eine Verknüpfung sämtlicher Vorgänge im Organismus eine Rolle spielen, und zwar sowohl solcher schlechtweg stofflicher Natur, wie der Stoffwechsel überhaupt, innere Ausscheidungen, Hormonenwirkung, als auch nervöser Natur, namentlich trophischer Reflexe. Dergleichen Faktoren gegenüber erscheint die Hypothese der zwei einander bekämpfenden Geschlechtsprinzipie im Organismus besonders entbehrlich. — Ferner unterscheidet Hertwig konkordante Geschlechtscharaktere, nämlich solche, welche, der ursprünglichen sexuellen Anlage des Eies gemäss, auch dann auftreten, wenn die Geschlechtsdrüse frühzeitig durch eine entgegengesetzte vertauscht wurde (Versuche von Oudemans, Meisenheimer, Kopeć),

tellen in a) *genitales subsidiariae* mit den Unterrubriken der inneren (Leitungswege, akzessorische Drüsen) und äusseren (Kopulations- und Brutpflegeeinrichtungen) und in b) *extragenitales*, wiederum mit zwei Unterrubriken: der inneren (Stimmorgane, psychische Unterschiede u. dgl.) und der äusseren (Körperbedeckung, Färbung, Bewaffnung u. dgl.).

Am präzisesten liessen sich vielleicht die Geschlechtsmerkmale in essentielle, sukursale (subsidiäre) und akzidentelle einteilen: selbstverständlich unter dem Vorbehalt, dass auch hier, der allgemeinen Regel nach, eine Klassifikation von Naturerscheinungen, als Menschenwerk, eine künstliche ist.

Als praktisch verwendbares System der Geschlechtsmerkmale empfiehlt Lipschütz (1919, p. 426) folgende Hauptrubriken: 1) Pubertätsdrüsenzellen, 2) Fortpflanzungszellen, 3) Somatische Geschlechtsmerkmale, 4) Funktionelle Geschlechtsmerkmale und 5) Neuro-psychische Geschlechtsmerkmale. Zur Motivierung der Punkte 1) und 2) lesen wir auf S. 367: „Die Fortpflanzungszellen sind nur eines unter vielen Geschlechtsmerkmalen und vielleicht sind auch die Fortpflanzungszellen genetisch von den Pubertätsdrüsen abhängig. Will man mit dem Begriff 'sekundär' eine genetische Abhängigkeit zum Ausdruck bringen, so sind die Fortpflanzungszellen bei den Wirbeltieren vielleicht auch nur 'sekundäre' Geschlechtsmerkmale, sekundär gegenüber den Pubertätsdrüsen.“

Wir wenden uns nach dieser Einleitung nunmehr der noch am schärfsten begrenzten Kategorie der Geschlechtsmerkmale, der der essentiellen, auf die Geschlechtsdrüsen beschränkten zu. Statt Geschlechtsdrüsen sagt man heutzutage wohl besser Gonaden, da die Geschlechtszellen in ihrem Zusammenhange nicht immer Drüsen darstellen, sondern auch Zellanhäufungen an einer freien Oberfläche des Körpers (Nemertinen), an den Wandungen der Leibeshöhle (Borstwürmer) oder sackförmiger Überbleibsel der Leibeshöhle (Weichtiere), ja andererseits selbst als vereinzelt Zellen (Hydra) auftreten können.

Mögen, wie bei den Wirbeltieren, Eierstock und Hode¹⁾ sich auf den ersten Blick in Gestalt und Bau noch so sehr voneinander unterscheiden, so lassen sie sich schliesslich doch auf

1) Statt Testiculus schreibt Meisenheimer, als Gegenstück zu „Ovarium“, recht bezeichnend auch „Spermarium“.

ein und denselben Grundplan zurückführen, wie dies beispielsweise die den Röhrcchen des Hodens homologen Pflüger'schen Schläuche des sich entwickelnden Eierstockes beweisen. — Wie beiderlei Gonaden, so stimmen auch die dieselben zusammensetzenden weiblichen und männlichen Keimzellen in Genese und Bau im Wesentlichen miteinander überein; wie bereits in Kap. 2 des näheren ausgeführt. Mithin können wir, in Vermeidung von Wiederholungen, uns im gegenwärtigen Kapitel direkt den betreffenden Geschlechtswandlungen zuwenden.

Hierher gehört zunächst das nicht seltene Vorkommen ungeschlechtlicher (bzw. eingeschlechtlicher), hermaphroditischer und getrenntgeschlechtlicher Gonaden nicht bloss in ein und derselben Tierklasse, sondern auch in ein und demselben Genus, ja bei ein und derselben Spezies und schliesslich selbst bei Einzelindividuen ein und derselben Spezies. Andeutungsweise war davon bereits auf S. 87 die Rede. Hier soll Ergänzendes über essentielle Geschlechtswandlungen folgen.

Bisweilen erzeugen männliche Triebe, bzw. Blütenstände, der Weide, der Nessel, des Hopfens und besonders des Mais unter anderem auch weibliche Blüten. (H. de Vries, Jahrb. f. wiss. Bot. 1890. XXII).

Schon in den sechziger Jahren zeigte A. Schneider in seiner grundlegenden Monographie der Nematoden, dass sich in den Eiröhren von *Rhabdonema nigrovenosum* und anderen parasitischen Rundwürmern abschnittsweise Spermien bilden können. Pott und Schleip fanden, dass solche Individuen ursprünglich reine Weibchen darstellen, später aber mehrmals abwechselnd Eier und Spermien erzeugen können. — Verschiedene Gradationen der Sexualität wies ferner Maupas (1900) bei freilebenden Nematoden nach. Es gibt hier nämlich ausser vorherrschend gonochoristischen Formen auch hermaphroditische. Die zugehörigen Weibchen unterscheiden sich, wie die des *Rhabdonema nigrovenosum*, von den reinen Weibchen gonochoristischer Arten dadurch, dass sie in den Geschlechtsröhren ausser Eiern auch noch Spermien erzeugen. Als sehr bemerkenswerte Tatsache erwies es sich nun, dass neben solchen Hermaphroditen, als grosse Seltenheit, auch richtige, nur Spermien erzeugende Männchen vorkommen, denen allerdings meist der Begattungsinstinkt abgehen soll. Bei einigen Arten fand Maupas ausser Hermaphroditen und Männchen auch noch Weibchen, und zwar

sowohl partielle, bei denen nur die eine der Genitalröhren reinweiblich geblieben war, als auch komplette Weibchen, deren beide Genitalröhren nur Eier erzeugten. Auch erwähnt er eines Spermien produzierenden Männchens von *Rhabditis elegans*, welches darauf zur Erzeugung von Eiern überging. Übrigens machte bereits zur Strassen (1892) die Mitteilung, es gingen hermaphroditische Individuen von *Bradynema rigidum* aus Männchen hervor. So sehen wir denn gelegentlich bei Nematoden, wie dies normalerweise bei gewissen Weichtieren stattfindet, die weibliche Sexualität als eine Art von Rückschlag oder rückschreitender Metamorphose von neuem zur Herrschaft gelangen, nachdem sie, wie auch sonst im Tierreich, als das sexuell indifferente Stadium ontogenetisch vorangegangen.

Über gewisse Schwämme ist es bekannt, dass ein und derselbe Stock zeitweise entweder nur Eier oder nur Spermien erzeugen kann. Der Seestern *Asterina gibbosa* erwies sich in seinen Einzelexemplaren bald als getrennten Geschlechts, bald als Hermaphrodit, bald als die verschiedensten Zwischenstufen zwischen Gonochorismus und Hermaphroditismus aufweisend. Ein auf Wandlung der Keimzellen beruhendes Zwittertum kommt auch bei Gliederfüßlern zur Beobachtung: so als normale Erscheinung beim männlichen Weberknecht (*Phalangium*), in dessen Hoden Eier eingesprengt sind. Ähnliche Einsprengungen sind als abnorme beim Flusskrebs, der Languste u. a. Crustaceen bekannt¹⁾. Besonders charakteristisch erscheint der von mir wohl zuerst (*Bull. Acad. St. Pét. T. XXI. 1875, p. 21, u. Üb. d. Ei, p. 89, Taf. II*) beschriebene rudimentäre Hermaphroditismus männlicher Perliden mit ihrem prächtigen rudimentären, aus mehr oder weniger zahlreichen Eiröhren bestehenden Eierstocke. Neueres bringt über denselben Schönemann.

Im Hoden eines schon an sich hermaphroditischen Wesens, der zusammengesetzten *Ascidie Fragarium*, hat Redikorzew Eier aufgefunden. Goodrich (*Anat. Anz., Bd. 42, p. 318*) erwähnt eines erwachsenen *Amphioxus*, welcher unter den 50,

1) Goldschmidt (*Mechan., p. 164*) erinnert noch an folgende Beispiele. Bei *Orchestia* enthält ein Teil des Hodens stets Eier (Nebeski); bei *Gebia* besitzen die Hoden stets einen hinteren, nicht funktionierenden Ovarialabschnitt (Ischikawa); bei *Blatta germanica* differenziert sich normaler Weise ein Teil der Hodenanlage in weiblicher Richtung, wobei in manchen Fällen sich sogar Eiröhren mit Eizellen entwickeln können (Heymons).

sonst paarigen, spermienhaltigen, Gonaden eine ausschliesslich mit Eiern angefüllte enthielt.

Aus der Zahl der Wirbeltiere lässt sich hier *Myxine* anreihen mit ihrer meist als wahrer Hermaphroditismus angesprochenen Sexualität. Die neueren Untersuchungen von Schreiner (Biol. Cbl. 1904 № 24) zeugen von verschiedengradigen Einsprengungen von Elementen des anderen Geschlechts in die Gonaden, von Elementen, welche auch ein zusammenhängendes akzessorisches Gebilde darstellen können; als funktionsfähig liesse sich aber bei den einen Individuen lediglich der weibliche, bei den andern nur der männliche Anteil der Geschlechtsdrüsen annehmen. Ein so häufiges Zwittertum, dass es für die Norm gehalten wurde, weisen auch die Fischgattungen *Serranus* und *Chryso-phrys* auf. Gelegentliche Einsprengungen andersgeschlechtlicher Elemente in die Keimdrüsen wurden beschrieben, und zwar als nicht besonders selten, beim Karpfen, Hering, Tunfisch, Kabeljau. Der Umstand, dass es sich hier um gewerblich hervorragende Fische handelt, welche massenhaft ausgeweidet werden, lässt vermuten, dass auch bei andern, minderwertigen Arten derselbe Prozentsatz der betreffenden Anomalie besteht.

Hier lässt sich der rudimentäre Eierstock der Kröten anschliessen, welcher, da er schon früher entdeckt, nicht mit vollem Recht als das Bidder'sche Organ bezeichnet wird. Zunächst ist zu betonen, dass dieses Organ keineswegs dem Männchen allein zukommt, dasselbe zu einem fakultativen rudimentären Hermaphroditen stempelnd, sondern auch dem Weibchen. Schon unter der Lupe lassen jüngere Kaulquappen die Differenzierung der jederseits längs der Wirbelsäule verlaufenden perl-schnurförmigen Genitalanlagen verfolgen. Aus der hinteren, kaudalen, zahlreicheren Serie der perlartigen Auftreibungen entsteht bei sämtlichen Batrachiern entweder ein richtiger Eierstock oder ein richtiger Hoden; aus der vorderen, weniger zahlreichen Serie, der so typisch gelappte Fettkörper, welchen wir daher bereits als rudimentären Anteil der Geschlechtsdrüse betrachten können. Bei den Kröten sondert sich aber an den Perlschnüren noch eine dritte, und zwar mittlere Serie von Auftreibungen ab. Selbige nimmt auch baulich eine intermediäre Stellung zwischen einem Fettkörper und einem Eierstocke ein. Diese beiden sind im wesentlichen aus grossen, fettig degenerierten Elementen zusammengesetzt, welche allerdings im Fettkörper zu

groben Blasen wurden, während dieselben im rudimentären Eierstocke noch deutlich als Eizellen zu erkennen sind, deren Dotter konzentrisch geschichtet und deren Keimfleck zerfallen ist. (S. meine Schrift über das Ei, p. 95, Taf. IV, woselbst das rudimentäre Ovarium der Kröten mit demjenigen der männlichen Perliedenlarven eingehender verglichen wird). Bemerkenswert ist die spätere Reduktion des weiblichen rudimentären Eierstocks der Kröten, während der männliche zeitlebens bestehen bleibt und alljährlich sich erneuert. Im männlichen rudimentären Eierstock will man auch eine Bildung von Spermien beobachtet haben, was ihm den Stempel einer Zwitterdrüse de jure aufdrücken würde. Neueren Erfahrungen gemäss lässt sich dem rudimentären Organ auch eine innersekretorische Bedeutung zuschreiben, wie durch Transplantationsversuche desselben gezeigt wurde (Harms). Entsprechende Zusammenstellungen gaben Waldeyer (in Hertwig, p. 417) und ganz neuerdings Goldschmidt (Mechanismus, p. 161). — Hier schliessen sich die verschiedengradigen Geschlechtskombinationen und Wandlungen an, welche sich nicht bloss bei den Kaulquappen sondern auch später bei Fröschen zeigen (Pflüger, R. Hertwig, Witschi ua.).

Tourneux beansprucht für den weiblichen Maulwurf einen habituellen Hermaphroditismus.

Besonders wertvolle Belege für den Satz, dass die sexuelle Prädestination der Keimdrüse keine felsenfeste, unwandelbare ist, liefert der Stamm der Mollusken. So erzeugen bei *Ostrea*, bei *Cardium norvegicum* ein und dieselben Follikel der Zwitterdrüse abwechselnd bald Ovula, bald Spermien. Im selben Sinne wechselt die Sexualität auch bei der Weinbergsschnecke, in deren Zwitterdrüse dicht beieinander Ei- und Samenzellen entstehen. Bei einigen der gleichfalls zwitterigen Limaciden hat die Ausbildung der Eier den Vorrang vor der der Spermien: eine a priori, auf Grund der onto- und phylogenetischen Entstehung der Geschlechtszellen, ohne weiteres verständliche Tatsache. Nun vernehmen wir aber, dass diesem entgegen bei den meisten hermaphroditischen Weichtieren eine umgekehrte Reihenfolge der Geschlechtswandlungen, also zunächst Hoden, dann Eierstöcke, zur Beobachtung kommt. Es gibt uns dies unerwartete Verhalten zu raten auf und lässt uns an ausschlaggebende Nebenumstände denken. Werden doch verschiedene

Stellen der europäischen Küste für den Umstand verantwortlich gemacht, ob die Austern überwiegend gonochoristisch oder hermaphroditisch sind, oder aber als Regel verschiedenen Geschlechtswandlungen unterliegen.

Eine besondere Bedeutung besitzen die Untersuchungen von AnceI, dem sich bestätigend Buresch anschliesst. Diese lieferten den Nachweis, dass bei den Lungenschnecken ein und dieselben Urgeschlechtszellen sich, je nachdem ob sie sich mit einer Hilfs- oder Nährzelle verbinden oder nicht, Eier oder Spermien liefern. Hier hätten wir also eine trophische Beeinflussung, und zwar selbstredend zu Gunsten des weiblichen Geschlechts.

Während die an der Spitze ihrer Klasse stehenden Reichlichborstler (Polychaeta), als eines der wesentlichsten Merkmale, sich durch ihren Gonochorismus charakterisieren, werden einzelne Arten des Gen. Nereis an bestimmten Orten zwitterig.

Ein schönes Beispiel einer nicht ab ovo, sondern ab embryone bestimmten Sexualität entdeckte Balzer für Bonellia. Die Larven derselben sind offenbar samt und sonders sexuell indifferent und werden für das eine oder andere Geschlecht bestimmt je nachdem, ob sie zeitweilig am Rüssel eines Weibchens parasitiert hatten und vermutlich von diesem auch stofflich beeinflusst wurden, oder nicht. Durch Unterbrechung des betreffenden Parasitismus liess sich Intersexualität erzielen. (Zitiert nach Goldschmidt; Mechanismus).

Einen Einblick in die feineren Vorgänge, mit welchen die Differenzierung von beiderlei Geschlechtszellen und die Umwandlung einer Sorte in die andere verknüpft sind, lieferten in überzeugender Weise Boveri und Schleip an Rhabdonema (Ascaris) nigrovenosum. Während die kleinere, im Schlamm lebende Generation dieses Nematoden seit ihrer Entdeckung als getrenntgeschlechtlich bekannt war, wurde die grosse, in der Lunge des Frosches parasitierende ursprünglich für reinweiblich gehalten, und ihr also eine Erzeugung der freilebenden Weibchen und Männchen auf reinparthenogenetischem Wege zugeschrieben. Es erwies sich jedoch später, dass die Geschlechtsröhren dieser Parasiten der Froschlunge nur in der Jugend durchweg mit Eizellen angefüllt sind, mit herannahender Geschlechtsreife jedoch miteinander abwechselnde Ei- und Spermatischenregionen aufweisen.

In deren Grenzregionen liess sich nun die Umwandlung weiblich indifferenten Geschlechtszellen in männliche genauer verfolgen. Sie äusserte sich neben gehemmtem Wachstum in einem abweichenden Verhalten der Chromosomen. Während nämlich in den zur Erzeugung von Eiern auserkorenen Geschlechtszellen sämtliche Chromosomen eine paarweise Konjugation zu Doppelchromosomen eingingen, blieben in den angehenden männlichen Zellen zwei der Chromosomen getrennt. Diese beiden als x-Chromosomen zu deutenden nicht konjugierenden Gebilde teilen sich bei der ersten Reduktionsteilung jedes für sich, versagen aber bei der zweiten, indem sie nur träge auseinanderzurücken versuchen und eines derselben darauf ausgestossen wird, so dass von den beiden Tochterzellen (den Spermatiden, bzw. Spermien) nur die eine ein x-Chromosom aufweist, während die andere leer ausgeht. Ein von einer x-Chromosom-haltigen Spermie befruchtetes Ei liefert ein Weibchen, ein von einer des x-Chromosoms entbehrenden Spermie befruchtetes hingegen ein Männchen der frei lebenden Generation. — Nun fragt es sich, warum sämtliche Kinder der frei lebenden, getrenntgeschlechtlichen Generation zu parasitischen, in der Jugend rein weiblichen Wesen werden. Es hängt dies damit zusammen, dass die frei lebenden Männchen unter dem Bilde einer Reduktionsteilung zweierlei Spermien erzeugen: an Chromosomen reichere und an Chromosomen ärmere, und dass die an Chromosomen ärmeren Eier degenerieren und zugrunde gehen; während die übrigen, an Chromatin reicheren aus befruchteten Eiern lediglich junge Weibchen hervorgehen lassen, welche allerdings — dies ist eine Sache für sich — mit Eintritt der Geschlechtsreife, durch lokale Wandlungen der Geschlechtszellen, zu Hermaphroditen werden.

Die soeben angeführten Befunde an *Rhabdonema nigrovenosum* dürften der Deutung besonders günstig sein, dass es trophische Momente sind, welche den werdenden Individuen die Tendenz einpflanzen entweder weniger zahlreiche, dafür grössere, gemästete, träge einzellige Wesen, Eier, oder überaus zahlreiche, kleine, beweglichere, Spermien, zu zeugen¹⁾. Ein Plus an (tro-

1) Ein solches Abwechseln in der Produktion von zweierlei, verschiedene Anforderungen stellenden einzelligen Nachkommen (s. Kap. 5) in nächster Nähe, in ein und derselben Genitaleiröhre bzw. — wie bei gewissen Weichtieren — in ein und demselben Follikel, darf uns vielleicht an eine natürliche Fruchtfolge

phischem) Chromatinmaterial scheint als Regel im Tierreich überhaupt die weibliche Richtung zu bestimmen. Es bewahrheitet sich dieser Satz namentlich auch für eine Anzahl von Gliederfüßlern (Aphiden, Daphniden) und von Rädertierchen. Was uns hierüber Morgan, Stevens, v. Baehr u. a., und zwar im wesentlichen noch vor den Befunden von Boveri und Schleip bei *Rhabdonema*, dargelegt, steht mit diesen Befunden im besten Einklang.

Nun folgen äussere Einwirkungen, wie Nahrung, Temperatur, welche — wohl gleichfalls durch ihre trophische Wirkung — Tiere sexuell bestimmen und umstimmen lassen, gewiss nicht ohne Beeinflussung des Chromatinbestandes der Geschlechtszellen.

Werden weibliche Blüten von *Melandryum* vom Pilz *Ustilago violacea* befallen, so werden deren weibliche Organe rückgebildet, während die normalerweise ganz rudimentären Staubfäden sich auszubilden beeilen. Dieses „kann als Zeichen dafür gelten, dass es sich bei diesen Vorgängen um stoffliche Wirkungen handelt. Einen ähnlichen Einfluss vermag der Pilz vielleicht vermöge eines ihm zur Verfügung stehenden Fermentes auszuüben.“ „In einem getrenntgeschlechtlichen Wesen verfügen alle Kerne über die Merkmale beider Geschlechter, aber eine geschlechtliche Tendenz dominiert und zwar so stark, dass nur die Merkmale des einen Geschlechts in Tätigkeit treten können. Dass die des entgegengesetzten im Individuum nicht fehlen, zeigt der Umstand an, dass sie unter gegebenen Verhältnissen sich aktiv äussern, so zwar, dass beispielsweise eine diöcische Pflanze plötzlich Sprosse des entgegengesetzten Geschlechts hervorbringt.“ (Strassburger. Zeitpunkt p. 17). — R. Hertwig (1912 p. 109) erinnert daran, dass künstlich kastrierte weibliche Ophryotrochen männliche Geschlechtsorgane regenerieren¹⁾, dass sogar ohne äussere Bewirkung manche Froschlarven mit schwacher Ovarialanlage diese rückbilden und dafür einen männlichen Geschlechtsapparat entwickeln. „Die grösste Ähnlichkeit besteht aber . . . mit der . . . parasitischen Kastration der Krabben

bei Ausnutzung des Nährbodens erinnern, wie sie sich so anschaulich im Wechsel von Vegetationen ausdrückt (Aufeinanderfolge von Bakterien in der Milch, dem Weine, von Waldvegetationen im Verlaufe langer Zeiträume).

