

holt sich somit eine Erscheinung, welche im Tierreich eine weite Verbreitung besitzt und zu der höheren Entwicklung desselben beiträgt, zunächst tritt eine Vervielfältigung der Teile (hier der Segmente) ein, dann wieder eine Arbeitsteilung, so daß das Endresultat ein vielgestaltiges, trotzdem aber wieder einheitlich organisiertes Ganze ist.

## II. Allgemeine Entwicklungsgeschichte.

Da jede Entwicklung mit einem Akt der Zeugung beginnt, so haben wir zunächst in diesem Kapitel zu erörtern, in welcher Weise Organismen neu entstehen können. Wenn wir hierbei allein das Gebiet des Beobachteten berücksichtigen wollten, so müßten wir uns an den alten Satz des berühmten Engländers Harvey halten: *Omne vivum ex ovo*, und, denselben modifizierend, sagen: *Omne vivum ex vivo*, daß jeder lebende Organismus von einem anderen lebenden Organismus abstammt. Wir müßten uns auf die Entstehungsweisen beschränken, welche man als *Tocogonie* oder *Elternzeugung* bezeichnet hat. Die große Bedeutung, welche jedoch die Lehre von der elternlosen Zeugung oder der *Urzeugung* in der Neuzeit durch die *Descendenztheorie* gewonnen hat, macht ein Eingehen auf dieselbe an dieser Stelle nötig.

### 1. *Generatio spontanea*. Archigonie.

Die alten Zoologen, selbst Aristoteles, gaben an, daß zahlreiche Tiere, darunter auch höher organisierte Formen, wie die *Frösche* und die meisten *Insecten*, aus dem Schlamm durch Urzeugung entstehen. Erst im 17. und 18. Jahrhundert fand diese Lehre ihre energischen Gegner in Spallanzani, Francesco Redi, Rüssel v. Rosenhof, Swammerdam u. a., welche den experimentellen Beweis beizubringen suchten, daß alle Tiere Eier legen, welche durch Samen befruchtet werden müssen, um sich weiter zu entwickeln. Gegenüber diesen überzeugenden Untersuchungen flüchtete sich die Lehre von der Urzeugung auf das Gebiet der Naturgeschichte der niederen Tiere. Sie fand hier neue Stützpunkte in dem Auftreten der Parasiten im Innern anderer Tiere, welche bei Beginn ihres Lebens zweifellos frei von Inwohnern gewesen sein mußten. Die Parasitologen nahmen an, daß die Parasiten aus dem überschüssigen plastischen Material ihrer Wirte vollkommen neu entstanden, bis durch eine Reihe epochemachender Arbeiten die Wege festgestellt wurden, auf denen die sich aus Eiern entwickelnden Jugendformen der Parasiten in den Körper ihres Wirtes hinein gelangen. — Als Beweis für die Lehre von der Urzeugung galt endlich bis in die Neuzeit die Tatsache, daß sich in gänzlich unbelebten Gläsern mit Wasser nach einiger Zeit tierisches und pflanzliches Leben bemerkbar macht, daß namentlich einzellige Organismen, *Infusionstierchen* etc., in solchen Gläsern auftreten, daß ferner organische Flüssigkeiten infolge der Entwicklung niederster Pflanzen, der *Bakterien*, in Fäulnis übergehen. Jetzt wissen wir, daß in allen diesen Fällen Keime von Organismen, welche durch die Luft verschleppt worden waren, Veranlassung zu der Neuent-

wicklung von Leben gewesen sind. Tötet man durch Erhitzen der Gläser und Kochen der Flüssigkeiten die Keime ab und verhindert man durch geeignete Verschlusmittel den Zutritt neuer Lebensträger, so bleibt eine derartige „sterilisierte Flüssigkeit“ dauernd unverändert. Freilich hat sich dabei herausgestellt, daß die Keime, namentlich von *Bakterien*, eine ganz außergewöhnliche Widerstandskraft entwickeln können und nicht selten mehr als 10 Minuten gekocht werden müssen, ehe sie zugrunde gehen. Als Endresultat aller neueren Versuche und Beobachtungen kann nur das Eine gelten, daß die derzeitige Existenz einer Urzeugung nicht bewiesen ist. Nun fragt es sich: mit welchem Rechte kann man daraus folgern, daß Urzeugung weder existiert, noch je existiert hat?

Wer entsprechend den Lehren der Astronomie die Ansicht vertritt, daß unser Erdball sich einmal in einem feurig-flüssigen Zustand befunden hat und erst allmählich erkaltete, muß annehmen, daß das Leben auf der Erde nicht von Urewigkeit existierte, sondern einmal einen Anfang gehabt hat. Will er ferner nicht einen übernatürlichen Schöpfungsakt oder willkürlich aufgestellte Hypothesen, wie die von der Verschleppung lebender Keime von anderen Weltkörpern mittelst der Meteore, zur Erklärung heranziehen, so bleibt ihm nur die Hypothese übrig, daß nach den Gesetzen der Affinität oder chemischen Wahlverwandtschaft Verbindungen von Kohlenstoff, Sauerstoff, Wasserstoff, Schwefel und Stickstoff sich zusammengefügt haben, um lebende Substanz zu erzeugen. Diesen Prozeß nennt man Urzeugung. Da der Kohlenstoff, Sauerstoff, Stickstoff etc., welche jetzt in Organismen festgelegt sind, damals noch disponibel waren, mögen die Bedingungen für die Entstehung organischer Verbindungen, durch deren weiteres Zusammentreten das Leben möglich wurde, günstiger gewesen sein. So gestaltet sich die Hypothese von der ersten Entstehung des Lebens durch Urzeugung zu einem logischen Postulat. Die Lehre kann aber nicht dahin ausgedehnt werden, daß auch jetzt noch Urzeugung existiert. Da hierfür weder Beobachtungen, noch zwingende theoretische Erwägungen geltend gemacht werden können, liegt kein Grund vor, den Gegenstand hier weiter zu erörtern.

## 2. Elternzeugung oder Tocogonie.

Nach den vorausgeschickten Erörterungen haben wir uns hier nur mit den Fortpflanzungsarten, welche tatsächlich beobachtet worden sind, zu befassen, mit den Elternzeugungen. Dieselben zerfallen vornehmlich in zwei große Gruppen, die ungeschlechtliche und die geschlechtliche Zeugung, Monogonie und Amphigonie, zu denen noch eine dritte Gruppe hinzukommt, die gemischten Fortpflanzungsweisen.

### a) Ungeschlechtliche Fortpflanzung. Monogonie.

Zum Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung gehört zunächst, daß bei ihr nur ein einziger Organismus tätig ist. Da nun dieser Satz für gewisse geschlechtliche Fortpflanzungsweisen, wie für die Fortpflanzung hermaphroditer Tiere und die Parthenogenesis, ebenfalls zutrifft, so bedarf er noch der Erläuterung. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung muß auf Wachstumsvorgänge zurückgeführt werden, welche die Besonderheit haben, daß sie nicht zur Vergrößerung eines vorhandenen Individuums, sondern zur Bildung neuer Individuen führen. Worin diese Besonder-

heit des Wachstums besteht, und wie sie bedingt ist, ist unbekannt. Beachtenswert ist in dieser Hinsicht, daß viele Tiere sich ungeschlechtlich vermehren, ehe sie ihre normale Größe erreicht haben (Knospungen im Embryonal- und Larvenleben der *Bryozoen* und *Tunicaten*). Das die Fortpflanzung vorbereitende Wachstum des Organismus kann nun entweder ein allgemeines sein und zu einer gleichmäßigen Vergrößerung des Tieres in allen seinen Teilen führen, oder es ist lokalisiert und bedingt eine partielle Vergrößerung und demgemäß die Bildung eines Auswuchses in der Gegend des gesteigerten Wachstums; im ersteren Falle kommt es zur Teilung, im letzteren Falle zur Knospung.

Bei der Teilung (Fig. 118, 152 und 153) zerlegt sich ein Tier in 2 oder mehr untereinander gleichwertige Stücke, so daß es nicht möglich ist, Mutter- und Tochtertiere zu unterscheiden; denn das ursprüngliche Tier hat sich vollkommen in die junge Generation aufgelöst. Die Teilung ist gewöhnlich eine Querteilung, wobei die Teilebene senkrecht zur Längsachse des Tieres steht. Seltener ist Längsteilung, am seltensten die Schrägteilung (die Teilungsebene schneidet in der Richtung der Längsachse durch oder bildet mit ihr einen spitzen Winkel.)