1) An einem abgeschnittenen Stück von *Ophryotrocha puerilis* sah nämlich Braem (1893) die darin enthaltenen Eizellen schwinden und statt dessen, während der Regeneration, sich Samenzellen bilden.

durch *Sacculina*¹⁾, nur dass zwischen beiden Fällen Reziprozität besteht; während bei *Melandryum* das weibliche Geschlecht zu Gunsten des männlichen unterdrückt wird, ist bei den Krabben das Gegenteil der Fall; hier schwindet der Hoden und an seiner Stelle entwickeln sich Eier.“ — *Meyns* transplantierte mit Erfolg sowohl indifferente, als auch bereits differenzierte Keimdrüsen des Frosches auf erwachsene Exemplare. „In den meisten auto- und heteroplastisch transplantierten Hodenstückchen entwickelten sich bei der Regeneration innerhalb der Samenkanälchen typische Eier.“ (Z. J. Ber. 1912). Auch hier dürfte die Regeneration von indifferenten Zellen ausgehen und diese im neuen Boden die Bedingungen finden, sich zu ausgesprochenen Eizellen heranzumästen, statt sich zu rasch vermehrenden Spermatogonien zu gestalten.

Ein höchst überraschendes Bild der Geschlechtswandlungen, welches sich übrigens nicht nur auf die Gonaden, sondern auch auf den gesamten Körperbau bezieht, entrollen vor uns *P. Mayer*, *Bonnier*, *Smith* und *Caulery* für die schwach parasitischen Cymothen und parasitischen Epicariden (s. *Goldschmidt*, *Mechan.*, p. 174). Hier ist jedes frei lebende jugendliche Individuum ein Männchen. Ein solches begattet ein festsetzendes parasitisches Weibchen, um sich darauf selbst festzusetzen und seinerseits in ein Weibchen zu verwandeln. Hierbei erfolgt eine vollkommene Formveränderung, bzw. Vereinfachung unter Verlust der Gliedmassen. Alle männlichen Teile werden von Phagocyten zerstört und es entwickeln sich die weiblichen Organe. Die männliche Jugendform hatte übrigens schon am Vorderende ihrer Geschlechts-

1) Aus welchem Material bei Krabben und Einsiedlerkrebsen die durch einen parasitischen Rhizocephalen zerstörten Geschlechtsdrüsen unter Umschlag ins andere Geschlecht neugebildet werden, scheint immer noch nicht mit voller Einstimmigkeit klargelegt. Handelt es sich um Reste der zerstörten Geschlechtsdrüse, welche zudem durch die Ausscheidungen des Parasiten alteriert sein könnten, oder um indifferente somatische Zellen? Beides wäre der Analogie nach möglich. Ein schroffer Gegensatz zwischen beiderlei Modi dürfte nicht unerlässlich sein, indem ja die etwaigen der Zerstörung entgangenen Genitalzellen selbst noch indifferente Urgeschlechtszellen sein können. Es liegt nahe, weitere Daten durch operative Entfernung der Genitaldrüsen zu erzielen, wenn dies nicht schon ausgeführt ist. Zu beachten ist es noch, dass eine indifferente, bzw. weibliche Zelle bei jeglicher Generation und Regeneration den Aus-, und mithin auch Durchgangspunkt bildet. (Weiteres über parasitäre Kastration in Kap. 8).

drüse eine Anlage des Ovars. Smith hat vor allem darauf bestanden, dass all diese Hermaphroditen genetisch Männchen darstellen, und bringt die betreffenden Tatsachen mit seinen, auch mir so plausibel scheinenden allgemeinen Anschauungen über die Geschlechtsbestimmung durch Sonderheiten des Stoffwechsels in Zusammenhang.

An und für sich betrachtet, mag eine lange Reihe von Tatsachen, wie auch einzelne der oben angeführten, dazu angetan sein, einem verkappten Hermaphroditismus der Vielzelligen das Wort zu reden, einer Ansicht, welche noch unlängst in dem Sinne aufgefasst wurde, dass bereits die geschlechtlich noch nicht differenzierten Embryonalzellen an sich hermaphroditischer Natur seien. Trotz der sehr namhaften Vertreter dieser Auffassung, möchte ich dieselbe dennoch als eine gekünstelte, dualistische und daher entbehrliche zurückweisen. Fusst doch diese Auffassung zunächst in der Annahme eines schroffen, spezifischen Gegensatzes zwischen männlich und weiblich, welchem schon die Zusammenstellungen in Kap. 2 über die Geschlechtszellen, sowie deren morphologische und genetische Vergleichung widersprechen dürften. Indifferent in ihren phyletischen Uranfängen, sind die Fortpflanzungszellen, und mit ihnen auch die entsprechenden Gonaden, ursprünglich als asexuell zu betrachten. Wenn histologisch einfache Stolonen, wie die der Hydropolyphen, verschiedenartige, und darunter Eier oder Spermien erzeugende Individuen hervorbringen können, so braucht in ihnen keine entsprechende Anzahl miteinander kämpfender Prinzipien gesucht zu werden, sondern genügt eine Befähigung sich durch Differenzierung so oder anders zu gestalten: eine Erscheinung, welche nicht rätselhafter als etwa die Embryonalentwicklung vielgestaltiger Wesen aus so gleichförmigen Eizellen ist. Gegen Spezifität der Geschlechtsmerkmale 1. Grades sprechen auch die späteren Geschlechtswandlungen, sowie auch die Regeneration der Gonaden aus somatischen Zellen.

Kapitel 8. Die akzessorischen Geschlechtsmerkmale und ihre Wandlungen.

Auf die Einleitung zum vorhergehenden Kapitel verweisend, können wir hier direkt in medias res eindringen, indem wir zunächst anknüpfen an

Mensch und Säugetiere. Schon seit altersher galt der Satz „Propter solum ovarium mulier est, quod est,“ dem sich stillschweigend ein „Propter solum testiculum vir est, quod est“ an die Seite stellen liess. Vom allgemein biologischen Standpunkte erwies sich dieser Satz als übertrieben, wie unter anderem auch meine Zusammenstellungen (1889) zeigen, an welche sich zum Teil das gegenwärtige Kapitel anlehnt.

Beim ausgebildeten Weibe erfolgt allerdings erfahrungsgemäss nach der Kastration nicht selten eine sehr rasche Atrophie der Gebärmutter, deren Körper selbst bis zur Grösse einer Wallnuss sich verkleinern kann¹⁾. „Mögen hierbei auch die unmittelbar durch die Operation bedingten Verödungen von Gefässen und fortgesetzten Trombosen nebst ihren Folgen in Betracht kommen, so ist der Ausfall der Keimdrüse doch sicher die Hauptsache“ (Hegar u. Kaltenbach).

Es ist verständlich, wenn von Veränderungen im Körpertypus und in einzelnen Organen nach doppelter Ovariectomie bei erwachsenen Frauen nichts verlautet, es sei denn ein grösserer Fettansatz, welcher aber auch einem gebesserten Gesundheitszustande zugeschrieben werden kann. Selbst die Sinnesart, die Neigung zum Manne und die Geschlechtslust dauern fort. Was die Entfernung der Eierstöcke im Kindesalter und vor der Pubertät anbelangt, so liegen hierüber nur spärliche Beobachtungen vor, denn die Skopzenmädchen sind nur an ihren äusseren Genitalien und an den Brüsten beschädigt.

Zusammenstellungen von Puech ergaben das unerwartete Resultat, dass bei angeborenem Defekt und rudimentärer Entwicklung der Eierstöcke durchaus nicht selten ein vollständig normaler weiblicher Körpertypus, selbst schöne und runde Formen, wohlgebildete Brüste, normale Beschaffenheit der äusseren Genitalien beobachtet wurden (während von männlichem Habitus nur selten die Rede ist).

„Es ist zwar richtig,“ meint schon Hegar, dass die untergeordneten Geschlechtscharaktere „in vollständig weiblichem Typus auch ohne den Eierstock sich auszubilden vermögen, allein damit ist nicht gesagt, dass nicht für gewöhnlich wenig-

1) Eine Kastration junger weiblicher Schweine durch Entfernung der Eierstöcke veranlasst den Uterus entweder zu einem Stehenbleiben auf der momentanen Ausbildung oder zu einer mehr oder minder ausgesprochenen Atrophie.

stens ein begünstigender Einfluss der Keimdrüse bestehe. Die Einwirkung braucht ja keine direkte, unmittelbare zu sein; das Ovarium kann das beste Mittel, den kürzesten Weg abgeben, auf welchem sich das eigentliche geschlechtsbedingende Moment geltend macht, oder es kann durch sein Bestehen einen Widerstand dem Einfluss des anderen geschlechtsbedingenden Momentes entgegensetzen.“

Unzählig sind die Erfahrungen über Kastration männlicher Individuen, und zwar tierischer zu zootechnischen, menschlicher meist zu ritualen Zwecken. Unter letztere rangiert auch die Kastration, welche in majorem Dei gloriam an jugendlichen Diskanten der päpstlichen Kapelle vorgenommen wurde¹⁾. Man gedenke auch der Haremsaufseher. Es ist bekannt, dass den Verschnittenen ihre Libido nebst Kopulationsfähigkeit selbst in hohem Grade erhalten bleiben kann. Letzteres gilt auch für Wallache. Bei kastrierten Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen sind laut Steinach u. a. die sexuellen Triebe der Männchen nur abgeschwächt, so dass in selteneren Fällen wenn auch unvollkommene Erektionen beobachtet wurden, doch konnten Spätkastraten von Ratten den Koitus sogar normal ausführen und zeigten ein normales psychisches Verhalten Männchen, männlichen Kastraten und Weibchen gegenüber. Wenn bei Spätkastraten, desgleichen bei Atrophie der Geschlechtsdrüsen in höherem Alter, mit dem Erlöschen des Geschlechtstriebes Atrophie der Eileiter, der Gebärmutter beim Weibe, beim Manne Atrophie der Vorsteherdüse und Ausfallen der Haare vorkommt, so braucht dies nicht ausschliesslich einer spezifischen Wirkung der Geschlechtsdrüsen zugeschrieben zu werden, sondern kommt auch auf Rechnung einer allgemeinen involutionellen trophischen Beeinträchtigung des Organismus. Für die Haare mit ihrem stetigen Wechsel ist dies besonders begreiflich.

1) Der alten Annahme, die in der Kindheit kastrierten männlichen Skopzen schlugen in das weibliche Geschlecht um, glaube ich vielleicht als erster (1889, Hahnenfedr. p. 168) entgegengetreten zu sein, indem ich die anscheinend weiblichen Eigentümlichkeiten dieser Skopzen mutatis mutandis auf einen überbildeten infantilen Typus zurückführte. Der durchschnittlich übernormale Wuchs derselben lässt sie einer sterilen, „ins Kraut geschossenen“ Pflanze vergleichen. In den Prärien Nordamerikas wurden seinerzeit nicht selten Bisons angetroffen, welche von Wölfen kastriert worden und infolgedessen eine ungeheure Grösse erreichten.

„Werden — so lesen wir bei Aristoteles, Lib. IX, Kap. 50 — die Hirsche in einem Alter verschnitten, wo sie noch kein Geweih bekommen haben, so wächst ihnen keines mehr, geschieht es aber zur Zeit, wo sie schon das Geweih haben, so behält dieses seine Grösse und wird nicht mehr abgeworfen“. Diese Angabe wird in der neueren Zeit dahin berichtigt, dass hin und wieder auch kastrierte Hirsche ihr Geweih abwerfen können, um dieses durch ein neues, jedoch monströses, zu ersetzen. Nach Röhrig sistiert Kastration ganz junger Tiere die Geweihbildung, während eine spätere Kastration Kolben- und Perückengeweihe erzeugt, nachdem das vorher vorhandene Geweih vorzeitig abgeworfen wurde. Werden Hirsche nach vollständiger Entwicklung der Spiesse kastriert, so werden letztere vorzeitig abgeworfen, um für das nächste Jahr unvollkommenen Geweihen mit Neigung zur Perückenbildung Platz zu machen. Diese mangelhaften Geweihe werden nach ihrem Abwerfen nicht mehr ersetzt. Einseitige Kastration soll beim männlichen Hirsch die Geweihbildung nur auf einer Seite hemmen. Bei der Hirschkuh soll sich in Folge von Kastration ein Geweih bilden, ähnlich wie es nach zurückgelegtem Fortpflanzungsalter in Erscheinung treten kann. Einseitige Kastration des männlichen Kuhkalbes zieht die Bildung zweier ungleicher Hörner nach sich: eines starken, kürzeren, konischen Bullenhorns und eines längeren, schwächtigen Kuhhorns. Vor dem Hervorwachsen der Stirnzapfen kastrierte Widder und Ziegenböcke bekommen kleinere Hörner oder selbst gar keine.

Uns den nunmehr so überaus zahlreichen neueren Experimenten über Entstehung und Wandlung der akzessorischen Geschlechtsmerkmale zuwendend, wollen wir zunächst solche hervorheben, welche für die massgebende Rolle der Gonaden eintreten. Als Ausgangspunkt mögen hierbei die so immenses Aufsehen erregenden Versuche von Steinach dienen, welche an Ratten, Meerschweinchen und Mäusen ausgeführt wurden.

Die von Steinach an kastrierten jungen Männchen vorgenommene Implantation von Ovarien ergab eine gehemmte Ausbildung der Begattungsorgane, im besonderen des männlichen Gliedes, dessen Eichel nicht zur Entwicklung kommt, ferner eine mächtige Entwicklung der Zitzen und Milchdrüsen, einen femininen Habitus des heranwachsenden Tieres und dito Typus der Skelettbildung. Hierzu gesellte sich eine weichere, weibliche Behaarung, bedeutendere Neigung zum Fettansatz. Wurden einem kastrierten jungen Männchen gleichzeitig mit dem Eierstocke eines jun-

gen Weibchens dessen zugehöriger Eileiter nebst dem anliegenden Teil der Gebärmutter (Uterushorn) eingeheilt, so wuchsen auch diese Teile bis zur normalen weiblichen Grösse heran.

Bei den feminierten Männchen — Ratten wie Meerschweinchen — entsteht zur Zeit der Geschlechtsreife keine Spur eines männlichen Geschlechtstriebes. Auch wenn man brünstige Weibchen in ihr Abteil bringt, verraten sie nichts von Interesse oder Erregung: nach Befriedigung der ersten Neugierde, die jedem Neuling in gleicher Weise entgegengebracht wird, herrscht bald Ruhe und gänzliche Indolenz. Dabei vollzieht sich am feminierten Männchen auch eine psychische Umwandlung im weiblichen Sinne. Es äussert sich dies zunächst im sogen. Schwanzreflex, im häufigen Hochheben und dauernden Hochhalten des Schwanzes. Dieser Reflextonus dient dem treibenden Männchen, das sich hauptsächlich durch den Geruch orientiert, zum leichten Erkennen des Geschlechtes und insbesondere der Brünstigkeit. Die feminierten Tiere zeigen ferner den Abwehrreflex, eine sonst ausgeprägt weibliche Erscheinung von grosser Zweckmässigkeit. Er besteht im Hochheben eines Hinterfusses und in abstreifenden Bewegungen desselben, wodurch der Aufsprung des nachdrängenden Männchens verhindert wird. Er schützt das nichtbrünstige Weibchen vor unnützer sexueller Belästigung und vor unfruchtbarem Koitus. Nur sehr rabiate Männchen sind imstande, trotz dieser heftigen Abwehr den Akt zu erzwingen. In den erwähnten Beobachtungen spiegelt sich auch schon das wesentlichste und untrüglichsste Zeichen für die sexuelle Disposition der feminierten Tiere: sie sind den normalen Männchen nicht indifferent, wie es Kastraten sind, sondern erwecken starken Geschlechtstrieb, werden als Weibchen anerkannt und behandelt. In der Folge gelang Steinach auch eine Maskulierung weiblicher Individuen, und zwar durch wiederholte Transplantation in kastrierte weibliche Tiere von Hoden brüderlichen Ursprungs. Die maskulierten Weibchen glichen in Habitus, Bau und Geschlechtstrieben den richtigen Männchen.

So epochemachend die Arbeit von Steinach über Feminiierung (1911) auch war, so forderte sie dennoch die Kritik heraus, wie sie u. a. von Kammerer (p. 166) folgendermassen formuliert wurde: „Die Steinach'schen Versuche beweisen noch nicht qualitativ verschiedene Wirksamkeit, also echte Spezifität, der Keimdrüsensekrete. Denn die von Steinach

herangezogenen Charaktere sind lauter Quantitätsmerkmale: die feminierten Männchen haben grössere Brustdrüsen, feineres Fell (d. h. dünnere Haare), mehr Fett, bleiben kleiner, zarter im Knochenbau usw. Gleiches gilt, selbst abgesehen von ihrem überhaupt labilen Charakter, der die exakte Benutzung erschwert, von den psychischen Charakteren: so kommt der 'Schwanzreflex' in geringerem Grade auch bei Vollmännchen und Kastraten vor, und dass Abwehrreflexe gegen das Bespringen keine Eigentümlichkeit feminiertes Weibchen darstellen, lehrt jedes Rudel spielender Hunderüden". So sind denn die Versuche von Steinach für qualitativ verschiedene Wirksamkeit der Geschlechtsdrüsen nicht endgültig beweisend: da müssten morphologische Qualitätsmerkmale, welche den Ratten und Meerschweinchen fehlen, als Kriterien benutzt werden.

Das in die Augen springendste, effektivste Feminisierungsergebnis Steinachs bildet unzweifelhaft das Säugen von Adoptivjungen. Als Schüler von Steinach konnte Lipschütz in zahlreichen Versuchen dasselbe Resultat bestätigen und hier in Dorpat demonstrieren. Seine säugenden Männchen wiesen eine bedeutende Hypertrophie der Milchdrüsen und Zitzen auf, der letzteren über das weibliche Normalmass. Einer mündlichen Mitteilung des Herrn Kollegen gemäss, kann die Milchsekretion in Einzelfällen ununterbrochen mehrere Wochen anhalten, kann aber auch aufhören, um sich später wieder einzustellen, ja in unregelmässigen Rhythmus zu wiederholen. Die Beobachtungen erstreckten sich zum Teil auf ein ganzes, ja ausnahmsweise selbst auf zwei Jahre. Nun sind aber die Milchdrüsen ihrem Wesen nach keineswegs ein ausschliessliches Attribut des Säugtierweibchens, stellen vielmehr Differenzierungen beiden Geschlechtern zukommender Hautdrüsen dar.

Sie entstehen aus Drüsengruppen, welche sich beim Weibchen nur unwesentlich metamorphosieren, überbilden, und periodisch ein reiches Sekret liefern, welches zur Ernährung der Neugeborenen verwandt wird. Es gibt keine Provinz des Integuments, wo ausnahmsweise eine solche Metamorphose nicht vorkäme. So trifft man sie, und zwar bei beiden Geschlechtern, auf dem Rücken, an den Extremitäten, und sieht sie daselbst sogar eine milchige Flüssigkeit ausscheiden. Um so verständlicher erscheint es, dass von Ribbert (1898) und Pfister (1904) unlängst geborenen Meerschweinchen und Kaninchen ans Ohr verpflanzte Milchdrüsen prächtig anwuchsen und daselbst später Milch absonderten.