Knospung.

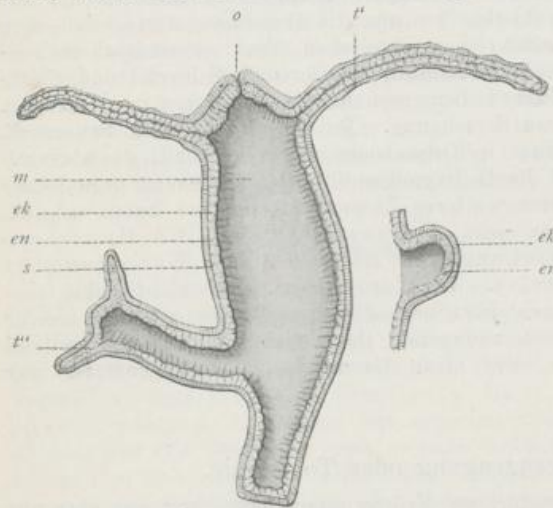


Fig. 93. A *Hydra grisea* in Knospung auf dem optischen Längsschnitt, daneben B erste Anlage einer Knospe. en Entoderm, ek Ectoderm, s Stützlamelle, t' Tentakeln des Muttertieres, t'' Tentakeln der Knospe, m Magen, o Mundöffnung.

Bei der Knospung sind die sich ergebenden Produkte ungleichwertig. Das eine Tier führt den Bau des Muttertieres weiter. Der durch lokales Wachstum bedingte Auswuchs dagegen, die Knospe, erscheint als eine Neubildung, als das Tochterindividuum. Immerhin ist der Unterschied zwischen Teilung und Knospung kein unvermittelter. Wenn wir von der Zweiteilung ausgehen, so wird dieselbe sich der Knospung in gleichem Maße nähern, als die Teilprodukte ungleich werden, so daß das

eine mehr und mehr den Charakter einer Knospe, das andere den Charakter des fortexistierenden Muttertieres annimmt. Solche Übergänge sind namentlich bei der terminalen Knospung möglich, bei welcher die Knospe in der Verlängerung des Muttertieres an dem einen Ende der Hauptachse auftritt (Fig. 182). Der Charakter der Knospung ist dagegen unverkennbar, wenn die Knospe unter Neubildung ihrer Körperachse als ein seitlicher Auswuchs der Mutter entsteht (Fig. 93), oder wenn von einem gemeinsamen Muttertier gleichzeitig zahlreiche Knospen abgeschnürt werden (Fig. 22) (laterale oder multiple Knospung).

## b) Geschlechtliche Fortpflanzung. Amphigonie.

Die geschlechtliche Fortpflanzung setzt gewöhnlich zwei Tiere, ein männliches und ein weibliches, voraus; die Fortpflanzungszellen des einen, die Eier, müssen von den Fortpflanzungszellen des anderen, den Spermatozoen, befruchtet werden und erhalten dadurch die Fähigkeit, sich zu einem neuen Organismus zu entwickeln. Da es nun hermaphrodite Tiere gibt, welche Eier und Spermatozoen gleichzeitig erzeugen, und da für viele derselben wenigstens die Möglichkeit der Selbstbefruchtung sicher erwiesen ist, so ist es klar, daß der Schwerpunkt bei der Definition der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht auf die Individuen, sondern auf deren Geschlechtsprodukte gelegt werden muß. Das Wesen der geschlechtlichen Fortpflanzung würde demnach in der Vereinigung der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen zu suchen sein.

Diese Erklärung paßt für die weitaus überwiegende Mehrzahl der Fälle, namentlich für alle die Fälle, von denen der Begriff „geschlechtliche Fortpflanzung“ abgeleitet wurde. Im Laufe der letzten 20 Jahre ist jedoch in überzeugender Weise bewiesen worden, daß zwei Fortpflanzungsweisen, welche man früher zur Monogonie rechnete, die Parthenogenese und die Pädogenese, als besondere Modifikationen der geschlechtlichen Fortpflanzung angesehen werden müssen, obwohl sie den oben aufgestellten Bedingungen nicht vollkommen genügen. In beiden Fällen entwickeln sich die Eier, ohne daß eine Befruchtung durch Samen vorausgegangen wäre, aus eigenem, innerem Antriebe. Bei der Pädogenese kommt noch das Besondere hinzu, daß die Fortpflanzung sich an Tieren vollzieht, welche das Ende der normalen Entwicklung nicht erreicht haben: es pflanzen sich z. B. die Larven gewisser *Fliegen* durch Eier fort, ohne sich verpuppt zu haben und zu Fliegen geworden zu sein. Pädogenese ist somit die Parthenogenese eines jugendlichen Organismus.

Partheno-  
genesis. Pac-  
dogenesis.

Zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern kennen wir keine prinzipiellen Unterschiede. Dagegen ist ihre Gleichwertigkeit in einzelnen Fällen in völlig sicherer Weise bewiesen, so bei den *Bienen*, bei denen der Entscheid, ob die Eizellen von der Königin mit Samenfäden versehen werden oder nicht, im Moment der Eiablage erst getroffen wird, wovon es weiter abhängt, ob sie weibliche (befruchtete Eier) oder männliche Tiere (unbefruchtete Eier) liefern werden. Parthenogenese ist daher nicht eine ungeschlechtliche Fortpflanzung, welche die geschlechtliche vorbereitet, sondern vielmehr eine Fortpflanzung, welche aus der geschlechtlichen abgeleitet werden muß; sie ist eine geschlechtliche Fortpflanzung, bei welcher es zu einer Rückbildung der Befruchtung gekommen ist. Es wäre daher den natürlichen Verhältnissen viel entsprechender, wenn man nicht geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung einander gegenüber stellen wollte, sondern Fortpflanzung durch Geschlechtszellen und vegetative oder Wachstumsfortpflanzung (Teilung, Knospung).

Die Unterschiede der Geschlechtszellen von den ungeschlechtlichen Fortpflanzungskörpern, den Teilstücken und Knospen, ergeben sich aus ihren Beziehungen zu den Lebensprozessen des Tieres. Die Zellen einer Knospe haben vor Eintritt der Fortpflanzung an den Lebensprozessen des Tieres Anteil gehabt, sie waren functionierende oder „somatische“ Zellen. Wenn bei unserem *Süßwasserpolyt* eine Knospe entsteht, so ist das Zellenmaterial, welches zur Verwendung kommt, bisher vom Mutter-

tier ganz ebenso verwandt worden, wie die übrigen Teile der Körperwand (Fig. 93). Die Geschlechtszellen eines Tieres sind dagegen dauernd oder wenigstens auf längere Zeit von den Lebensverrichtungen ausgeschlossen, als Zellen, welche in einem Ruhezustand verharren haben, deren Lebensenergie während dieser Ruhe geschont worden ist. Daher fehlen auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung die Beziehungen zum Wachstum, welche bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung so auffällig sind. Denn wenn auch häufig die geschlechtliche Fortpflanzung erst nach beendigem Körperwachstum eintritt, so kommt es doch ebenso häufig und noch häufiger vor, daß Tiere, wie z. B. alle *Fische*, noch nach Eintritt der Geschlechtsreife auf das Doppelte und Mehrfache ihrer Körpergröße weiterwachsen. Die geschlechtliche Fortpflanzung ist eben keine besondere Form des Wachstums, sondern eine völlige Erneuerung des Organismus, eine Verjüngung desselben. Daraus erklärt sich die wichtige Erscheinung, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung am verbreitetsten ist bei niedrig organisierten Tieren (*Cölenteraten*, *Würmern*), dagegen bei *Wirbeltieren*, *Mollusken*, *Arthropoden* fehlt. Je höher die Organisation des Tieres ist, je mehr sich die Lebensenergie seiner Zellen verbrauchen muß, um den gesteigerten Ansprüchen an die Leistungsfähigkeit zu genügen, um so notwendiger ist die geschlechtliche Fortpflanzung. Beachtenswert ist ferner, daß Teilung und Knospung vornehmlich bei festgewachsenen oder sesshaften oder wenig beweglichen Formen vorkommt (*Cölenteraten*, *Bryozoen*, *Ascidien*, *Oligochaeten*), ein