Man denkt hierbei auch an die bei Nagern vorkommende normale Lid-drüse mit milchiger Sekretion (Wendt). Die normale Lokalisierung der Milchdrüsen erfolgt bei den Säugetieren an der am meisten geschützten und auch den Jungen am besten zugänglichen ventralen Körperfläche. Dasselbst markieren sich beim Embryo ein Paar parallele Oberhautleisten oder Streifen, welche eine grössere oder kleinere Anzahl von Drüsen-gruppen spriessen. Die in beiden Geschlechtern ganz übereinstimmende Anlage der Milchdrüsen lässt selbst die Hypothese nicht allzu abenteuerlich erscheinen, dass sich bei den entfernten Vorfahren der Säugetiere beide Eltern beim Geschäft des Säugens beteiligt haben könnten. Die funktionelle Überlassung des Säugens dem Weibchen beruhte demnach auf einer späteren sexuellen Arbeitsteilung. Wegsam und fakultativ funktions-fähig sind die Milchdrüsen in beiden Geschlechtern auf allen Lebens-stufen vom vorzeitig geborenen Kinde an bis zum späten Alter: indem sich aus den Milchwarzen Spuren des Sekrets pressen lassen. Ausnahmeweise stellt sich eine freiwillige Milchabsonderung auch bei Jungfrauen und jungfräulichen Tieren ein, wobei Kälber vorkommen, welche es sich verlohnt regelmässig zu melken. Noch mehr, auch bei männlichen Tieren und Menschen kommt sogen. Gynaecomastie, bzw. Thelymastie, vor. So bei Rindern, namentlich Schaf- und Ziegenböcken. Liebig veröffentlichte eine chemische Analyse der Milch eines Ziegenbockes. Humboldt beobachtete in einem südamerikanischen Urwalde einen einsamen Indianer, dessen Frau bei der Geburt eines Kindes gestorben war, und welcher selbst die Ernährung des Kindes übernommen hatte. Er wollte das Kind an seine eigenen Milchwarzen gelegt und diese dadurch zur Milchabsonderung angeregt haben. Wir dürften in diesem Falle wohl kaum fehl gehen, wenn wir neben einer psychischen, suggestio-nellen Einwirkung schon an sich über das übliche Mass ausgebildete Mammae voraussetzen. Um noch eines Falles neueren Datums zu erwä-hnen, sei auf einen 25-jährigen Singhalesen hingewiesen, welcher als männliche Amme verwandt wurde (Haeckel, Anthropogenie). Ham-mond (Amer. Journ. Neurol. Psychol. 1882) erwähnt der sogen. Mujaderos, abnormer männlicher Individuen, welche die Pueblo-Indianer, Nachkommen der alten Azteken in Neumexiko, durch paralytische Impo-tenz, nicht etwa Kastration, hervorbringen. Diese verkümmerten Män-ner gesellen sich den Weibern zu und teilen ihre Kleidung, ihr Wesen, ihre Beschäftigungen. Ihre äusseren Genitalien sind verkümmert, dafür die Brüste wie bei einem schwangeren Weibe. „Ein Mujadero ver-sicherte, er habe schon mehrere Kinder, deren Mütter gestorben waren, gesäugt“. (Kammerer, Ursprung, 67). Wenn Merzejewski bei

einigen der von ihm untersuchten zahlreichen Skopzen eine ungewöhnliche, weibartige Entwicklung der Brüste beobachtete, so handelte es sich dabei wohl lediglich um eine grössere Fettablagerung. Doch Gaillet berichtet über einen Fall, in welchem bei einem Manne, nach operativer Entfernung der Hoden, sich die Milchdrüsen zu richtigen Brüsten unter Absonderung von Beestmilch vergrösserten. Auch bei kastrierten Bullen wird bisweilen — wie auch übrigens bei nicht kastrierten — Milchabsonderung beobachtet.

Alle hergezählten Anomalien vertragen sich sehr wohl mit der als Norm bestehenden periodischen Anpassung der weiblichen Milchdrüsen an das Geschäft des Säugens. Zur Erklärung dieser hochteleologischen Erscheinung genügt nicht ein plötzlicher grösserer Zudrang von Blut zu den Milchdrüsen, welcher sich tatsächlich, nach dem Ausstossen der Früchte, mit der Zusammenziehung der Gebärmutter einstellt, da die Hypertrophie und gelegentliche Absonderung von Milch schon während der Schwangerschaft einsetzt. Man hat daher für das Phänomen noch anderweitige Agentien verantwortlich gemacht, so spezifisch irritierende Ausscheidungsprodukte der Eierstöcke, insonderheit ihrer gelben Körper, des Mutterkuchens, der Früchte selber. Eine fernere Hypertrophie und anhaltende Sekretion der Milchdrüsen wird durch den quälenden Reiz des Blutzudranges eingeleitet, welcher durch das Säugen der Jungen, bzw. durch Melken, gemildert wird, was aber bekanntlich seinerseits eine hemmende Rückwirkung auf Ovulation, Menstruation und erneute Trächtigkeit zur Folge haben kann.

Die Summe der soeben zusammengefassten, recht bekannten Tatsachen lässt uns die Milchdrüsen als in geringerem Grade weiblichsexuell differenzierte, und gleichzeitig als männlichsexuell noch unvollständig reduzierte rudimentäre Organe erscheinen. Infolgedessen müssen sie schon an sich zu einer besonders erheblichen Variabilität disponiert sein. Ihre Wandlung unter Beeinflussung einer Ovariumtransplantation entbehrt hiermit eines ausgesprochen femininen Charakters und schliesst sich den übrigen Quantitätsänderungen an. — Letzteres gilt auch für die erborgten Geschlechtswege.

„Die Unabhängigkeit der übrigen Geschlechtscharaktere von der Art der Keimdrüse — schreibt bereits Hegar — ist durch nichts klarer bewiesen, als durch den Hermaphroditismus transversalis. Bei ausgeprägten Exemplaren findet man Hoden, und im Übrigen ist das Individuum ein vollständiges Weib, dem selbst die Scheide nicht fehlt. Umgekehrt zeigt ein Individuum,

bei Gegenwart von Eierstöcken, im Übrigen alle Charaktere des Mannes und besitzt selbst einen 3 Zoll langen Penis, an dessen Spitze sich die Harnröhre öffnet. Gewöhnlich freilich sind Gemische männlicher und weiblicher Eigenschaften in den zahlreichsten Kombinationen vorhanden, so dass sich kaum eine solche denken lässt, welcher nicht eine Beobachtung entspräche“. Bei Gegenwart von Hoden kommt bisweilen ein sehr gut ausgebildeter Uterus masculinus vor: kein Wunder, da dies Gebilde bei Tieren ein normales Attribut darstellen kann (Biber) und auch, als Rudiment, normal dem Manne zukommt.

Im Anschluss hieran sei es gestattet auf die Cerviden zurückzukommen. Ihre Abstammung von geweihlosen, den rezenten Gen. Moschus, Hydropotes etc. nahe stehenden Formen dürfte paläontologisch zur Genüge festgestellt sein, ebenso wie die Tatsache, dass ihr Erwerb von Stirn-
 waffen als Ersatz für die verlustig gehenden Eckzähne zu betrachten ist. Über das Wie dieses Ersatzes verdanken wir Darwin die höchst plausible Hypothese, die ihrer Streitzähne beraubten Männchen wurden darauf angewiesen miteinander, in erster Instanz um den Besitz der Weibchen, Stirn an Stirn zu kämpfen. Die Folge davon waren Schwielen¹⁾, zu denen sich alsdann sekundäre Hautknochen, ähnlich dem sogen. „Marschierknochen“ gesellten — um die Hypothese mit eigenen Worten auszuführen. Als Primum movens hätten wir hier erst recht eine Anpassung, bei welcher die Genitaldrüsen gänzlich aus dem Spiele bleiben. Nichtsdestoweniger bildet das Resultat eines der auffallendsten akzessorischen männlichen Geschlechtsmerkmale. Hierzu gesellt sich eine Tendenz zur Übertragung der Geweihe auch auf das weibliche Geschlecht, und zwar nicht allein als abnorme und pathologische Erscheinung, sondern auch als kausal prädestinierte Eigentümlichkeit, bisher allerdings einzig und allein nur beim Rentier²⁾. Einer gewissen Unabhängigkeit der Geweihe von den Genitaldrüsen ist es auch zuzuschreiben, wenn bei Hirschen eine Verletzung an der Stirn, in der Nähe des Geweihes eine dritte, überzählige Geweihstange hervorzunehmen lässt: sowie nicht minder auch die Tatsache, dass Verletzungen an den verschiedensten Körperstellen, so ein Schuss ins Schulterblatt, abnorme Geweihbildungen nach sich ziehen können.

1) Diese Vorstellung wird von Gadow wegen der ursprünglich weichen Beschaffenheit der Geweihe angezweifelt; doch pflegen alle Beulen und Schwielen anfangs weich zu sein.

2) Näheres in meiner Abhandlung „Über Hörner und Geweihe“. In Festschr. f. R. Leuckart. Leipzig 1892.

Fussend auf einer angeblichen Analogie mit den Milchdrüsen, möchte Tandler auch die Geweihe als ursprünglich beiden Geschlechtern gemeinsamen Speziescharakter betrachten. Er beruft sich dabei auf das Rentier und, irrtümlicherweise, auch auf das Elentier, welche noch in beiden Geschlechtern Geweihe besitzen (sic!), während diese bei den übrigen, phyletisch jüngeren Formen im weiblichen Geschlecht verschwunden seien. Eine solche Deutung lässt sich weder ontogenetisch, noch phylogenetisch bekräftigen. Paläontologisch ist die Tandler'sche Hypothese durchaus unhaltbar und spricht vielmehr alles dafür, das Rentier sei die einzige Hirschform, deren Weibchen gleichfalls Zeit gefunden einen, wenn auch noch schwachen, unvollkommenen Geweihschmuck zu erwerben. Die alleinige Bevorzugung des Rentiers in betreff der Geweihbildung in beiden Geschlechtern dürfte auf einen den übrigen Hirscharten gegenüber früheren Erwerb derselben hindeuten, womit auch die Angabe von v. Dombrowski stimmt, dass gerade beim Rentier bereits bei der Geburt die Rosenstockbildung an den Stirnknochen angedeutet ist. Beim Weibchen vollzieht sich die Entwicklung der Geweihe in einer etwa um drei Monate verlängerten Zeitperiode: eine für uns gleichfalls interessante Beobachtung. So bleibt denn die Deutung des Rentiers als prophetische Cervidenform, wegen des auch dem Weibchen zukommenden Geweihes, zu Kraft bestehen. Hierzu kommt noch, dass die Tendenz zum Aufsetzen von Geweihen als Anomalie auch bei andern Arten durchbricht. So werden nicht besonders selten weibliche Edelhirsche mit 6- und 8-ender-Geweihen beobachtet; besonders zahlreich aber sind die Fälle von „gehörnten“ Ricken. Laut Bericht von Homöyer wurde ein zweijähriges Rehweibchen, bei welchem sich Spiesse gebildet hatten, befruchtet und setzte zwei Kälbchen; darauf wurden die Spiesse abgeworfen, bildeten sich jedoch von neuem. Andererseits sei erwähnt, dass beim Edel- und Rehwilde wiederholentlich männliche Individuen beobachtet wurden, welche, bei rudimentären Rosenstöcken, geweihlos waren, sich aber als zeugungsfähig erwiesen haben. —

Vögel. Diese, insonderheit die Hausvögel, sind ein beliebtes Objekt der Sexualforschung¹⁾, nicht bloss weil leicht zu beschaffen, sondern auch wegen ihrer so prägnanten akzessorischen Geschlechtsunterschiede, wie Schmuckfärbung und Schmuckfedern,

1) Wie Lipschütz hervorhebt (1919, p. 92), kommt Berthold das Verdienst zu, als erster bereits im J. 1849 rationelle, systematische Transplantationsversuche von Hoden an jungen Hähnen ausgeführt zu haben. Seine Ergebnisse nehmen das Wesentlichste späteren Experimentatoren vorweg.

erektilen Hautlappen, Sporen. Dass diese Merkmale nicht voll und ganz in Beziehung zur Sexualität getreten, sondern ihr gegenüber auch eine zweifellose Autonomie auf dem Gebiete der Variabilität bewahrt haben, mögen folgende biologische Tatsachen in Erinnerung bringen.

Jeder Anhänger der Deszendenzlehre — und wer wäre heutzutage kein solcher? — wird ohne weiteres zugeben, dass das Urgefieder der Vögel ein unscheinbares, fahles gewesen sein muss, wie es sich, dem biogenetischen Grundgesetze nach, am Nest- und Jugendkleide, selbst bei den buntesten und schmuckesten Arten, wiederholt. So manche Vögel entfernen sich in ihrer Färbung und selbst Zeichnung nicht weit von dem Jugendgefieder und sind daran geschlechtlich nicht zu unterscheiden. Wo dies aber der Fall ist, pflegt fast ausnahmslos das Männchen sich durch grössere Buntheit oder Schmuckfedern auszuzeichnen. Es geschieht dies durch Verfärbung, bzw. lokales Auswachsen des Gefieders, und zwar zunächst periodisch als sogen. Hochzeitskleid (Pfau, Paradiesvögel, Kampfhahn — Machetes — Enten etc., etc.). Ein beständiges Streben nach Verschönerung zulassend, dürfen wir wohl im Hochzeitskleide eine permanente Zukunftstracht der betreffenden Vögel, zunächst im männlichen Geschlecht, später aber auch im weiblichen, erblicken. Es lassen sich ferner alle Abstufungen nachweisen zwischen Vögeln, welche in beiden Geschlechtern konform, *mutatis mutandis* dem Jugend- oder Nestkleid entsprechend, gefärbt sind, und solchen, welche in beiden Geschlechtern mehr oder weniger gleich bunt erscheinen (Stieglitz, Eisvogel, Mandelkrähe, zahlreiche Papageien). Der weibliche Pirol, Zeisig und Dompfaff z. B. sind gleichfalls bestrebt die Tracht ihrer Gatten zu erringen, brachten es aber bisher nur zur Halbheit, gewissermassen zu einer Parodie des männlichen Gefieders. In einer fernen Zukunft, falls sie unterdessen nicht ausgerottet werden, könnten sie dies Ziel wohl noch erreichen, wobei allerdings das progressivere Männchen unterdessen, dank seiner „Praeponderanz“ (Eimer), noch weitere Differenzierungen eingegangen sein könnte.

Wie locker der Zusammenhang der Hochzeitstracht mit der Fortpflanzung sein kann, beweist die hübsche Beobachtung v. Middendorff's an den Schneehühnern des hohen Nordens von Sibirien. Hier erwirbt der Hahn seine Hochzeitstracht erst nach Ablauf der Balzzeit. Wir hätten es demnach mit einer Verschiebung, Saisonmetamorphose, zu tun, welche mit ungünstigen klimatischen Bedingungen, und nicht mit der Geschlechtstätigkeit als solcher in Zusammenhang zu bringen ist¹⁾. Männ-

1) Es widerspricht diese Beobachtung wohl kaum den neueren Ausführ-

liche Vögel können, so namentlich in der Gefangenschaft, bei einer näheren oder ferneren Mauser ihr Prachtgefieder durch ein unansehnlicheres weibliches, bzw. jugendliches ersetzen, so namentlich der Hänfling, der Dompfaff, der Kreuzschnabel, welch letzterer als Stubenvogel seine Buntheit schon gleich bei der ersten Mauser unwiederbringlich einbüsst. Wir haben es hier mit einer Form von Rückschlagsthelyidie zu tun, deren trophische Veranlassung auf der Hand liegt. Als Gegenstück zu den soeben genannten wurden einzelne Fälle von vorübergehender, zeitweiliger Hahnenfedrigkeit beobachtet (Sundevall, v. Homeyer). Es handelte sich hierbei um eine Wiedererlangung des weiblichen Gefieders bei einer späteren Mauser, um eine gewisse Abschwächung der chemischen Farbmischung bei der Bildung, bzw. Verfärbung, des neuen Gefieders. Nach Henke wäre allerdings anzunehmen, es würde eine zeitweilige Hahnenfedrigkeit durch eine vorübergehende Krankheit der Geschlechtssteile hervorgerufen. Ebenso berechtigt scheint mir aber eine leichte abnorme Modification im Stoffwechsel annehmbar.

Es gibt Vögel, welche ganz besonders zur Arrhenoidie hinneigen, so manche Hühnervögel und das Gartenrotschwänzchen (*Ruticilla phoenicurus*), für welches dieselbe, mehr oder weniger ausgesprochen, von manchen für alte Weibchen selbst als Norm bezeichnet wird; doch ist sie auch bei jungen, vollständig fortpflanzungsfähigen zu beobachten, wie das von mir (1889, p. 123) untersuchte Exemplar lehrt. Wir haben es in solchen Fällen mit einer kausal prädestinierten, prophetischen, Variation zu tun.

Im geraden Gegensatz hierzu gibt es Spezies und Genera, bei denen nicht das Männchen, sondern das Weibchen rascher auf der Differenzierungsbahn fortschreitet, ja sonst weibliche Funktionen dem Männchen überlässt; wodurch der Zusammenhang zwischen dem Charakter der Geschlechtsdrüsen und den akzessorischen Geschlechtsmerkmalen noch mehr geschmälert wird. — So ist das Weibchen im Genus *Rhynchaea* nicht bloss grösser, sondern auch auffallender gefärbt, weshalb es oft als Männchen beschrieben wurde. Auch für *Phalaropus fulicarius* ist eine sexuelle Inversion der Farben bekannt. Desgleichen ist auch bei der Odinshenne (*Ph. hyperboreus*) das merklich grössere Weibchen leb-

runge von Ohler, welchem zufolge die Ausbildung des Hochzeitskleides mit einer sexuellen Ruhepause des Männchens zusammenhängt, während welcher Ersparnisse an Nahrungsmaterial gemacht werden, die dann zur Ausbildung äusserer Merkmale verwandt werden. Im Middendorffschen Falle hätten wir lediglich eine Verlangsamung der trophischen Anreicherung vor uns.

hafter als das Männchen gefärbt¹⁾. Gould hebt für *Phalaropus fulicarius* hervor, dass das Männchen allein auf den Eiern sitzt, und nach Faber wäre *Ph. hyperboreus* der einzige Vogel, dessen Männchen zwei Brutflecke hat, während man letztere beim Weibchen nicht bemerkt. (Über das Verhalten der beiden Geschlechter zum Brutgeschäft stossen wir übrigens auf widersprechende Angaben). — Nach Erfahrungen in zoologischen Gärten ist es das Männchen, welches beim Helmkasuar allein das Brutgeschäft und die Pflege der Brut übernimmt. Ähnliches gilt auch für *Dromaeus N. Hollandiae*, sowie auch für *Rhea americana*. Als Übergangserscheinung hierzu ist die überwiegende Beteiligung des männlichen *Struthio camelus* am Brutgeschäft zu verzeichnen. — Bei einigen Turniciden sind es vorzüglich, bei andern ausschliesslich die Weibchen, welche zur Fortpflanzungszeit miteinander kämpfen. (Von den während des Kampfes erbeuteten Weibchen trugen die meisten ein legereifes Ei bei sich). — Sonst normale Vogelweibchen erlernen hin und wieder das Singen, wenn auch ohne die Virtuosität des Männchens.

Dem Vorgebrachten gemäss lassen sich, wie dies auch von verschiedenen Forschern vorgeschlagen worden, die als sekundäre Geschlechtsmerkmale, insonderheit für die Vögel, geltenden Merkmale unmittelbar als Artcharaktere auffassen. Es ist dieser Gesichtspunkt besonders bei der Beurteilung der Experimentalforschung neueren Datums, welcher wir uns nunmehr zuwenden, zu berücksichtigen.

Wenn wiederholentliche subkutane Injektionen von Hoden- und Eierstocksubstanz bei Hähnen und Hennen modifizierend auf Gefieder, Kamm und Gebahren (Kampflust) einwirken, so lässt sich hier weniger an eine spezifisch-sexuelle als an eine trophische Beeinflussung denken, um so mehr als ähnliche Effekte sich auch durch Schilddrüsenextrakte erzielen liessen.

Zwei fünf Monate alte Hähne, denen Pézard (1912) in der Leibeshöhle ihre eigenen, in Stücke zerlegten Hoden anwachsen liess, zeigten, im Vergleich zum Kontrollhahne, zunächst eine Reduktion des Kammes und Retardierung in der Ausbildung des männlichen Habitus und Gebarens, holten aber darauf den Kontrollhahn ein. Hier spielt wohl in erster Instanz das patho-

1) Mancherseits wird hervorgehoben, der Schmuck der Tiere überhaupt sei nicht nur als sexuelles Reiz- und Lockmittel, sondern zunächst auch als Erkennungsmittel der Artgenossen anzusehen. Von diesem Gesichtspunkte ist es wohl so ziemlich gleichgültig, bei welchem der Geschlechter speziellere auffallende Artmerkmale zum Ausdruck kommen.

logische Moment mit. — Wie ungleich die Kastration auf die einzelnen akzessorischen männlichen Geschlechtsmerkmale einwirkt, zeigten Pézard und Goodale für den Hahn: das schmucke Federkleid kam stets zur Entwicklung¹⁾, desgleichen meist die Sporen, während der Kamm und die Bartlappen gegen die männlichen infantil zurückbleiben. Nach der Mauser tritt beim Kapaun das männliche Federkleid von neuem auf: ein Beweis für den Grad seiner Unabhängigkeit von den Geschlechtsdrüsen. Der Kapaun ist grösser als ein normaler Hahn, was zum Teil unabhängig von dem grösseren Fettansatz ist²⁾. — Das psycho-sexuelle Verhalten der Kapaunen ist im einzelnen ein verschiedenes, wobei sich gelegentlich weibliche Triebe, wie Brüten und Führen der Küchlein, zeigen können; ist es doch bekannt, dass hin und wieder Kapaunen von Geflügelzüchtern absichtlich zum Brüten verwandt wurden.

Wie variabel die Folgen einer Kastration am Hochzeitskleid eines Vogels sein können, beweisen die einander widersprechenden Ergebnisse von Poll und Goodale an Entenmännchen. Poll fand niemals eine Veränderung in Prachtkleid, Stimme u. Benehmen gegen weibliche Enten; die Mauser trat in der Regel etwas verfrüht ein; aber einer der kastrierten Erpel unterzog sich Jahr für Jahr regelrecht derselben, um dann wieder sein altes Prachtkleid anzulegen. Bei den Goodale'schen Erpeln hingegen bewirkte Entfernung der Hoden meist den Verlust des männlichen Charakters; das männliche Prachtkleid blieb nach vorzeitiger Mauser aus. — Nun einiges über Experimente an weiblichen Vögeln. Ihre Kastration wird unter linkseitiger Öffnung der Leibeshöhle ausgeführt. Hierbei genügt es, statt einer Entfernung des Eierstockes, ein kleines Stück des Eileiters herauszuschneiden, um dieselben Maskulierungserscheinungen zu erzeugen, wie sie am häufigsten das Alter mit sich bringt: mehr oder weniger männliches Gefieder, Hautlappen, Krähen, ja den Versuch andere Hühner zu treten. Dass der Zeitpunkt der Kastration eine Rolle beim Grade der Maskulierung spielt, beweisen die Erfahrungen von Goodale. Dieser kastrierte junge Hühnchen im Alter von bereits 4 Wochen bis 4 Monaten. Nach der ersten

1) Ältere Quellen heben übrigens gewisse Abweichungen im Federkleide der Kapaunen hervor, welches sich dem der Hennen nähert (s. meinen Artikel Hahnenfedr. p. 153).

2) Man vergleiche die Fussnote auf p. 124.

Mauser wurden diese Exemplare Hähnen so ähnlich, dass sie sich von diesen nur durch kleinere Kämme und Ohr- und Bartlappen unterscheiden.

Ein bemerkenswerter Gegensatz zwischen den Kastrationsfolgen bei Hennen und Hähnen besteht laut Goodale darin, dass die Hennen ihren normalen akzessorischen Geschlechtsmerkmalen untreu werden, während die Hähne den ihrigen treu bleiben. Die Erfahrungen desselben Experimentators an Enten waren diesem entgegengesetzte, was für eine Variabilität der Erscheinungen spricht. Solch eine Variabilität kann sich äussern bald in einem Vorwärtsdrängen auf der kausal prädestinierten Differenzierungsbahn, bald in einem Rückschlag auf überstandene Zeiten.

Es gibt eine Hühnerrasse (Sebright-Bantam), deren Hähne in ihrem Gefieder vollkommen den Hennen gleichen. Nach Morgan tritt bei solch einem Hahne erst nach Kastration ein für die sonstigen Rassen typisches Hahnengefieder auf. Wir dürften es hier zunächst mit einer Rückschlagsrasse auf geschlechtlich noch uniforme Ahnen zu tun haben. Ferner aber mit einer Bestätigung des Vorhandenseins zweier Entwicklungstendenzen im Tierreich: einer zur individuellen Ausbildung und einer zur Fortpflanzung; durch Kastration kann erstere überhand nehmen. Im wesentlichen dieselbe Erklärung lässt sich auch folgendermassen formulieren. Wie es frühreifere und ausgesprochen frühreife Individuen, Varietäten und Arten gibt, so gibt es auch spät-reife. Eine solche stellt auch die Sebright-Bantamrasse dar. Es gibt zwar zur Familie der Gallinaceen zählende Arten, bei denen beide Geschlechter noch die konforme, unscheinbare Jugendtracht zeigen. Die Repräsentanten des Genus Gallus aber sind phylogenetisch schon über dieses Stadium hinweg gestiegen. Ihre Ahnen erreichten bereits normal im männlichen Geschlecht einen mehr oder weniger ausgesprochenen Federschmuck. Das Fehlen des letzteren bei den Hähnen der Sebright-Rasse erscheint somit als Bildungshemmung, welche vermutlich im späten Alter, wenigstens gelegentlich, wettgemacht werden kann, was durch Kastration rascher zu erreichen ist, und durch Morgan erreicht wurde, wobei das gehemmte männliche Vorwärtstreben durch Stoffersparnis an Geschlechtsprodukten begünstigt wird.

Goodale (1916) sah eine Anzahl kastrierter Hennen ihr hahnenfedriges Kleid gegen ein weibliches zurücktauschen, um darauf abermals ein hahnenfedriges anzulegen. Bei solchen Exemplaren fand sich an Stelle des Ovariums eine Neubildung,

ähnlich derjenigen, welche bisweilen bei Hennen und Enten anstatt des ihnen, wie fast allen Vögeln, normal fehlenden rechten Ovariums beobachtet wird. — Bei der Sektion einer durch Kastrierung unter radikaler Entfernung des Eierstockes hahnenfedrig gewordenen Henne fand auch Zawadowsky (p. 80. Fig. 51) an der Stelle des obsoleten rechten Eierstockes ein Organ, welches er gestaltlich für einen Hoden nebst Samenleiter und für den Erzeuger eines hahnenähnlichen Kammes nebst Bartlappen anspricht¹⁾.

Im Anschluss an Zawadowsky gelang es auch Benoit²⁾, bei zwei frühzeitig, als Küchel durch Ovariectomie kastrierten Hennen, welche arrhenoid geworden, bei einer späteren Kontrolllaparatomie eine hodenartige rechte Genitaldrüse zu sehen. Als nach der dritten Laparatomie die Neubildung ausgeschnitten wurde, erwies sie sich als ein richtiger Hoden, in welchem selbst ausgebildete, bewegliche Spermien gefunden wurden. Hieraus, sowie aus der Tatsache, dass nach Extirpation der anomalen rechten Genitaldrüse die betreffenden Hennen ihren männlichen Schmuck wieder verloren, schliesst Benoit, das Huhn wäre, im Gegensatz zum Hahn, nicht gonochoristisch, sondern hermaphroditisch veranlagt. Diese Schlussfolgerung kann ich nicht teilen, und zwar aus folgenden Erwägungen. Die Geschlechtsdrüsen, und nicht allein die der Vögel, werden notorisch in beiden zukünftigen Geschlechtern im Embryo zunächst indifferent angelegt, was wesentlich mit weiblich zusammenfällt. Beim werdenden Männchen erfolgt darauf eine Umgestaltung der Gonaden, welcher sich postembryonal eine sich überstürzende Vermehrung der Geschlechtszellen unter massenhafter Bildung an sich steriler Spermien anschliesst. So kommt denn dem werdenden Männchen, und nicht etwa dem Weibchen, notgedrungen ein hermaphroditisches Durchgangsstadium zu. Unter den Spezialmerkmalen der Vogelklasse figuriert eine bereits im Embryonalleben früh einsetzende Atrophie des rechten Eierstockes; doch gibt es Aus-

1) Eine ganz ebenso gestaltete rechte Gonade beschrieb ich (Hahnenfeder p. 137, Fig. 27—43) bei einer alten Henne, bei welcher aber auch die linke grössere, der Form nach abweichende Gonade vorhanden war. Beide erwiesen sich als Hoden. (Dieselben dürften aus ursprünglichen Eierstöcken metamorphosiert gewesen sein und erinnerten an die rudimentären Eierstöcke der Kröten, welche neben Eiern auch Spermien produzieren können).

2) Man sehe auch den Auszug seiner Arbeiten in C. R. Soc. de Biol. de Strasbourg. T. 89, p. 1326. 1923.

nahmen, so unter den Tagraubvögeln, bei welchen sich auch der rechte Eierstock mehr oder weniger ausbildet, ohne reife Eier zu zeigen. Als Anomalie müssen bei allen Vögeln Rudimente des rechten Eierstockes verbleiben können. Solche Exemplare müssen Zawadowsky und Benoit vor sich gehabt haben. Bei diesen konnte Exstirpation des linken Eierstockes das Rudiment des rechten zu einer vikariierenden Ausbildung und Sekretion angeregt haben. Wenn hierbei das Rudiment vom indifferent-weiblichen Wege auf den männlichen abirrte, so dürfte dies auf einer Überstürzung der Vermehrung der Urgeschlechtszellen beruhen¹⁾, um so mehr, als wir es mit durch dreimalige Laparatomie geschwächten Versuchstieren zu tun hatten. Diese Schwächung äusserte sich bei den betreffenden Hennen auch im Nichtwiederauftreten des männlichen Schmuckes.

Reptilien und Amphibien. Kammerer (1910) ist es durch Temperaturbeeinflussungen gelungen, zwei Weibchenformen von *Lacerta muralis* zu erzeugen: eine, welche dem Männchen ähnlich ist, eine andere, welche von ihm durch gewisse Merkmale abweicht. — Bresca sah kastrierte Tritonmännchen noch einen niedrigen Brunstkamm entwickeln, ehe er definitiv ausblieb. Er meint, es könne dies eine Folge davon sein, dass im Blute der Tiere noch Hodensubstanzen zurückgeblieben. Als Hypothese lässt sich dies natürlich hören; doch dürfte eine so nachhaltige Wirkung sich wohl noch ungezwungener auf eine allmähliche Entkräftung der Kastraten zurückführen lassen. Welchen Einfluss ein intensiverer Stoffwechsel des Organismus auf die Bildung gerade der Brunstkämme ausübt, zeigen die Versuche von Kammerer (Arch. f. Entwickl. Mech. XXV, 1907). Derselbe konstatierte eine Entwicklung dieses Gebildes bei schwächlichen Tritonmännchen und bei solchen ausserhalb der Fortpflanzungsperiode durch reichlichere Zufuhr von Sauerstoff. Ferner ersetzte Bresca den kammerzeugenden Rückenstreifen der Haut männlicher Tritonen durch weibliche Hautstreifen, welche anheilten und männliche Kämme spriessen liessen. Kammerer (Urspr. p. 167) sagt treffend, es handle sich dabei nicht um eine spezifische Einwirkung der betreffenden Geschlechtsdrüse, sondern

1) Man gedenke abermals des rudimentären Ovariums der Kröten, in welchem neben Eianlagen auch Spermien nachgewiesen wurden.

um Wachstumsintensität, welche bei den männlichen Tritonen an der Rückenlinie eine verstärkte ist.

Ein beliebtes und dankbares Objekt für Versuche stellen die zur Kategorie der Hochzeitstracht gehörenden, periodisch sich ausbildenden Daumenschwielen männlicher Frösche dar. Es erwies sich, dass diese beim kastrierten Männchen entweder gar nicht oder nur schwach zur Entwicklung kommen, dass aber Transplantation von Hoden und selbst Einspritzung von Hodenemulsion diesen negativen Effekt wieder aufheben (M. Nussbaum, Meisenheimer u. a.). Eine direkte Schlussfolgerung zu Gunsten einer ausschliesslichen spezifischen Rolle der Hoden wäre hier aber übereilt, da es sich, dank fortgesetzten Experimenten, herausstellte, dass auch die Einführung von Ovarialsubstanz die Brunstschwielen von Kastraten wiederherstellt (Harms 1910, Meisenheimer 1912).

Evertibraten. Meisenheimer (Ergebn.) entfernte bei Raupen von *Lymantria dispar* die Anlagen der Geschlechtsdrüsen und erzielte im übrigen vollständig normal beschaffene Männchen und Weibchen, welche sich auch untereinander, natürlich resultatlos, begatteten; die begatteten Weibchen streiften sogar ihre Behaarung des Hinterleibes wie zum Schutze eines Eierklumpens ab. Es lässt sich somit annehmen, dass bei diesem Schmetterlinge die Ausbildung der Geschlechtsunterschiede zweiter und dritter Ordnung von den Genitaldrüsen im Wesentlichen unabhängig ist. Eine Bestätigung dieses Satzes brachten die fortgesetzten Experimente desselben Verfassers (Zusammenhang, Experiment. Studien), als er die männlichen und weiblichen Geschlechtsanlagen der Raupen vertauschte. Die so transplantierten Geschlechtsanlagen wuchsen bis zu einem wohlgebildeten, typischen Eierstock, bzw. Hoden, letzterem mit Spermien angefüllt, heran. „Eine Wechselwirkung zwischen primärem Geschlechtsapparat und Geschlechtsinstinkten besteht in keiner Form und in keinem Grade“.

Inbezug auf blosse Kastrationsversuche (ohne Transplantation) hat Meisenheimer, wie Kammerer bemerkt, zwei Vorläufer, die zu denselben Resultaten gelangten, gehabt: Oudemans und Kellogg. Die Hauptergebnisse der genannten drei Experimentatoren wurden von Kopeć voll bestätigt. Ferner bestätigte Kopeć auch die Meisenheimer'sche Beobachtung, dass sich durch Hinzufügung von Eierstöcken zum nichtkastrierten Männchen Zwitter, sogar mit verwachse-

nen Gängen, erzielen lassen. Bei diesen wird jedoch die Ausbildung nicht nur des Hodens, sondern auch die der Eierstöcke beeinträchtigt. Die essentiellen Geschlechtsorgane beeinflussten also einander, aber nicht die sekundären.

Ein klassisches Beispiel unter den Wirbellosen bietet die bei einer Reihe von zehnfüssigen Krebstieren beobachtete parasitäre Kastration durch Rhizocephalen, deren Wurzeläusläufer die Eingeweide des Wirtstieres umstricken und durchsetzen. Als erster fand A. Giard, dass den Männchen und Weibchen von *Stenorhynchus phalangium* die äusseren sexuellen Charaktere abgehen, sobald ihre Geschlechtsdrüsen durch die parasitäre *Sacculina Fraissei* zerstört sind. Ferner beobachtete derselbe thelyid gewordene Krabbenmännchen, welche selbst weibliche Instinkte zeigten, indem sie durch drohende Stellung der Scheren statt eines Eierklumpens, den unter dem umgeklappten, weiblich verbreiterten Postabdomen sitzenden Parasiten schützten. Von weiteren Beobachtern, welche sich des dankbaren Themas bemächtigten, seien G. Smith und Potts angeführt. Ersterer hat gezeigt, dass bei einem durch *Sacculina* kastrierten *Inachus*-Männchen — unter Neubildung einer nunmehr Eier führenden Genitaldrüse — nicht bloss die männlichen äusseren Geschlechtscharaktere schwinden, sondern sogar weibliche eiertragende Abdominalextrimitäten auftreten. Beim kastrierten Weibchen dagegen schwinden nur die weiblichen Charaktere. Potts fand bei der männlichen gemeinen Strandkrabbe, selbst bei unvollständiger Kastration durch *Sacculina*, ein Auftreten weiblicher Geschlechtsmerkmale, allerdings in einem weniger ausgeprägten Grade, als ihn Smith bei *Inachus* nachgewiesen. Hierzu kommt als besonders wichtig und uns an der sexuellspezifischen Wirkung der Kastration irremachend, die Erfahrung von Smith, dass bei parasitär kastrierten Krabbenmännchen nicht etwa zunächst die Neubildung der Gonaden, und zwar die von Eierstöcken erfolgt, worauf erst die Umgestaltung der äusseren Merkmale im weiblichen Sinne auftritt, sondern umgekehrt. Es verleitet mich dies zur Auffassung, die Verbreiterung des Postabdomens im weiblichen Sinne sei einem mechanischen lokalen Reiz durch den Parasiten zuzuschreiben. Dieser schafft sich ontogenetisch einen Schutz, wie ihn sich phylogenetisch der Eierklumpen beim Weibchen geschaffen haben mag.

Um nicht gar zu sehr einer unzeitgemässen Unterlassung geziehen zu werden, erlaube ich mir hier nachträglich folgende Notiz über die moderne **Hormonenlehre**¹⁾ in ihrer Anwendung auf die Sexualbiologie einzuschalten. Als besonders eifriger Anhänger der Hormonenlehre tritt uns **Zawadowsky** entgegen. Fussend auf der Vorstellung eines Gegensatzes zwischen Männlich und Weiblich, gelangt er zur Vorstellung von zweierlei besonderen Hormonen im Organismus, welche meist antagonistisch, bisweilen aber auch synergetisch wirken und von ihm als **Maskulinisin** und **Feminisin** bezeichnet werden. Übrigens äussert er (p. 226), der Morphogenetiker könne im organischen Entwicklungsgang einen Fingerzeig erblicken auf die Anwesenheit eines „Morphohormons“. Andererseits bringt er auch Beobachtungen und Betrachtungen, welche die Spezifität, ja die reale Existenz der Hormone erschüttern. Hierher gehört die Erwägung (p. 239), ein spezifisch ausgedrücktes Hormon müsste einen völlig kastrierten Hahn zu einem Fasanen, Pfauen etc. durch Transplantation betreffender Hoden machen. Dies ist aber nicht der Fall, indem sich hierbei lediglich die männlichen Instinkte wiederherstellen liessen. Ferner nötigt die Hormonenhypothese, die zur männlichen Tracht eines Vogels gehörigen Ausstattungen in zwei Kategorien: von Hormonen abhängige und unabhängige, zu teilen. (Ein weiterer Dualismus dürfte in **Zawadowsky's** Annahme embryonaler und postembryonaler Hormone zu erblicken sein (p. 111)). Hierher gehört ferner auch die gleichfalls dualistische Annahme (p. 136 u. 149), der Eierstock der Vögel enthalte nicht bloss Feminisin, sondern auch Maskulinisin, da Transplantation desselben sowohl bei weiblichen, als auch bei männlichen Kastraten männliche Instinkte hervorrufen kann. Wäre es nicht einfacher, hier an eine trophische Beeinflussung des Organismus zu denken, als an ein Erlöschen des Feminisins im Eierstock zu Gunsten des Maskulinisins? Die von unserem Autor, trotz der angeblich qualitativen Ungleichheit der beiden Geschlechtshormone, angenommene potentielle Gleichheit der Körpergewebe will dazu nicht recht stimmen. Am wenigsten passt es für Organismen mit normal während des Lebens wechselndem Geschlecht und für normal hermaphroditische tierische und pflanzliche

1) Abgeleitet von Hormos — die Halsschnur: diese aus aneinander gereihten Perlen gedacht. Die letzteren, die Hormone, hätten, ähnlich den elastischen Kugeln am Gravesand'schen Apparat, Impulse in die Ferne zu übertragen. Im Organismus hätten wir es, selbstredend, mit einer Übertragung molekularer und chemischer Substanzen oder Vorgänge zu tun, und zwar in allen Richtungen des Raumes, in alle möglichen Entfernungen, da der Organismus als einheitliches Ganzes mit Wechselwirkung aller seiner Teile zu denken ist.

Wesen (s. o.). Zum Schlusse gelangt übrigens selbst Zawadowsky (p. 220) zum Geständnis, es gebe keine allgemeine Lösung des Problems. Meinerseits bin ich weit davon entfernt, die Hormonenlehre in Bausch und Bogen zu verwerfen, halte sie vielmehr für eine äusserst produktive Arbeitshypothese. Als solche kollidiert sie nicht mit der biologischen Grundauffassung des Organismus als einheitliches Ganzes, als Mikrokosmos mit seinem in stetem Fluss gehaltenen, in Synergie und Antagonismus verbundenen Kampf aller seiner Teile und Bestandteile. In diesem Sinne dürfte sich schliesslich auch der Wirrwarr scheinbar widersprechender Erscheinungen der Sexualität auflösen lassen, ohne ihn als gordischen Knoten mit dem Schwert der Hypothese zu zerhauen.

Die Pubertätsdrüse. Die vor langen Jahren von Leydig entdeckten Zwischenzellen, welche die Lücken zwischen den Follikeln, bzw. Strängen, der Gonaden ausfüllen, kamen in neuerer Zeit recht unerwartet zu einer besonderen Anerkennung. Den Reigen eröffneten Bouin und Ancel 1904, welche, auf diese Zellen die Hoden kryptorchischer Hengste untersuchten und sie als „interstitielle Drüse“ deuteten. Darauf (1907) sahen sich Tandler und Grosz, welche Versuche mit Röntgenbestrahlung anstellten, veranlasst, die Zwischenzellen gleichfalls als innersekretorischen Anteil der Geschlechtsdrüsen anzusprechen. Doch war es Steinach vorbehalten, die allgemeine Aufmerksamkeit auf diese Zellen zu richten. Derselbe ist der Ansicht, dass gerade diese Zellen es sind, welche dem Individuum ein männliches oder weibliches Gepräge geben, und bezeichnet sie daher geradezu als „Pubertätsdrüse“. Zur Beweisführung unternahmen und unternahmen Steinach und seine zahlreichen Schüler und Anhänger bis auf den heutigen Tag alle nur erdenklichen Experimente, und zwar besonders an Kaninchen, Meerschweinchen, Ratten und Hausgeflügel. Dieselben bestehen hauptsächlich in Transplantationen der Gonaden zum Zweck der Ausschaltung des essentiellen sekretorischen Anteils der Gonaden und Hochbringung der Zwischenzellen. Zur Deutung der Ergebnisse sah man sich aber veranlasst, zu hypothetischen Konstruktionen zu greifen, wie eine sexuelle Duplizität der Pubertätsdrüsen, in welchen Maskulin und Feminin an besondere Zellen hermaphroditisch gebunden wären.

Ein histologischer, farbentechnischer Nachweis einer solchen Duplizität steht aber aus. Besonders beklagenswert ist jedoch, dass man noch immer keine Methode gefunden hat, die Zwischenzellen auszuschalten, abzutöten, zur Probe aufs Exempel, dass gerade ihnen die führende Rolle bei der Geschlechtsbestimmung zukommt. Zudem fällt es schwer, die moderne Lehre mit den seit altersher festgewurzelten allgemein biologischen Erfahrungen zu veramalgamieren. So bleibt denn bis auf weiteres die neue Lehre eine glänzende Arbeitshypothese, welcher viel Anregung und wertvolles faktisches Material zu danken ist.

Auf genauere Einzelheiten der Lehre von der Pubertätsdrüse verbietet mir der Rahmen meines Buches näher einzugehen. Immerhin liegt es mir ob, einige Worte über den Ursprung, bzw. die morphologische Deutung der Zwischenzellen zu sagen. Es stehen hier nämlich zwei Ansichten einander gegenüber. Nach der einen wären diese Zellen bindegewebiger, mesenchymatischer, Natur und wüchsen erst später ins epitheliale Lager der Keimzellen hinein. Nach der anderen Ansicht stammen sie aus ein und derselben Quelle mit den Geschlechtszellen, also aus dem Keimepithel. Zu dieser letzteren Auffassung gelangt auch der neueste Autor Benoit (C. R. d. Par. Akad., T. 177. 1923, p. 412). Mich seinen Ergebnissen anschliessend, möchte ich die Zwischenzellen schlechtweg als Restzellen oder Restgewebe bezeichnen. Bei dieser Eigenschaft ist es durchaus verständlich, dass sie physiologische Beziehungen zu den genuinen Sexualzellen aufweisen, und zwar sowohl im Sinne einer hormonalen Fernwirkung, als besonders einer stofflichen Anreicherung der benachbarten Geschlechtszellen. Hier gedenke ich der Nährzellen (s. o.), desgleichen der Tatsache, dass auch im späteren Leben ein grosser Anteil von mehr oder weniger differenzierten Geschlechtszellen innerhalb der Gonaden zu Grunde geht. (Zu erwähnen wären wohl auch die Sertoli'schen Hodenzellen).

Quantitativ variieren die Zwischenzellen sehr beträchtlich, zunächst nach dem Alter. So fehlen sie, gemäss den Befunden von Pearl und Boring (zitiert nach Goldschmidt 1920), im Hoden junger Hähnchen nach dem 6. Monat völlig, was eine spätere Um- und Ausbildung akzessorischer Geschlechtsmerkmale nicht ausschliesst. Quantitativ variieren die Zwischenzellen auch je nach dem Befinden des Individuums. Laut Lipschütz variiert ihre Quantität anscheinend auch nach dem Grad der

Fertilität der Tiere¹⁾. Zu besonderen Skrupeln aber berechtigt das Fehlen von Zwischenzellen bei niederen Tieren²⁾.

Noch mehr: zahlreiche Experimentatoren, selbst Steinach und den Monographen der Pubertätsdrüse Lipschütz nicht ausgenommen, hegen gewisse Bedenken gegen eine ausschliesslich den Pubertätsdrüsen zukommende geschlechtsbedingende spezifische Rolle.

Zahlreichen Versuchen an verschiedenen Tieren und selbst dem menschlichen Weibe gemäss, scheinen die Corpora lutea funktionell die Pubertätsdrüsen vertreten zu können. Hierbei ist allerdings zu bedenken, dass gemäss demselben Bildungsmaterial, die gelben Körper genetisch zur Pubertätsdrüse gerechnet werden können, wobei ihre periodische Ausbildung der Ausdruck eines gewissen Rhythmus im weiblichen Organismus ist. (Näheres bei Lipschütz³⁾.)

1) Nagetiere, Insektenfresser, Raubtiere, welche zahlreiche Junge werfen, sollen ein gut ausgebildetes Zwischengewebe haben, während die nur zu einem oder zwei werfenden Huftiere, Affen und der Mensch gleichsam nur ein Rudiment desselben besitzen. Es wird diese Regel durch die Ausnahme bestätigt, dass das zwar zu den Huftieren zählende, aber zahlreiche Junge werfende Schwein ein gut entwickeltes Zwischengewebe aufweist: hingegen wird die Regel ins Schwanken gebracht durch die Fledermaus mit ihren nur einem bis zwei Jungen, aber reichlich entwickeltem Zwischengewebe im Eierstocke.

2) So gelten noch immer folgende von Kammerer (1912, p. 115 u. 1915, p. 209) vorgebrachte kritische Bemerkungen: in bezug auf die bestimmende Bedeutung der Geschlechtsdrüse selbst und ihrer Zwischenzellen herrschen grosse Unstimmigkeiten sowohl bei Ärzten als Experimentatoren. Ein von Kölliker beschriebener junger Schweinezwitter besass Hoden von typischem Bau mit vielen interstitiellen Zellen, trotzdem waren seine sämtlichen männlichen Genitalien verkümmert; es ist ferner noch nicht ausgemacht, ob die interstitielle Drüse einzig und allein die Kastrationsfolgen bedingt. In gewissen Fällen liessen sich Nebenhoden und Nebeneierstock verantwortlich machen. Als Gegenprobe zu den Versuchen mit Röntgenstrahlen wäre es wünschenswert, eine Methode zur Ausschaltung des Zwischengewebes zu finden unter Erhaltung und Hypertrophie des spermatogenen, bzw. oogenen Gewebes. Wie wäre es, wenn sich hierbei die günstigen Folgen gleichfalls, und sogar in noch erhöhtem Masse, einstellen würden? — Es würde dies ganz vorzüglich mit der Deutung der Zwischenzellen als sexuelle Restzellen stimmen.

3) Während der Schwangerschaft hypertrophieren die Eierstöcke des Weibes (selbst bis Kindskopfgrösse und mehr!). Es hypertrophieren dabei die Corpora lutea und die Zwischendrüse. Transplantation solcher aktivierter Eierstöcke macht bei nichtschwangeren Frauen deren Eierstöcken schwere Konkurrenz, kann das Individuum mehr oder weniger steril machen (Haberland), gleich der Kastration, Injektionen von Cholinbasen, Spermin, Adrenalin, sowie Röntgenstrahlen. Es liegt die soziale Gefahr vor, dass schwangere Frauen ihre Eierstöcke an nicht schwangere, behufs deren Sterilisierung, abtreten

Ausser den Corpora lutea werden im betreffenden Sinne auch die Schleimhaut der Scheide und der Gebärmutter, ja der Embryo selbst — dieser trophisch als Teil des mütterlichen Organismus betrachtet — herangezogen. Desgleichen besonders die Gl. thyreoidea und die Gl. thymus, die Hypophysis cerebri (ex parte)¹⁾, die Gl. suprarenales²⁾, die Langerhans'schen Inseln in der Pancreas, welche an der Ausbildung des Körpers, und mithin auch seiner als sexuelle angesprochenen Merkmale mehr oder weniger Anteil nehmen. Eine strenge funktionelle Grenze zwischen den Organen des Körpermikrokosmos lässt sich nun einmal nicht aufstellen. So dient die Leber nicht bloss der Ausscheidung von Galle, sondern steht auch im Austausch mit dem Blute und spielt eine Rolle in der Zuckerökonomie des Körpers. Daher meint auch Lipschütz (p. 393), das Sekret der Pubertätsdrüse enthalte höchstwahrscheinlich auch Stoffe, welche nicht geschlechtlichspezifisch, sondern allgemeinspezifisch wirken (Injektionsversuche an Fröschen von Steinach und Meisenheimer). Von eminenter, auch rassenhygienischer, Bedeutung erwies sich der durch Steinach gebrachte, so vielfach bestätigte Nachweis, dass durch eine einseitige Kontinuitätsstörung des Samenleiters der zugehörige propagatorische Anteil des Hodens eine Atrophie³⁾, der individuell-trophische eine Hypertrophie erfährt. Letztere äussert sich in einer

können. Es ist auch von einer Schädigung der Eizellen im Ovarium und von einem Sichtung der aus denselben sich gelegentlich entwickelnden Kinder die Rede. (Aus einem Artikel von A. Geil in: Die Umschau. 1922. Nr. 44.)

1) Als Ausstülpungen des primitiven Vorderdarms angelegt und als solche phylogenetisch sekretorisch funktionierend, dürften sie in der Folge als innersekretorische Drüsen sich den Leydig'schen Zwischenzellen anschliessen, ihnen Konkurrenz machen. Durch Kastrationsversuche und klinische Beobachtungen werden nämlich Beziehungen dieser Drüsen zur Körperbeschaffenheit und insonderheit zu den Geschlechtsdrüsen mehr als wahrscheinlich gemacht. Es sei hier auf die Arbeiten von Tandler und Grosz, sowie auf die zusammenfassende Besprechung von Wiedersheim (Der Bau des Menschen. Tübingen 1908) verwiesen.

2) Die kleinen Verschiedenheiten in der Ausgestaltung der beiden Geschlechter werden — äussert Koppányi (Nat. Wiss. W. Schr. 1922, p. 573) — auch dadurch verständlich, dass die Nebennieren, nach Kolmer, echte sekundäre Geschlechtsmerkmale darstellen und dass die wichtigste Blutdrüse, die Schilddrüse, bei beiden Geschlechtern von verschiedener Grösse ist.

3) Ärztlichen Erfahrungen gemäss kann in Einzelfällen eine solche Atrophie beim Manne bald früher, bald später eintreten. So hatte Bogart Gelegenheit einen Mann zu sezieren, welchem vor 10 Jahren zwecks „Sterilisierung“ aus beiden Samenleitern ein Stück ausgeschnitten war, und bei welchem die Testikel in vollem Masse ihre sekretorische Tätigkeit bewahrt hatten. (Zitiert nach Wolowskoi.)

allseitigen Hebung des Wohlbefindens des Individuums, in einer Belebung seiner Geschlechtstätigkeit, ja gelegentlich in andern Kennzeichen der Verjüngung, so dem Dunkelwerden ergrauter Haare. Beiderseitige Unterbrechung der Kontinuität der Samenleiter unter Schonung der die Hoden ernährenden Arteria spermatica ergibt selbstredend eine beiderseitige Hypertrophie der Pubertätsdrüsen auf Kosten der spermatogenen Drüsen und volle Sterilität unter Erhaltung des Geschlechts-genusses und Hebung des körperlichen und psychischen Wohlbefindens. An Tieren begonnen, wurden diese Versuche auch auf den Menschen übertragen und von der ärztlichen Praxis angewandt. Sie gewannen auch besonders eine rassenhygienische Bedeutung und verschafften sich Eingang in Gefängnisse und Siechenhäuser als wichtige Modifikation der zu eugenischen Zwecken, als Ersatz einer radikalen Kastration, angewandten Beseitigung oder völligen Ausserfunktionsetzung der Hoden. Auch beim weiblichen Geschlecht lässt sich ein entsprechendes Resultat durch Kontinuitätsstörung der Eileiter erreichen; bei beiden Geschlechtern aber auch durch Radiumbestrahlung, welche nur den propagatorischen Anteil der Geschlechtsdrüsen abtötet, dem innersekretorischen hingegen um so mehr Platz macht.

Geschlechtswandlungen und Hermaphroditismus. Wir haben es hier mit einem zu wichtigen Thema zu tun, als dass wir uns mit dem bisher beiläufig darüber Vorgebrachten begnügen könnten.

Da wäre zunächst der *Hermaphroditismus lateralis*, bei welchem eine Körperhälfte männlich, die andere weiblich ist, und zwar in betreff nicht bloss der Gonaden, sondern auch der untergeordneten Geschlechtscharaktere. So verhält es sich besonders auffallend bei geschlechtlich dimorphen bunten Schmetterlingen in Zeichnung¹⁾ und Fühlerbildung. „Vielleicht — meint H a e c k e l (1913) — erklärt sich der Hermaphroditismus lateralis am einfachsten durch die Annahme, dass bei der Befruchtung zufällig gleiche Quantitäten von Androplasma und Gynoplasma in den beiden kopulierenden Sexualzellen zusammengetroffen sind, während diese sonst normaler Weise mehr oder weniger ungleich sind.“

1) Ähnliches auch gelegentlich bei Vögeln (Finken). — Auch bei Ameisen kommen Individuen vor, deren eines Antimer in bezug auf die Ausbildung der Augen, Fühler u. s. w. männlich, das andere weiblich ist. In psychischer Beziehung neigen solche Zwitter bald auf die weibliche, bald auf die männliche Seite. Es kommen aber auch Ameisenzwitter zur Beobachtung mit männlichem hinterem Körperteil und mit weiblichem Kopfe, und diese zeigen weibliche psychische Eigenschaften.

Für meinen Teil halte ich es für ratsamer, einer anderen H a e c k e l'schen Fährte zu folgen, nämlich der Lehre von der Individualität der Antimeren, welche in neuerer Zeit ihre schönste Bestätigung in einem erstaunlichen Experimente von Roux gefunden. Diesem gelang es (1888)¹⁾, an Froscheiern durch Zerstören einer der beiden ersten Furchungskugeln aus der intakt gebliebenen, statt eines ganzen kleinen Embryo, einen Halbembryo zu erziehen, welcher darauf durch Regeneration das ihm fehlende Antimer regenerierte. Diese von ihm als Postgeneration bezeichnete Erscheinung wurde darauf an sehr verschiedenen Repräsentanten aus anderen Klassen bestätigt (so zunächst von Chun, Fiedler, Driesch), wobei der Grad der Ausbildung des Regenerats ein sehr verschiedener war. Die Bedingungen eines Entstehens von Halbembryonen erwiesen sich als recht schwankend, wobei es offenbar auch auf die Methode der Abtötung einer der Furchungskugeln ankam. (Ich möchte hier auch vorkommenden Falls an die Syndesmoplasten, diese Protoplasmabrücken erinnern, welche intakt bleibend, die zugehörige Furchungskugel ihrer Selbständigkeit berauben dürften). Die aus dem Roux'schen Experiment folgende Autonomie der Antimeren könnte dieselben zu einer verschiedenen sexuellen Entwicklungsrichtung befähigen.

In den sechziger Jahren machten gerechtes Aufsehen die von v. Siebold beschriebenen Zwitter eines Bienenstockes gekreuzter Rasse. Dieser Stock lieferte regelmässig unter normalen eine grosse Anzahl gynandromorpher Individuen, wobei nicht bloss die beiden Antimeren verschiedengeschlechtlich gestaltet und gefärbt waren, sondern auch die sexuell verschiedenartigen Teile mosaikartig durcheinandergeworfen erschienen. Dergleichen wurde auch bei andern Insekten beobachtet. So von Forel bei Ameisen. Für die Fälle gekreuzter oder durcheinandergeworfener männlicher und weiblicher Eigenschaften gibt die bedingungsweise Autonomie der Antimeren natürlich keine Erklärung. Eine solche kann nur in einer zum Teil selbstständigen, also auch von den Gonaden unabhängigen, Variabilität der Einzelteile eines Organismus gesucht werden²⁾. (Hier sei auch der sogen. Akromegalie gedacht, einer pathologischen Erscheinung, welche in einer Hypertrophie eines oder mehrerer Körperabschnitte, Regionen oder Teile besteht).

1) Man vergleiche auch die weiteren Mitteilungen desselben in seinem Archiv f. Entwicklungsmechanik bis zum J. 1895.

2) Der Wirrwarr in den Erscheinungen verliert von seinem Befremdenden übrigens schon in Anbetracht der Tatsache, dass männliche und weibliche Sexualität keineswegs unvermittelte Extreme darstellen.

Garré beschrieb ein lehrreiches Subjekt, dessen glandulärer Hermaphroditismus von Simon mikroskopisch nachgewiesen wurde. (Ich berufe mich auf Godlewski). Das betreffende Individuum hatte einen männlich gestalteten Penis, der Erektionen und Abgänge einer weisslich-schleimigen Flüssigkeit zeigte, hatte einen typisch gebauten Samenleiter, wies psychische Erregungen auf, deren Mittelpunkt stets ein weibliches Wesen bildete. Andererseits besass das Subjekt stark angeschwollene Brüste, typische Eileiter mit Fimbrien. Mit dem 17. Lebensjahre traten bei ihm ganz regelmässige Blutungen aus den Geschlechtswegen auf. Unter Berücksichtigung der leitenden Gedanken dieser Schrift lässt sich das Zustandekommen des fraglichen Individuums durch einen embryonalen Differenzierungsmangel erklären, bei welchem die erborgten akzesorischen weiblichen und männlichen Geschlechtsmerkmale sich ziemlich gleichmässig entwickelten, die Umwandlung der embryonalen indifferent-weiblichen Keimdrüsen im männlichen Sinne auf halbem Wege stecken geblieben war. Dies zur Abwehr der Ansicht von einer hermaphroditischen Anlage jeglichen Individuums.

Zur Kritik der Lehre von einer unbedingten Abhängigkeit hermaphroditischer Geschlechtswandlungen von den Gonaden seien hier folgende, einander widersprechende Erfahrungen eingeschaltet. Da wäre zunächst des Versuches von Morpurgo zu gedenken, welcher zwei junge Ratten, eine männliche und eine weibliche, so aneinander nähte und zusammenwachsen liess, dass sie eine gemeinsame Bauchhöhle erhielten. Darauf wurde die weibliche von einem fremden Männchen geschwängert und konnte man darauf die Embryonen auch in der männlichen Hälfte der gemeinsamen Bauchhöhle durchfühlen. Ein so intimer Zusammenhang zweier Individuen durch Gefässanastomosen und Übertritt von Hormonen hätte doch, so sollte man erwarten, auch die rudimentären Milchdrüsen des männlichen Kontrahenten zu Hypertrophie anregen müssen; doch war dies nicht der Fall. Diesem rein negativen Fall sei die von Lipschütz vorgenommene parabiotische Verwachsung zweier Säugetierweibchen an die Seite gestellt: die eines normalen und eines kastrierten. Als einziger Erfolg wurde Atrophie der Gebärmutter nachgewiesen. Von den in der Sacralgegend zusammenhängenden, im J. 1922 verstorbenen Zwillingsschwestern Josepha und Rosa Blazek zeugte die verheiratete Rosa einen Knaben, welchen nicht bloss die Mutter, sondern gleichzeitig mit ihr auch deren Zwillingsschwester säugte. Wohl aus ein und demselben Ovulum entstanden, gewährten die Schwestern ab origine den freiesten Spielraum für gegenseitige Hormonenwirkung, wobei allerdings auch eine suggestive und irritative Einwirkung zur Milchabsonderung bei

Josepha mitspielen konnte, wie es bei dem sein Kind säugenden Indianer Humboldts der Fall gewesen sein soll (s. o.).

Bei Zwillingsgeburten des Rindes pflegen beide Jungen, wenn sie ein und desselben Geschlechtes sind, selbstredend normal zu sein. Sind dieselben aber verschiedenen Geschlechts, so pflegt nur der männliche Zwilling normal, der weibliche hingegen fast in allen Fällen hermaphroditisch zu sein. Wie auch sonst bekanntlich im Tierreich, entstehen verschiedengeschlechtliche Zwillinge aus zwei besonderen Eiern. Letzteres ist durch die Zweizahl der Corpora lutea in den Eierstöcken am sichersten zu erkennen, weniger sicher durch zwei separate Chorionen, da die beiden miteinander zu einem gemeinsamen verschmelzen können. Beim Rinde nun kommt eine solche Verschmelzung als Regel vor, und mit ihr eine entsprechend ausgiebige Gefässanastomose. Dank der hieraus sich ergebenden Blutvermischung soll nun, nach der von Keller, Tandler und Lillie motivierten Hypothese, eine maskulierende Beeinflussung des weiblichen Zwillingsembryos durch den männlichen vor sich gehen. Diese Beeinflussung könne sich auf die Geschlechtsmerkmale aller drei Grade erstrecken, wobei, als post-embryonale Nachwirkung, die verkümmerten Ovarien einen kastratenartigen Habitus der Tiere bedingen sollen. Die Deutung der betreffenden tatsächlichen Ergebnisse lässt noch so manches zu wünschen übrig.

Bereits in den vorhergehenden Kapiteln traten wir nach Möglichkeit der zum Teil noch immer Anhänger findenden Lehre von einem sexuellen Dualismus entgegen, einer Lehre, laut welcher der Organismus von einem frühen Embryonalstadium an, selbst ab ovo, stets¹⁾ zwei einander bekämpfende spezifische Sexualtendenzen enthält. Sind diese von gleicher Intensität, so resultiere ein Hermaphrodit (warum nicht auch gelegentlich ein Neutrum, ein asexuelles Wesen?); ungleiche Intensität führe zum Siege entweder der weiblichen oder der männlichen Tendenz. Unter entsprechenden Bedingungen könne die besiegte Tendenz, welche gleichsam auf der Lauer bleibt, von einem Schwächemoment des Antagonisten profitierend, ihrerseits zur Herrschaft gelangen. Von ähnlichen Vorstellungen geleitet brachten bereits verschiedene ältere Autoren die Arrhenoidie und Thelyidie geradezu mit dem Hermaphroditismus in Zusammenhang (Everard Home, Tichomirow, Henke).

Setzen wir, unserem vergleichend biologischen Standpunkte gemäss, weiblich gleich indifferent, so dürfte es genügen, statt zweier sich bekämpfender Geschlechtsimpulse einen einzigen, in

1) Vgl. übrigens den von Newman erhobenen Einspruch (s. oben p. 83).

männlicher Richtung modifizierenden und differenzierenden anzunehmen. Dieser macht sich entweder gar nicht geltend (reines Weibchen), oder in schwachem Masse (arrhenoides Weibchen, thelyides Männchen, Hermaphrodit), oder aber er tritt endlich voll und ganz in Szene (reines Männchen). Der progressive, „männliche“ Impuls mag sich nun allerdings besonders in der Keimdrüse konzentrieren, dürfte jedoch auch den Gesamtorganismus durchdringen. Er fällt hier mit einem fakultativen Bestreben sämtlicher — auch weiblicher — Individuen nach Differenzierung und Potenzierung artlicher Merkmale zusammen. Am stärksten aber bricht dies Bestreben bei den Männchen durch im Zusammenhang mit sonstiger Stoffersparnis als Folge einer Verkümmerng der Fortpflanzungsfähigkeit, welche es nur bis zur Erzeugung kleiner, in ihrer Gesamtmasse geringer, an sich steriler protozoenartiger Keimzellen bringt. Hierzu kommt noch, dass das Männchen meist nichts oder nur wenig zur Pflege und Ernährung der Embryonen und Jungen beiträgt.

Kapitel 9. Weibchen und Männchen als Ganzes.

Die Annahme einer unbedingten Prävalenz des Maskulinums über das Femininum beherrscht nicht nur die Laienwelt, sondern findet hier und da Anhänger auch unter Männern der Wissenschaft. An Veranlassungen hierzu fehlt es übrigens nicht, wenn man als Masstab den Menschen und die mit ihm meist in Berührung kommenden hoch organisierten Repräsentanten des Tierreichs berücksichtigt. Hier stossen wir zunächst auf eine erheblichere Grösse und Stärke, welche dem Maskulinum einen volleren Freigenuss des individuellen Lebens sichern, ihm auch das Femininum willig und botmässig machen; ferner auf eine vollkommenerere Ausgestaltung, in welcher erst die Summe der Artmerkmale zu ihrem Gesamtausdruck kommt. Demgemäss schreitet auch das Maskulinum sowohl onto-, als auch phylogenetisch dem Fermininum voran, welches selbst zeitlebens einen mehr infantilen Bau und Habitus bewahrt.

Bei näherem Zusehen erweist es sich nun aber, dass die landläufige Annahme einer allseitigen männlichen Präponderanz mit gewissen ernstlichen Bedenken verknüpft ist und einer Kritik bedarf. Zunächst gibt zu bedenken, dass diese Annahme sich

bei weitem nicht für das gesamte Tierreich bewahrheitet, sondern sich vielmehr hauptsächlich auf allerdings zahlreiche Beispiele unter den Warmblütern, den Menschen an der Spitze, und gewisse Gruppen und Einzelrepräsentanten niederer Tiere stützt.

Von ganz besonderem Belang für unsere Betrachtungen scheint mir das sexuelle Grössenverhältnis. Mag der betreffende Vorrang des Mannes wohl auch in bedeutendem Masse für Schicksal und sozialen Aufbau der Menschheit wichtig sein, so ist er dennoch an und für sich nur ein sehr geringer und im Einzelnen schwankender. Ähnliches gilt auch für Säugetiere und Vögel, insoweit bei ihnen überhaupt ein Grössenunterschied zu Gunsten des Männchens nachweisbar ist. Hierzu gesellt sich hier und da ein Umschlagen in das Gegenteil, wie bei gewissen Raub- und Stelzvögeln.

Die bei den Vögeln ausnahmsweise vorkommende weibliche Grössenpräponderanz sehen wir in der Klasse der Fische zur Regel erhoben, wobei dies offenbar damit zusammenhängt, dass das Weibchen uns als Vehikel für die überaus massigen Geschlechtsprodukte entgegentritt. Das nämliche bewahrheitet sich wohl auch an den Evertebraten, wenn wir dieselben in absteigender Richtung der Klassen und Ordnungen Revue passieren lassen. So gilt es bei weitem für die meisten Insekten und Spinnentiere. (Unter den letzteren denkt man wohl zunächst an die Araneiden, deren grösseres und stärkeres Weibchen das Männchen als erwünschte Beute betrachtet¹⁾). In unserer absteigenden Revue bei den Mesozoen, beispielsweise bei den Decyemiden, angelangt, stossen wir auf denselben Zusammenhang der Körpergrösse mit der Masse der Geschlechtsprodukte. Unter den Protozoen weisen die Glockentierchen, die Vorticellen, grosse Weibchen und kleine Männchen auf. Bei den einfachsten Wesen, den Protozoen, Protophyten, bzw. Protisten, finden wir dies am meisten ausgesprochen, ja es äussert sich hier die Sexualität zunächst in einer hochgradigen Grössendifferenz der kopulierenden Individuen, wobei die grossen als weiblich, die kleinen als männlich bezeichnet werden. Hiermit wären wir am Urquell

1) Als Ausnahme unter den Insekten erscheint der Hirschkäfer; unter den Fischen — ich berufe mich auf Thilo nach A. Kirsch — gewisse Lachsarten. Hier wie dort führen die Männchen erbitterte Kämpfe um den Besitz der zu befruchtenden Weibchen aus, und sind demgemäss ausgerüstet. Ähnliches gilt auch für gewisse höhere Krebstiere.

der Grössendifferenzierung der Geschlechter angelangt, von welchem in Kap. 1 die Rede war, wobei das Femininum zuerst als das grössere Wesen in Erscheinung trat, was später in einer Übertragung auf die Geschlechtszellen der mit einem Soma ausgestatteten Metazoen seinen Abschluss fand. Doch ehe wir uns der genetischen Abwertung der Geschlechter des näheren zuwenden, sei es gestattet, noch auf die Grössenverhältnisse der Geschlechter bei den Metazoen einzugehen.

Zunächst sei auf die Tatsache aufmerksam gemacht, dass sich im Tierreich wohl kein Beispiel namhaft machen lässt, in welchem das Männchen in einem so hohen Grade das Weibchen an Grösse überflügelte, als es umgekehrt der Fall sein kann, nämlich um das Hundert- und Tausendfache, was dazu berechnete, den Zwergmännchen Zwergweibchen gegenüberzustellen.

Das Zwergmännchentum ab origine bei den Protozoen als Norm betrachtend, begegnen wir ihm nichtsdestoweniger auch bereits bei ihnen in einem dem Sprachgebrauch entsprechenden Sinne, d. h. in dem einer sekundär erworbenen Reduktionserscheinung, so bei den Vorticellen in ihrem Gegensatz zu den hermaphroditischen typischen Infusorien. — Eine lehrreiche Serie von Abstufungen des Rückganges in der Organisation bieten die Rädertiere.

In einem ganz andern Lichte erscheint uns das Zwergmännchentum des Palisadenwurms (*Eustrongylus gigas*) und besonders die des Medinawurmes (*Filaria medinensis*). Wir haben es hier lediglich mit einem Pseudo-Zwergmännchentum, in Wahrheit mit einem Riesenweibchentum zu tun. Es folgt dies aus der Tatsache, dass eine Grössenprävalenz des Massen von Eiern, bzw. Embryonen tragenden Weibchens zur Charakteristik der parasitischen Rundwürmer überhaupt gehört, indem es als Gegengewicht der schwachen Vermehrungs- und Verbreitungsaussichten derselben auftritt. Schon beim Spulwurm ist die bedeutendere Grösse des Weibchens auffällig, beim Medinawurm erscheint das Riesenweibchentum auf die Spitze getrieben. Nicht von Zwergmännchen, sondern vielmehr von Riesenweibchen ist aus ähnlichen Gründen auch bei den parasitischen Ruderfüsslern (*Siphonostomata*) zu reden, da den durch ihr Schmarotzertum kolossal herangewachsenen und entstellten Weibchen dieser Crustaceen Männchen gegenüberstehen, welche nächst einer von den freilebenden Ruderfüsslern überkommenen Gestaltung, auch die diesen zukommende geringe Grösse bewah-

ren¹⁾. (Es sei hiermit nicht behauptet, dass auch eine Kombination von Riesenweibchentum mit Zwergmännchentum der Natur zuwiderlaufe²⁾).

Rolph sah sich veranlasst, das männliche Geschlecht geradezu als Hungergeneration zu bezeichnen. In der Tat begünstigen kümmerliche Existenzbedingungen, so Wärme- und Futtermangel, ein Auftreten von Männchen, wie dies auch die Versuche von Hertwig an Kaulquappen bestätigen. Hierher rangiert ferner die von demselben und andern (so Thury) nachgewiesene, im selben Sinne sich äussernde qualitative Beeinträchtigung der Geschlechtsprodukte, sei es durch verfrühte, sei es durch verspätete Inaktiontretung derselben. Auch der Gesundheitszustand der Erzeuger dürfte die Qualität der Geschlechtsprodukte, und mithin das Geschlecht der Nachkommen, beeinflussen. Je älter Zuchtmännchen sind, und je mehr sie in Anspruch genommen werden, um so mehr steigt in der Nachkommenschaft das männliche Geschlecht. (Zusammenstellungen bei Jickeli).

Hier seien einige, sich gleichfalls auf die gegenseitige Abwertung beider Geschlechter beziehende, die Prävalenz der Männchen herabstimmende, ihr numerisches Verhältnis betreffende Daten eingefügt. Als ungefähre Norm und Regel gilt bekanntlich das Geschlechtsverhältnis, die Sexualproportion, 100 Weibchen: 100 Männchen. Eine plausible Erklärung hierzu hat man im Vorhandensein von zweierlei gleich zahlreichen Spermien, chromatinärmeren und chromatinreicheren, finden wollen (Kap. 6, p. 26). Doch haben wir es hier erstens mit keinem ausnahmslosen Verhalten der Spermien zu tun, und ferner wird das Ver-

1) Ein entschiedener Ansatz zum Riesenweibchentum findet sich unter den Wirbeltieren bei der Wabenkröte, deren Weibchen sich, gleich denen des Medinawurms, als wahre Artrepräsentanten aufspielen. Ihre Grösse verdanken sie gleichfalls einer Anpassung an die Brutpflege, den Brutwaben, ohne sonstige, bauliche Vorzüge zu besitzen. — Das erwachsene Weibchen der Schlangennadeln (*Nerophis*) ist nach Heincke (*Arch. f. Naturgesch.* Jahrg. 46. Bd. 1. 1880) fast doppelt so gross als das Männchen und prangt zur Laichzeit in den prächtigsten Farben im Gegensatz zu dem matt und unscheinbar gefärbten Männchen.

2) Als Beleg sei der mediterrane Sternwurm *Bonellia viridis* angeführt mit seinem riesengrossen, hochorganisierten Weibchen und winzig kleinen, bei ihm parasitierenden Männchen. Die Überbildung des Weibchen und allmähliche, auch bauliche Reduktion des Männchens folgen aus einem Vergleich mit aus dem Stillen Ozean in Japan beschriebenen Bonellien.

hältnis von 100:100 mit Vorliebe zugunsten des männlichen Geschlechtes gestört, während gerade das Umgekehrte zu erwarten wäre, da eine grössere Zählebigkeit gerade auf seiten der weiblich disponierten, bzw. disponierenden chromatinreicheren Spermien gesucht werden könnte. Ein geringeres oder erheblicheres numerisches Überwiegen der Männchen erweist sich jedoch, nach vielfachen, sich auf beide Organismenreiche ausdehnenden Zusammenstellungen von Jickeli, als Regel. Erstaunlich ist schon das *Lophius* zukommende Sexualverhältnis von 100:385. Wie weit ein solches Überwiegen gehen kann, zeigte *Montgomery* im J. 1908 an *Lathrodictes mactans*. Von dieser Spinne wurden 41.749 Exemplare besichtigt und ein Sexualverhältnis von 100:819, also auf 1 Weibchen über 8 Männchen festgestellt¹⁾.

„Nach den Napoleonischen Kriegen trat ein derartiges Überwiegen der Knabengeburt hervor, dass man einen baldigen Mangel von weiblichen Individuen befürchtete“ (*Düsing*). Der Überschuss an Knabengeburt nach Kriegen, welcher für eine teleologische Erklärung so verführerisch ist, dürfte durch die durchschnittliche herabgesetzte Ernährung der Eltern, bzw. auch ihrer Geschlechtszellen, erklärbar sein. Der Einfluss wird teils als ein direkt materieller, teils als ein indirekt materieller, durch psychische Beeinflussung vermittelter, betrachtet. Nun weiter nach *Jickeli*: „*Ploss* zeigte durch eine eingehende Untersuchung, welche sich über den Zeitraum 1749—1849 erstreckte, dass in Sachsen mit dem Steigen der Preise der Lebensmittel der Prozentsatz der Knabengeburt zunahm, beim Sinken der Preise dagegen ebenfalls herabging. Das gleiche war für die Stadt Paris bei Untersuchung der Periode von 1841—1850 zu erkennen. Hier war eine Übereinstimmung speziell mit dem Steigen und Sinken der Getreidepreise zu erkennen. *Düsing* macht darauf aufmerksam, dass bei Beurteilung bezüglicher Zusammenstellungen zu berücksichtigen sei, dass die Preise der Lebensmittel nicht sofort, sondern nur als Nachwirkung, also

1) *Goldschmidt* fand für *Lymandria dispar* das Sexualverhältnis 100:87,7. Derselbe führt die numerische Abnahme der Männchen auf ihr längeres Verharren im Raupenstadium, und mithin auf eine grössere Ausgesetztheit einer Infektion mit tödlichen Mikroorganismen zurück. „In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber werden Abweichungen vom normalen Sexualverhältnis durch andere Faktoren bedingt, die nichts mit den geschlechtsbestimmenden Ursachen zu tun haben“. (*Mechan.*, p. 213).

noch nicht in demselben Jahre zum Ausdruck kommen können, und weist in spezieller Ausführung darauf hin, worauf die Anomalien zurückzuführen seien, welche sich innerhalb des von Ploss untersuchten Zeitraumes (1749—1849) für Sachsen ergaben.“ Auch verheerende Epidemien verschieben die Sexualproportion zu Gunsten der Knaben.

Nach den Ergebnissen von Rauber beträgt unter der Fehlgeburten das Verhältnis der Mädchen zu den Knaben 100:159, unter den Totgeburten immer noch 100:130. Für die Lebendgeburten gilt bekanntlich, laut mehrfachen Erhebungen, das Verhältnis von etwa 100:106. Für Westeuropa, in der Periode von 1871—1880, liess sich feststellen, dass von der Geburt bis zum 5. Lebensjahre von 1000 Kindern 94,82 Knaben und 83,52 Mädchen sterben, was auf 100 Mädchen 114 Knaben beträgt. Im Allgemeinen ist die Sterblichkeit der Männer auch in den späteren Lebensaltern, besonders in den vierziger und fünfziger Jahren, eine beträchtlichere. (Nach Vidal kommen im Alter von 103 Jahren auf einen Greis 16 Greisinnen). Mithin sind die Frauen langlebiger. Allerdings kommen hier die Lebensverhältnisse und die Lebensweise sehr in Betracht. Auch bei Tieren ist der männliche Organismus weniger widerstandsfähig, indem die Männchen eine grössere Sterblichkeit zeigen und nicht das Alter der Weibchen erreichen (Jickeli, p. 130).

Auch einem phylogenetischen Tode sollen die Männchen früher als die Weibchen verfallen, wie jene Tierformen zeigen, bei welchen sich Parthenogenese sekundär als normale Fortpflanzungsform eingestellt hat und die Männchen nur noch phänomenal selten, unter gewissen günstigen (wohl richtiger ungünstigen) Bedingungen auftreten. Insekten, namentlich Hymenopteren, und gewisse Krebstiere (Apus) liefern hierzu sehr bekannte Beispiele. — Es lässt sich annehmen, dass selbst an sich sehr wertvolle männliche akzessorische Merkmale ihrem Träger, und dadurch auch der Art, verhängnisvoll werden können: so die überbildeten Geweihe des Riesenhirsches und Stosszähne des Mammuts in Waldesdickicht und Schluchten. (S. meinen Vortrag: Variationsrichtungen. Virchow und Holtzendorff. Votr., Heft 228. 1895, p. 43).

Besonders anschauliche Belege für eine Kümmerlichkeit des Männchentums liefert das Pflanzenreich. So soll „die monöcische Dattelpalme, nachdem sie durch mehrere Jahre Früchte getragen hat, in einem der nächstfolgenden Jahre zum Ärger des Besitzers nur männliche Blüten hervorbringen. Der Hanf degeneriert, wenn nicht für frischen Anbau gesorgt wird, und es nehmen alsdann die grobfaserigen männlichen Individuen überhand.“ Auch beim Mais unterdrückt schlechte Ernährung die Ausbildung der weiblichen Geschlechtsorgane; woher denn nach Jickeli (p. 137) der Mais, wenn als Futterpflanze sehr dicht gesät, bei ihm zu Lande reinmännliche Pflanzen liefert. Ich fand im Sommer 1918 diesen Einfluss dichter Aussaat von Mais auf einem wohlgepflegten Gartenbeet bei Kertsch bestätigt. — Am nämlichen Orte der Krim machte ich noch folgende Beobachtungen. Nach einem sehr trockenen Sommer (1917) und einem darauf folgenden, an Niederschlägen armen Winter wurden mehrere Hundert Maiskörner in genügenden Abständen voneinander, und zwar in einen lehm- und kalk- und dabei etwas salzhaltigen Boden gesät, welcher trotz der sich darauf zeigenden traurigen Überbleibsel eines ehemaligen Weinbergs, als recht steril bezeichnet zu werden verdient. Hierzu kam der überaus dürre Sommer 1918, in welchem selbst die wenigen in der Umgegend niederfallenden Regen, bis auf einen einzigen, mässigen, unsern Garten konsequent mieden. Begossen wurde nicht. Das Ergebnis war, dass ein guter Teil der Maiskörner gar nicht keimte, die übrigen sehr dürrtliche Pflanzen gaben. Von diesen erreichten nur wenige über 1 m, viele nur etwa 0,5 m, ja einige sogar nur etwa 0,25 m. Dabei beeilten sich die dürrtlichen Pflänzchen ihren Vegetationszyklus abzuschliessen und ihre endständigen männlichen Rispen zu entwickeln, welche allerdings an den meisten Exemplaren vor dem Erblühen verdorren. Nur die leidlich entwickelte Minderzahl der Pflanzen zeitigte genügend ausgebildete Kolben, während bei den meisten Pflänzchen die weiblichen Blütenstände vollkommen rudimentär blieben und äusserlich bis zum Verdorren der Pflänzchen durch nichts ihre Anlage verrieten. — Gurken, Melonen, Kürbisse zeitigen zunächst und später meist unter ungünstigen Bedingungen „taube“, männliche, Blüten. Auch innerhalb ein und derselben, also hermaphroditischen, Blüten pflegt Proterandrie, Vorreife der männlichen Sexualorgane, die häufigere Form der Dichogamie darzustellen.

Gleich der gestaltlichen Ausbildung eines Organismus überhaupt, pflegt der Erwerb untergeordneter Geschlechtsmerkmale mit einem gesteigerten Umsatz von Stoffen verknüpft zu sein. Das mit solchen Merk-

malen vornehmlich ausgestattete Männchen dürfte daher, dem Gedankengang Jickeli's gemäss, bei seinen erhöhten Ansprüchen an den Stoffwechsel besonders leicht ein Versagen desselben bewirken. So wäre denn nicht bloss die Entstehung, statt vollwertiger weiblicher, unvollwertiger männlicher Individuen auf Kosten einer höhergradigen Unvollkommenheit des Stoffwechsels zu setzen, sondern auch die grössere Sterblichkeit, geringere Lebensdauer der Männchen und ihre phylogenetische Neigung zur Verkümmern von Organen, sogar des Darmapparats (Rotatorien)¹⁾, und selbst, wie gesagt, zum früheren phylogenetischen Tod. Ein intensiverer Stoffwechsel zur Bekämpfung von dessen Unvollkommenheit äussert sich, wie Jickeli (p. 130) hervorhebt, in einer beträchtlicheren Ansammlung und Aufspeicherung von Stoffwechselresten, wie sie anschaulich das Pigment beweist (meist dunklere Färbung). Diese grössere Belastung mit Stoffwechselprodukten bringt der Verfasser mit der geringeren Widerstandsfähigkeit und grösseren Sterblichkeit der Männchen in Zusammenhang.

Dem obigen gemäss konstatieren wir eine gewisse Kümmerlichkeit des Männchens im Vergleich zum Weibchen. Diese ist schon phylogenetisch von den Einzelligen an begründet, wurde von hier, unter Vermittlung der Geschlechtszellen, auf die vielzelligen übertragen und äussert sich ferner in einer ursprünglich geringeren Grösse, in einer für viele Fälle nachweisbaren geringeren Chromatinmenge, in einem abortiven Fortpflanzungsvermögen, welches mit der Erzeugung von an sich sterilen einzelligen Nachkommen seinen Abschluss findet, unvermögend den Generationswechsel der Gestaltungen kontinuierlich fortzusetzen. Ontogenetisch wurzelt die männliche Kümmerlichkeit in ihrer Abhängigkeit von dürftigeren Ernährungsbedingungen.

Sämtlichen Lebewesen wohnt die Tendenz inne, einen vorgeschriebenen Lebenszyklus voll und ganz ablaufen zu lassen, wobei zweierlei Bestrebungen konkurrieren: die einer individu-

1) Es sei übrigens nicht aus den Augen verloren, dass es auch hermaphroditische Wesen gibt, bei welchen ein Darmapparat nicht zur Entwicklung kommt (Cestoden), und als grosse Ausnahme weibliche, bei denen er obliteriert (*Filaria medinensis*). Nach den Untersuchungen von Malaquin (Arch. de Zool. experim. 1901, IX) sind die schon von Dana entdeckten, den Cyclopen ähnlichen Monstrillen, welche zunächst bei einigen Ringelwürmern parasitieren, daselbst geschlechtsreif werden und schliesslich frei im Meere schwimmen, in beiden Geschlechtern darmlos.

ellen Ausbildung und die einer artlichen Fortexistenz. Beide Bestrebungen gehen bald Hand in Hand, bald einander mehr oder weniger beeinträchtigend. Eine solche Beeinträchtigung der individuellen Ausbildung tritt uns vornehmlich bei der sexuellen Fortpflanzung, der durch Geschlechtszellen, entgegen, da Knospung und besonders unvollständige Teilung sich zu offensichtlich einer individuellen Ausgestaltung anschliessen. Erst mit dem Einsetzen einer spezifischen, also doppelten, Sexualität tritt der genannte Wettbewerb bzw. Kampf von beiderlei Bestrebungen typisch auf. Vergegenwärtigen wir uns den Umschlag der Fortpflanzungsweisen einer Hydra. Begünstigt durch ein Optimum von Nahrung und Wärme, kompliziert sich dies Wesen durch Sprossen sogar mehrerer Generationen bis auf den Grad einer höheren Individualität, der eines Stockes, während es bei geschmälerter Nahrung und gesunkener Temperatur zu einer geschlechtlichen Fortpflanzung schreitet. Dies verallgemeinernd, gelangen wir zur Annahme eines trophischen Optimums, welches jedes höhere Wesen zunächst zu seiner individuellen Ausbildung verwendet, während eine darauf folgende normale trophische Herabstimmung das Fortpflanzungsbestreben zur Geltung bringt. Eine vorzeitige, abnorme trophische Herabstimmung eines in der Entwicklung befindlichen Wesens kann beschleunigend auf dessen morphologische Ausgestaltung wirken, wie Hungerkulturen von Kaulquappen¹⁾ lehren, welche zu einer beschleunigten Entwicklung von entsprechend kleinen Fröschen unter frühzeitiger Gestaltung sämtlicher, auch der Fortpflanzungsorgane führen.

Solchen Erfahrungen nach könnte die Ausbildung der Sexualität überhaupt, und nicht etwa nur die der männlichen, mit einer relativen trophischen Herabstimmung des Individuums kausal verbunden sein, wobei letzteres sich gleichsam notgedrungen beeilt, den Werde- und gesamten Lebenszyklus der Wesen zum Abschluss zu bringen. Durch diese Betrachtungen wird auch auf dem betreffenden Gebiete ein etwaiger tieferer prinzipieller Unter-

1) Dass letztere, gleich einer Insektenpuppe, auch normal bei ihrer Metamorphose auf Autophagie angewiesen sind, indem sie ihren Ruderschwanz konsumieren, wird durch ein langes Fasten, wegen des Verlustes der Hornzähne bedingt. Dass der Abbau des Schwanzes unter Beihilfe von Phagocyten erfolgen dürfte, suchte ich seinerzeit wahrscheinlich zu machen (Russ. Medicina 1884, Nr. 3).

schied zwischen Weiblich und Männlich des weiteren erschüttert und treten quantitative Unterschiede in den Vordergrund. Besonders anschauliche Beispiele zum soeben Ausgeführten liefert das Pflanzenreich. Man denke hier in erster Instanz an unsere Kulturpflanzen und Unkräuter, wie die Ackermelde (*Atriplex*), welche je nach der Beschaffenheit des Bodens, dem Grade von Feuchtigkeit, zwischen Mannshöhe und Fingerlänge variierend, zur sexuellen Fortpflanzung gelangen kann. Hier reiht sich als Gegenstück auch die Tendenz zum Gefülltwerden von Blüten unter übertrieben günstigen Ernährungsverhältnissen an, eine Erscheinung, welche, wie allbekannt, auf einer vegetativen Überbildung ursprünglich zu Staub- und Fruchtblättern bestimmter Blütenblätter, desgleichen auch auf einer Vermehrung von solchen beruht, wie sie uns normal nur ausnahmsweise, so bei *Nymphaea alba*, entgegentritt.

Beiläufig noch ein paar von mir in Kertsch im Jahre 1917 gemachte Beobachtungen an Atern und an aus Samen erzielten Kaktusdahlien. In dem betreffenden, sehr dünnen, anfangs kühlen und dann übermässig heißen Frühling in Beete mit an sich recht sterilem, salzhaltigen Boden (ehemaliger Meeresgrund) verpflanzt und auch mit leicht brackischem Wasser begossen, brachte eine Anzahl von Atern einer hochwüchsigen Sorte es bereits im Mai zur Blüte, als die Pflänzchen erst etwa Fingerlänge erreicht hatten. Ihre an Zahl ganz geringen (1—3) Blütenkörbchen erreichten kaum Talergrösse, gaben kümmerliche reife Samen und verdorrten. Ähnlich war es mit sämtlichen 30 erzielten Dahlien. Nur etwa eine Spanne lang, begannen sie gleichfalls bereits im Frühling zu blühen, um darauf erst üppig aufzuwachsen und, immer im Blühen fortfahrend, gegen den Herbst Meterhöhe zu erreichen.

Analoge Beobachtungen, und zwar an Gemüsepflanzen, namentlich *Radis*, Kopfsalat, Runkelrüben, drängten sich mir abermals, am nämlichen Ort im Sommer 1919 auf, wobei — unter Hintanhaltung der Ausbildung von Wurzelknollen und Blattsprossen — Blüten und Samen gezeitigt wurden: die ungünstigen Bedingungen aber auf Raum- und Wassermangel, sterilen Boden sowie auf zu dichte Saat zurückzuführen waren, welche letztere die Insolation der Pflanzen und mit ihr die Assimilation der Kohlensäure der Luft beeinträchtigten. — Es steht mir noch lebhaft aus meinen Schülerjahren der Eindruck in Erinnerung, den auf mich die Belehrung des so bekannten Gartendirektors Ed. Regel machte, man solle eine Zimmerdracaene, welche man zum Blühen bringen will, nicht umpflanzen. Was mir damals als para-

dox erscheinen musste, fügt sich nunmehr der biologischen Gesamtheit als recht bekannte Allgemeinerscheinung an. G. Klebs, welcher Studien über willkürliche Abänderung der Pflanzen veröffentlichte, unterhielt jahrelang ein individuelles Wachstum, resp. eine asexuelle, vegetative Fortpflanzung, bei *Saprolegnia mixta*, ferner bei einem Myxomyoeten, bei *Vaucheria* und, unter den Blütenpflanzen, besonders bei *Glechoma hederacea*, ohne jeglichen Ansatz zu einer sexuellen Fortpflanzung. Diese stellt sich erst beim Eintreten ungünstigerer Lebensbedingungen ein. Ähnliches gilt für eine *Chlamydomonas*, für Bakterien. In seiner Verallgemeinerung dieser Befunde dürfte Klebs gar zu weit gehen, indem er nahe daran ist die Sexualität aus dem normalen Lebenszyklus zu streichen; wobei er allerdings auch unter den Botanikern auf Opposition stösst. In der Tat, wer dürfte von ungünstigen Bedingungen sprechen, wenn nach einem ergiebigen Regen aus verdorrten Mycelien Sporen zeugende Fruchtkörper, „Hutpilze“, sprossen? Unzählige Pflanzen finden mit der Fruchtreife, selbst unter den günstigsten Existenzbedingungen ihren Lebensabschluss (*Agave americana*, sämtliche einjährige Pflanzen). Bei der Mannigfaltigkeit der Naturerscheinungen lässt sich auch hier nicht Alles über einen Kamm scheren. Zum Für und Wider seien folgende Tatsachen angeführt. Obstbäume bedürfen nach einer Erschöpfung durch reichliche Fruchtzeugung einer Ruhepause; das Reihgras wird, durch häufiges Scheren am Blühen verhindert, aus einer einjährigen zu einer mehrjährigen Pflanze, vollzieht eine Wandlung, wie sie für so viele andere Gewächse, so die normal zweijährige Runkelrübe, bekannt ist. (Man kennt übrigens Abarten des Roggens, welche zwei Jahre nacheinander eine Ernte geben, so im Lande der donischen Kosaken nach Batalin, (*Acta Horti Petropol.* XI. Nr. 6. 1890 S. 89). Beim Übergang von der Einzur Vieljährigkeit wird der Tod einer Pflanze durch eine nur partielle oder zeitweilige Erschöpfung ersetzt. Doch auch diese ist nicht unerlässlich, wie manche permanent blühende und Früchte tragende Gewächse, z. B. die Orange, lehren.

Auf das Thema ungünstiger vegetativer Wachstumsbedingungen als Antrieb zu einer sexuellen Vermehrung zurückkommend, ersehen wir, dass es sich hier um eine beiden Geschlechtern gemeinsame Erscheinung handelt, wobei auch hier von einem unüberbrückbaren Gegensatz zwischen Männlich und Weiblich nicht die Rede sein kann. Was wir annehmen dürfen, läuft anscheinend darauf hinaus, dass einen Organismus zum Abschluss des Generationszyklus anspornende dürftigere Existenz-

bedingungen sich in grösserem, beschleunigterem Masse im Fortpflanzungsbestreben äussern. (Man kann sich hier als Gegenstück der Tatsache erinnern, dass durch eine mit Fettansatz verbundene Überernährung, so bei der Mästung, die Produktivität von Tieren herabgesetzt, ja sistiert wird).

Man wird dem soeben Ausgeführten vollkommen sachlich mit dem althergebrachten Satz begegnen, jegliche Fortpflanzung sei ein Wachstum über die individuellen Grenzen hinaus und erfordere hierzu eines Überschusses an Baustoffen. Man erinnert sich hierbei wohl gern zunächst unseres Geflügels, bei welchem reichliche Fütterung und Warmhalten die Eierproduktion in erstaunlichem Masse zu steigern pflegt gegenüber der im wilden Zustande zu beobachtenden. Doch handelt es sich hierbei im Wesentlichen lediglich um ein geringes stoffliches Plus an Eizellen, mögen es ihrer auch 200 oder 250 jährlich sein; denn was noch sonst an Nahrungsdotter, Eiweiss und Schale hinzukommt, kommt hier prinzipiell nicht in Betracht. Ein eklatanteres widerlegendes Beispiel scheint ferner die forcierte Pöppelung der Bienen- und Termitenköniginnen zu bieten, welche dieselben zu Eierprägmaschinen stempelt, doch kommen dabei eine besondere Qualität des Futters und beschränkte Bewegung in Rechnung. Auch der unter den trophisch günstigsten Bedingungen lebenden Ento- und sessilen Ektoparasiten mit ihrer ausserordentlichen Vermehrung sei hier gedacht. Und doch bieten gerade die extremsten Fälle von Parasitismus eine qualitativ spärliche Ausbildung des Individuums mit Zurückbleiben typischer, für das freie individuelle Leben notwendiger Organe, namentlich der der Bewegung und Empfindung; und diese Reduktion setzt zeitiger ein als die Ausbildung von Geschlechtsprodukten. So kommen wir, wenigstens nach Massgabe der angeführten Beispiele, gleichfalls auf einen Wettbewerb zwischen individueller und sexueller körperlicher artlicher Ausbildung, wobei die Kümmerlichkeit der individuellen den Vortritt hat.

Nach dem eben dargestellten Versuch auch die weibliche Sexualität mit kümmerlichen Existenzbedingungen in Zusammenhang zu bringen wende ich mich nochmals der männlichen zu. Als gleichsam selbstverständlich pflegt man jegliche höhere Ausgestaltung des Männchens mit einem grösseren Aufwand an Baustoffen in Verbindung zu bringen. Ein solcher braucht nun aber durchaus nicht unverbrüchlich auf einem ursprünglichen

Plus oder späteren grösseren Zufluss derselben zu beruhen, sondern kann auch auf einer modifizierten Verteilung eines vorhandenen Materials begründet sein. Bei dieser dürfte der in Rede stehende Wettbewerb zweier dem Organismus eingepflanzter Tendenzen in Betracht kommen. Das Männchen beansprucht bedeutend weniger Material für die Erzeugung von Spermien als das Weibchen für die von Eiern, deren Bergung und, namentlich bei den lebendig Gebärenden, für die Zeitigung der Jungen. Daher gewahren wir denn schon beim ursprünglichen deutlichen Auftreten der Sexualität in der Lebewelt eine quantitativ ungleiche, beim Männlichen meist geringere stoffliche Ausstattung des Körpers.

Bergmann und Leuckart einerseits, sowie Herbert Spencer andererseits kam das Verdienst zu, um die Mitte des vorigen Jahrhunderts auf die biologische Bedeutung der Relation zwischen Körpervolum und Oberfläche bei Lebewesen verschiedener Grösse aufmerksam zu machen. Es handelt sich um den Satz, dass die Volumina geometrisch ähnlicher Körper sich zueinander wie die Kuben, ihre Oberflächen wie die Quadrate der entsprechenden Lineardimensionen verhalten. Hierzu gesellte sich eine andere, nicht minder produktive Lehre, welche besonders mit den Namen von E. Geoffroy St. Hilaire, Spencer, Eimer verknüpft ist. Laut dieser wird die phyletische Ausbildung der Lebewesen durch Übung ihrer Organe, wenn nicht ausschliesslich hervorgerufen, so doch in hervorragendem Masse begünstigt. In Verbindung mit der Variabilität dürften diese wichtigen Prinzipie dazu angetan sein, eine gegenseitige biologische Abwertung der beiden Geschlechter abzurunden, selbstverständlich unter kritischer Hinzuziehung der tatsächlichen Errungenschaften der Neuzeit.

Als Ausgangspunkt unserer Betrachtung diene das Studium der ersten Differenzierung verschiedengestaltiger weiblicher Makro- und männlicher Mikrogameten der Protisten. Während die ersteren wegen ihrer relativ geringen äusseren Oberfläche nur in schwache Reaktion mit der Aussenwelt treten, indem sie nur Pseudopodien zum Ergreifen von Nahrung aussenden, und sich mithin den Rhizopoden anschliessen, bereiten die männlichen einen Übergang zur Klasse der Flagellaten vor. Ihre relativ grosse Aussenfläche lässt, dank der Kontraktilität des Proto-

plasmas, aus den Pseudopodien Geisseln und Flimmerzilien hervorgehen¹⁾. Je feiner eine Pseudopodie sich auszieht, um so eifriger werden ihre Schwingungen. An den Geisseln schuf die Übung selbst komplizierte Organelle.

Die Geschlechtszellen der Metazoen entsprechen, darf man annehmen, den Makro- und Mikrogameten der Protisten, bzw. der Rhizopoden und Flagellaten, sind phyletisch von ihnen abzuleiten. Sie bleiben bei ihnen als Ovula und Spermien bestehen, wobei die Ovula sich in unendlichen Generationen vermehren und hierbei ab und zu, unter dem Bilde eines Generationswechsels, mit einem vielzelligen Soma ausgestattete „Personen“ einschieben. Diese erzeugen ihrerseits als Weibchen oder Männchen entweder vollwertige, vermehrungsfähige Eizellen oder an sich sterile Samenzellen.

Phyletisch von einzelligen Wesen abstammend, haben die Metazoen von ihnen väterlicher- und mütterlicherseits auch die obengenannten biologischen Grundlagen geerbt. Diese äussern sich an den Individuen ungleich, unter anderem je nach der Grösse. Hierbei geniessen die kleineren einer relativen kinematischen Bevorzugung infolge eines günstigeren Verhältnisses zwischen Masse und Flächenausbildung, da die Muskelkraft nicht der Masse, sondern dem Querschnitt der Muskeln entspricht. Hierzu kommt noch, dass die Vehemenz der Muskelkontraktionen im umgekehrten Verhältnis zur Länge der Muskeln steht: ein Moment, welches den ursprünglich kleineren Männchen eine grössere Behendigkeit sichert. Auf der Suche nach Nahrung und Befriedigung des Geschlechtstriebes herumschweifend, üben die Männchen in bedeutenderem Grade ihre Bewegungs- und Sinnesorgane, dieselben weiter ausbildend, während das schwerfälligere, dazu mit Geschlechtsprodukten belastete Weibchen einer sesshafteren Lebensweise angepasst ist, ja, gelegentlich durchaus sessil ist und als Folgeerscheinung selbst seine larvalen Extremitäten und Augen einbüsst.

Das soeben Ausgeführte bezieht sich nicht nur auf primitive Zeiten, sondern dürfte für die Mehrzahl der Metazoen noch heute Geltung haben; es passt aber nicht auf zahlreiche andere, den

1) Als alter Beleg hierzu diene meine an den Epithelzellen der Segmentalschläuche von *Sipunculus* gemachte Beobachtung (Mém. Acad. St. Pé. T. XVI, Nr. 8, 1870).

Menschen an der Spitze. Bei den Geschlechtern der letzteren muss demnach eine Grösseninversion stattgefunden haben. Deren Männchen dürfen nämlich von den Vorzügen profitiert haben, welche sie trotz, besser dank, ihrer Kleinheit und Kümmerlichkeit genossen. Im gesteigerten Verkehr mit der Aussenwelt, in erhöhtem Grade der Variabilität unterliegend, konnten sie sich weiter ausbilden. Es geschah dies zunächst durch Übung der Organe, um so leichter, als das Männchen weniger durch die Last der Zeugungsstoffe beeinträchtigt war. Nun dürfte diese stärkere Variabilität sich auf alle Merkmale erstreckt haben, schliesslich auch die Grösse nicht ausgenommen. Ich wüsste keine andere Hypothese zur Erklärung der Tatsache des Zustandekommens einer männlichen Präponderanz trotz der palinogenetischen Kümmerlichkeit des Maskulinums. Wohl möglich, dass diese Hypothese schon von andern ausgesprochen worden ist. Jedenfalls stimmt sie besonders mit der Tatsache, dass selbst in den extremsten Fällen die Grössenprävalenz des Männchens eine geringe zu sein pflegt. Sie erklärt auch die bei weitem häufigere und prägnantere Neigung der Männchen zum Zwergtum, der Weibchen zum Riesentum. Auch der Kampf ums Weib ist es, welcher die stärkere Grössenprävalenz des Männchens wesentlich begünstigt.

Eine nähere Begründung des soeben Vorgebrachten, sowie eine Besprechung anderweitiger somatischer, sowie auch psychischer Unterschiede der Geschlechter verspare ich für die im Vorwort unter dem Titel „Feminismus“ angekündigte Fortsetzung dieser Schrift.

Literaturverzeichnis.

- Agassiz, L. Proceedings of the Boston Soc. of Nat. History. Vol. VI, 1856—1859, July 16, 1856, Boston. 1859, pag. 9. (So zitiert n. Siebold).
- Arnold, G. Über Individualität d. Chromosomen. Jahrb. d. wiss. Botan. Bd. XLIV, 1907. P. 503 bespricht auch *Hydrophilus piceus*.
- Baltzer, F. Die Chromosomen von *Strongylocentrotus lividus* u. *Echinus microtuberculatus*. Arch. f. Zellforschung Bd. 2. 1909.
- Bataillon, E. Nouvelles rech. analytiques s. la parthénogenèse expérim. d. Amphibiens. C. R. Acad. Paris. T. 154, p. 1440—1443.
- La Parthénogenèse d. Amphibiens et la „fécondation chimique“ de Loeb (étude analytique). Ann. Sc. Nat. (9), T. 16, p. 249—307. 1912.
- Beard, J. The Determination of Sex in Animal Development. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XVI, p. 703. u. 764. Taf. XLV. 1902.
- Benoit, J. Transformation expérim. du sexe par ovariectomie précoce chez la Poule domestique. C. R. Acad. Paris. T. 177, p. 1074. 1923.
- Sur la structure histol. d'un organe de nature testicul. développé spontan. chez une Poule ovariectomisée. Ibid. p. 1243.
- Sur la signific. de la glande génitale rudiment. droite chez la Poule. Ibid. T. 178, p. 341. 1924.
- Berthold. Transplantation der Hoden. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1849, p. 42.
- Bogart, G. „Asexualization of the Unfit.“ Medical Herald. St. Joseph. Vol. 29. 1910.
- Bölsche, W. Das Liebesleben in der Natur. Eine Entwicklungsgeschichte der Liebe. Florenz u. Leipzig. 1898 u. ff.
- Bonnet, R. Gibt es bei Wirbeltieren Parthenogenesis? Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. v. Merkel u. Bonnet. Bd. IX. Literatur 1899. Wiesbaden 1901.
- Born, G. Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsunterschiede. Breslauer ärztl. Zeitschr. Bd. 3. 1881.
- Boveri, Th. Die Entwicklung von *Ascaris megaloccephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. für Kupffer. Jena. 1899.
- Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa*. Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. 41. 1911.
- Braem, F. Die ungeschl. Fortpflanz. als Vorläufer d. geschlechtlichen. Biol. Zentralbl. XXX, № 11, p. 367—379. 1910.
- Brandt, A. Über das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig. 1878.
- Anatomisches und Allgemeines über die Hahnenfedrigkeit und anderweitige Geschlechtsanomalien bei Vögeln. Zeitschr. f. wissensch. Zool. XLVIII. 1889.

- Brauer, A. Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.
- Bresca, G. Experim. Unters. üb. die sekund. Sexualcharaktere der Tritonen. Arch. f. Entw.-Mech. XXIX, p. 403—431. 1910.
- Brissaud, E. Etude anatomo-pathol. s. les effets de la ligature du canal déferent. Arch. de Physiol. norm. et pathol. Sér. 2, T. 7. 1880.
- Bucholtz, F. Materialien zur Morphologie und Cytologie unterirdischer Pilze. 1. Das Gen. Endogone Lin. Publikationen d. Naturhist. Museums d. Gräfin Scheremetew. IX. Lief. Moskau. 1912. (Russisch).
- Bucura, K. J. Beitr. zur inner. Funktion d. weiblichen Genitales. Zeitschr. f. Heilk. XXVIII. 1907.
- Buresch, J. Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten. Arch. für Zellforsch. Bd. VII. 1912.
- Burnett, W. J. On the Signification of Cell-segmentation and the Relations of this Process to the Phenomena of Reproduction. Proceedings of the American Acad. of Arts and Sciences. Vol. III, 1852—1857. June 21, 1853, p. 43.
- Bütschli, O. Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge d. Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation d. Infusorien. Abhandl. d. Senkenberg. Naturf. Ges. Bd. 10. 1876.
- Chun, C. Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festschrift für R. Leuckart, 1892.
- Chvostek, F. Das konstitutionelle Element in der Pathogenese des Mor. Basedowii. Zeitschr. f. angewandte Anatomie u. Konstitutionslehre, herausgegeben v. J. Tandler. Bd. 1, H. 1, p. 25—74. 1913.
- Correns, C. Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts. 1907.
- Cunningham, J. T. Sexual Dimorphism in the Animal Kingdom. London. 1900.
- Delage, J. Le sexe chez les Oursins issus de parthénogenèse expérimentale. C. R. Acad. Paris. T. 148, p. 453. 1909.
- Dittler, R. Studien zur Physiologie der Befruchtung. Zeitschr. f. Biologie. Bd. 72, H. 9—12. München. 1920.
- Doflein, F. Lehrb. d. Protistenkunde. IV. Aufl. Jena. 1916. (Meine Zitate nach der 1. Aufl.).
- Doncaster, L. Gametogenesis of the Gallfly *Neuroterus lenticularis*. Proc. Roy. Soc. London. B, Vol. 82 u. 83. 1910.
- Emery, C. Sulla teoria della determinazione dei sessi. Atti della R. Accad. dei Lincei. Rend. (5) Vol. 21, 2 Sem., p. 397—400.
- Enriquez, P. La coniugazione e il differenziamento sessuale negli infusori. Arch. f. Protistenkunde. Vol. 9, p. 195. 1907.
- Erdmann, Rh. Endomixis und ihre Bedeutung für die Infusorienzelle. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin. 1915, № 7.
- Fick, R. Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduction u. Vererbung. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl. 1905.
- Foges, A. Zur Lehre v. d. sekundären Geschlechtscharakteren. Arch. f. d. ges. Physiol. XCHI. 1902, p. 39—58.
- Forel, A. Die sexuelle Frage. Eine naturwissensch., psychol., hygienische u. sociale Studie. 8. u. 9. Aufl. 1909.

- Godlewski, E. jun. Fortpflanzung im Tierreiche. In P. Henneberg, Kultur der Gegenwart. Teil III, Abteil. IV, Bd. I, p. 404—478.
- Physiologie d. Zeugung. In Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte. Jena. 1910—1914.
- Goldschmidt, R. Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zoolog. Jahrb. Bd. 21. 1904. Anat.
- Das Problem der Geschlechtsbestimmung. In: Umschau 1910.
- Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin. 1920.
- Goodale. Further developments in ovariectomized fowl. Biological Bull. T. 30. 1916.
- Guilliermond. Recherches cytologiques sur les levures et quelques formes des levures. Thèse. Paris. 1902. (Zitiert nach Hartmann).
- Gutherz, S. Weiteres zur Geschichte des Heterochromosoms von *Gryllus domesticus* L. Sitzungsber. d. Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. Jahrg. 1909, p. 410—418.
- Ueber den gegenwärtigen Stand der Heterosomen-Forschung, nebst Bemerkungen zum Problem der Geschlechtsdifferenzierung. Ibid. 1911, p. 253—266.
- Eine Hypothese zur Bearbeitung des Problems der Geschlechtsdifferenzierung bei Metazoen. Ibid. 1912, p. 179—186. Fig.
- Häcker, V. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. In: Ergebnisse u. Fortschr. d. Zool. Bd. 1. 1907. (Ausführliches Literaturverzeichnis auf S. 122).
- Haeckel, E. Gonochorismus und Hermaphroditismus. Ein Beitrag zur Lehre von den Geschlechts-Umwandlungen (Metaptosen). Jahrbuch für sexuelle Zwischenstufen. Jahrg. XIII, Heft 3. April 1913.
- Halban, J. Die Entstehung der Geschlechtscharaktere. Arch. f. Gynaekologie. Bd. LXX, № 2. 1903.
- Harms, W. Beeinflussung der Daumenballen des Kastraten durch Transplantation auf normaler *Rana fusca*. Zool. Anz. 39. Bd., p. 145—151. 1912.
- Hartmann, M. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Mit 27 Abb. Jena. 1909.
- Untersuchungen ü. die Morphol. u. Physiol. des Formwechsels d. Phytomonaden (Volvocales). 3. Mitt.: Die dauernd agame Zucht v. *Eudorina elegans*, experiment. Beiträge zum Befruchtungs- u. Todproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 43, Heft 1/2. 1921.
- Henneguy, C. F. Sur la fragmentation parthénogen. d. ovules d. Mammifères pendant l'atrésie d. follicules de Graaf. C. R. Acad. Paris. T. 116, p. 1157. 1893.
- Hensen. Über eine Züchtung unbefruchteter Eier. Centralbl. f. d. medizinischen Wissensch. Bd. VII, p. 403. 1869.
- Herbst, C. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig. 1910.
- Hertwig, O. Die Chaetognathen. Jenaische Zeitschr. Bd. XIV. 1880.
- Allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Tiere. In: P. Henneberg. Die Kultur der Gegenwart. Teil III, Abteil. IV, 2, Zellen- und Gewebelehre etc. Berlin und Leipzig. 1913.
- Hertwig, R. Üb. Kernteilung: Richtungskörperbild. u. Befr. v. *Actinosphaerium Eichhorni*. Abh. ph.-mat. Kl. d. Akad. München. Bd. 19, p. 633. 1899.

- Hertwig, R. Unters. üb. d. Sexualproblem. Th. 3. Verh. d. Deutschen Zool. Ges. 1907.
- Üb. den derzeitigen Stand des Sexualproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centralbl. Bd. 32, p. 1, 65, 129. 7 Figg. 1912.
- Hirschfeld, M. Geschlechtsübergänge. 2. Aufl. Leipzig. 1913.
- Issakowitsch, A. Geschlechtsbestimmende Ursachen bei Daphniden. Biol. Centralbl. Bd. 25, p. 529—536. 1905.
- Iwanzoff, N. Üb. d. physiolog. Bedeutung des Prozesses der Eireifung. Bull. de la Soc. d. Natur. de Moscou. 1897, p. 355—367, Taf. VIII.
- Jickeli, C. Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Veranlassung für Vermehrung, Wachstum, Differenzierung, Rückbildung und Tod der Lebewesen im Kampf ums Dasein. Berlin. 1902.
- Joseph, G. Über die Zeit der Geschlechtsdifferenzierung in den Eiern einiger Lipariden. 48. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur (1870). Breslau 1871, p. 143—146.
- Kammerer, P. Ursprung der Geschlechtsunterschiede. In: Fortschritte d. naturwissenschaftlichen Forschung herausgeg. v. Abderhalden-Halle a. S. Bd. V. 1912. 240 Ss.
- Allgemeine Biologie. Stuttgart u. Berlin. 1915.
- Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsverwandlung. Wien. 1918.
- Kautzsch, G. Über Auftreten und Teilungen abnorm grosser Richtungskörper. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft. 1910 u. 1911, p. 215—219.
- Keller u. Tandler. Über d. Verhalten der Eihäute bei d. Zwillingsfruchtbarkeit d. Rindes. Wiener tierärztliche Monatsschr. 3. Jahrg. 1919. Zitiert nach Lipschütz.
- Kellogg, V. L. Influence of the Primary Reproductive Organs on the Second Sex. Characters. Journ. Exper. Zool. I, № 4, p. 601—605. 1904.
- Kennel, J. Studien üb. sexuellen Dimorphismus etc. Schr. d. Naturf. Ges. Dorpat. 1896.
- Кольцовъ, Н. К. О наследственныхъ химическихъ свойствахъ крови. Извѣстія Инст. Экспер. Біол. Москва. 1922, с. 333.
- Kopeč, S. Untersuch. üb. Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXIII, p. 110. 1911.
- Korschelt, E. Ueber Bau und Entwicklung des Dinophilus apatris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37: 1882.
- Korschelt, E. und Heider, K. Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere. Jena. 1902.
- Landois, H. Über das Gesetz der Entwicklung der Geschlechter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII, p. 375—379. 1867.
- Lillie. The Theory of the Freemartin. Science. Vol. XLIII, p. 611. 1916. (Zitiert nach Lipschütz).
- Lipschütz, A. Die Gestaltung d. Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüsen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 44. 1918.
- Die Pubertätsdrüse u. ihre Wirkungen. Bern. 1919.
- Loeb, J. Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. Berlin. 1909.
- Loeb, J. u. Bancroft, F. W. Can the Spermatozoon develop outside the Egg. Journ. Exp. Z. Philadelphia. Vol. 12, p. 381—389, 11 Figg.

- Malsen, H. v. Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung des *Dinophilus apatris*. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 69. 1906.
- Maupas, E. Sur le déterminisme de la sexualité chez l'*Hydatina senta*. C. R. Acad. Paris. T. 113, p. 388—390. 1891.
- Maupas, M. Modés et formes de reproduction des Nématodes. Arch. de Zool. expériment. (3), Vol. 8. 1900.
- Meisenheimer, Joh. Ergebn. einiger Versuchsreihen üb. Exstirpation u. Transplant. d. Geschlechtsdr. bei Schmetterlingen. Zool. Anz. XXXII, p. 393—400. 1907.
- Experim. Studien üb. Soma- u. Geschlechtsdifferenzierung. Jena. 1909 u. 2. Beitr. über d. Zusammenh. zw. Geschlechtsdrüsen u. sekund. Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen. In: Zool. Jahrb. Suppl. 15, Bd. 3, p. 191—218, 20 Figg. Festschr. f. Spengel. Jena. 1912, 28 Ss.
- Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. 1. Die natürlichen Beziehungen. Jena. 1921.
- Metschnikow, El. Essays optimistes. Paris. 1907. Auch russisch.
- Vierzig Jahre auf der Suche nach einer rationellen Weltauffassung. Moskau. 1913. (Russisch). Beide Bücher enthalten eine Anzahl im „Westnik Jewropy“ seit 1871 gebrachter populärer Aufsätze.
- Meves, Fr. Die Spermatocytenteilung bei der Honigbiene, nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXX, p. 414. 1907.
- Meves, Fr. und Duesberg, Jules. Die Spermatocytenteilung bei d. Hornisse. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. LXXI, p. 571. 1908.
- Meyns, R. Transplantationen embryonaler und jugendlicher Keimdrüsen auf erwachsene Individuen bei Anuren etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79, 2. Abth., p. 148—176.
- Möbius, P. J. Das Somageschlecht. Die Umschau. VII, № 4. 1903.
- Montgomery, Thos. H. jr. The Sex Ratio and Coconing Habits of an Aranead and the Genesis of Sex Ratios. Journ. of Experimental Zool. V. 1908.
- Mordwilko, A. Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse. Biologisches Centralbl. Bd. 27. 1907.
- Morgan, T. H. A Biological and Cytological Study of Sex-Determination in Phylloxerans and Aphids. Journal Experim. Zoology. VII. 1909.
- Demonstration of the Appearance etc. Proceed. Soc. Exper. Biol. Med. T. 13. 1915.
- and C. B. Bridges. The Origin of Gynandromorphs. Carnegie Inst. Washington. Publ. 278. 1919. •
- Morpurgo, B. Sulla parabiosi di mammiferi di sesso diverso. Arch. Fisiol. VI, p. 27—32. 1909.
- Nussbaum, M. Die Entstehung d. Geschlechts bei *Hydatina senta*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIX, p. 227—308. 1897.
- Innere Sekretion und Nerveneinfluss. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XV, p. 39—89. 1905. Anat. Anz. Bd. XXIX, № 16 u. 17. 1906.
- Einfluss d. Hodensekrets auf d. Entw. d. Brunstorgane d. Laubfrosches. Sitzungsber. d. Niederrh. Ges. in Bonn. 1905, 2. Hälfte, B, p. 44 und Üb. Regeneration d. Geschlechtsorgane. Ibid. 1906, 2. Hälfte, B, p. 23.
- Oellacher. Die organischen Veränderungen des unbefruchteten Hühnereies. Zeitschr. d. Naturwiss. Vereins in Innsbruck. 1871.

- Oltmanns, F. Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 2. Jena. 1905.
- Oudemans, J. Th. Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Abt. Syst. XII, p. 71—88. 1898.
- Pézard. Sur la détermination d. caractères sexuels second. chez les Gallinacés. C. R. Acad. Paris. T. 154, p. 1183. 1912.
- Les conditions physiol. d. caractères sex. second. chez les oiseaux. Paris. 1918.
- Pflüger, Ed. Ob d. Entwicklung d. sekund. Geschlechtscharaktere vom Nervensystem abhängt? Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CXVI, p. 375. 1907.
- Versuche der Befruchtung überreifer Eier. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 29.
- Pinney, E. A. Study of Chromosomes of *Hipponoë esculenta* and *Moiria atropos*. Biol. Bull. T. 21. 1911. (Zitiert nach R. Hertwig).
- Poll, H. Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde. 1909, № 6, p. 331—358. Taf. VII u. VIII. Enthält auch Literatur.
- Potts, F. A. The Modification of the Sexual Characters of the Hermit Crab, caused by the Parasite *Peltogaster*. Amer. Journ. Micr. Sc. I. 1906.
- Observ. on the Changes in the Common Shore Crab caused by *Sacculina*. Proc. Cambridge Philos. Soc. XV. 1909.
- Prowazek, S. v. Über den Erreger der Kohlhernie *Plasmodiophora brassicae*. Arb. d. Kais. Gesundheitsamts. Bd. 22. 1905.
- Rauber, A. Überschuss der Knabengeburt und seine biologische Bedeutung. Leipzig. 1900.
- Reuter, E. Über die Eibildung bei der Milbe *Pediculopsis graminum* (E. Reut.). Zugleich ein Beitrag zur Frage der Geschlechtsbestimmung. Festschrift für J. A. Palmén. Bd. 1. Helsingfors 1905—1907. № 7.
- Rolph, W. H. Biologische Probleme; zugleich als Versuch zur Entwicklung einer rationellen Ethik. 2. Aufl. 1884. (Zitiert nach Jickeli).
- Rörig, A. (Es werden von ihm 7 Abhandl. zitiert, sämtl. aus d. Arch. f. Entw.-Mech. VIII. 1899, X. 1900 u. 1901, XX. 1906, XXIII. 1907, XXV. 1908, XXXI. 1910).
- Rubaschkin, W. Zur Lehre von der Keimbahn bei Säugetieren. Über d. Entw. d. Keimdrüsen. Anat. Hefte, 1. Abth. 46. Bd., p. 343—411. Taf. 15—20.
- Sand, K. Experimenteller Hermaphroditismus. Pflügers Archiv. Bd. 173. 1918.
- Schleip, W. Über die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum* (*Rhabdonema*) *nigrovenosum*. Ber. d. Naturf. Gesellsch. Freiburg i. B. Bd. 19. 1911.
- Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. In: Ergebnisse u. Fortschritte d. Zoologie, herausgeg. v. J. W. Spengel. Bd. 3, Heft 3. 1912.
- Schönemund, E. Zur Biologie und Morphologie einiger Perlaarten. Zool. Jahrb. 34. 1912.
- Schreiner, Alette. Kurze Bemerkung zur Frage von der Bedeutung des Kerns und des Zelleibes als Erblichkeitsträger. Biol. Centralbl. Bd. 32, № 4, p. 230—233. 1912.
- Schultz, W. Über Ovarienvpflanzung. Monatsschr. f. Geburtshilk. 1902.
- Schultze, O. Zur Frage nach den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 63. 1903.
- Semon, R. Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig, 2. Aufl. 1908.

- Shearer, Cresswell. The Problem of Sex Determination in *Dinophilus gyrociliatus*. Journal Marine Biol. Association. T. 9. 1911.
- Siebold, C. Th. E. v. Beitr. zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig. 1871. 238 S., 2 Taf.
- Simon, F. Die Sexualität und ihre Erscheinungsweisen in der Natur. Dissert. Breslau. 1883.
- Smith, G. Rhizocephala. Flora und Fauna des Golfes von Neapel. Bd. XXIX. 1906.
- Steinach, E. Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Archiv f. d. gesammte Physiologie. Bd. 144, p. 71—108. 1911.
- Feminisierung von Männchen und Maskulierung von Weibchen. Centralblatt f. Physiol. 27. 1913.
- Pubertätsdrüse und Zwitterbildung. Archiv f. Entwicklungsmechanik. Bd. 42. 1916.
- Verjüngung durch experimentelle Neubelebung der alternden Pubertätsdrüse. Berlin. 1920.
- Strassburger, Ed. Histologische Beiträge. VII. Zeitpunkt d. Bestimmung d. Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis u. Reduktionsteilung. Jena. 1909.
- zur Strassen, O. *Bradynema rigidum* v. Sieb. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 54. 1892.
- Zur Embryonalentw. von *Ascaris megal.* Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 3. 1896.
- Tandler, J. Über d. Einfluss d. innersekretorischen Anteile der Geschlechtsdrüsen auf d. äussere Erscheinung d. Menschen. Wiener klin. W.-Schr. XXIII. 1910.
- und Grosz, S. Die biologischen Grundlagen der sekundären Geschlechtscharaktere. Berlin. 1913.
- Tennent, D. H. A Heterochromosome of Male Origin in Echinoids. Biol. Bull. T. 21. 1911.
- Theile, F. W. Gewichtsbestimmungen zur Entwicklung d. Muskelsyst. u. d. Skelettes beim Menschen. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Bd. 46. Halle. 1884.
- Thilo, O. Die Grössenverhältnisse zwischen Männchen und Weibchen im Tierreiche. Korrespondenzbl. d. Naturforschervereins zu Riga. Bd. XL. 1898.
- Thury, T. Über das Gesetz der Erzeugung der Geschlechter. Berlin. 1863.
- Treat, M. Controlling Sex in Butterflies. Amer. Natur. Vol. VII, p. 129—132. 1873 und in The Entomologist. Vol. VI, p. 372—375. 1873.
- Tuschnow, M. P. Тушновъ, М. П. Къ биологiи сперматозоидовъ. Ученыя Записки Казанск. Ветер. Инст. Т. 31—34. (1914 и 1917 гг.).
- Сперматоксическiй иммунитетъ, или биологическiй способъ избѣжанiя материнства. Журн. Казан. медико-антропол. общ. Вып. I. 1921.
- Verworn, M. Die physiolog. Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Arch. Bd. LI, p. 81.
- Waldeyer, W. Über die somatischen Unterschiede der beiden Geschlechter. Wissensch. Verhandl. d. XXVI. Vers. d. deutschen Ges. f. Anthropologie, p. 73—82. 1895.
- Die Geschlechtszellen. In: O. Hertwig. Handb. d. vergl. u. experiment. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Bd. I. Jena. 1906.

- Walker, C. E. The Influence of the Testis upon the Second. Sex. Characters of Fowls. Proceed. Royal Soc. Medicine. 1908, April.
- Wedekind, W. Generationswechsel, Metamorphose und direkte Entwicklung. Zoologischer Anzeiger. Bd. 29, p. 790.
- Wilson, Edm. B. Studies of Chromosomes. III. The Sexual Differences of the Chromosome-Groups in Hemiptera, with some considerations of the determination and inheritance of sex. Journal of Exper. Zool. Vol. 3, p. 1. 1906.
- The Sex Chromosomes. Arch. mikr. Anat. Bd. LXXVII, p. 249—271. 1911.
- Woltereck, R. Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Internation. Revue der Hydrobiologie. Bd. CV. 1911. (Nach R. Hertwig zitiert).
- Woodruff, L. L. Dreitausend und dreihundert Generationen von Paramecium ohne Konjugation oder künstliche Reizung. Biolog. Centralbl. Bd. 33, p. 34—36. 1913.
- Micronucleate and Amicronucleate Races of Infusoria. Journal of Experim. Zool. Vol. 34, № 3. 1921.
- Young, E. De l'influence de la nature des aliments sur la sexualité. C. R. Acad. Paris. T. 93, p. 854—856. (NB. Froschlarven).
- Zacharias, O. Eine neue Varietät des Pferdespulwurms (*Ascaris megalocephala*, var. *trivalens*). Biol. Centralbl. Bd. 32, p. 718—721.
- Zarnik, B. Über den Chromosomencyclus bei Pteropoden. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellschaft. 1910 u. 1911, p. 205—215.
- Zawadowsky, M. Завадовский, М. Пол и развитие его признаков: к анализу формообразования. Das Geschlecht und die Entwicklung der Geschlechtsmerkmale. Государственное издательство. Москва. 1922.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort	3
Kapitel 1. Anfänge der Sexualität	5
Kapitel 2. Die Geschlechtszellen der Metazoen	18
Kapitel 3. Die sogen. Reifeteilung der Geschlechtszellen	35
Kapitel 4. Die Befruchtung	44
Kapitel 5. Fortpflanzungsarten und Generationswechsel.	73
Kapitel 6. Der Ursprung der Geschlechter	87
Kapitel 7. Die essentiellen Geschlechtsmerkmale und ihre Wandlungen	111
Kapitel 8. Die akzessorischen Geschlechtsmerkmale und ihre Wandlungen	122
Kapitel 9. Das Weibchen und Männchen als Ganzes	150
Literaturverzeichnis	165
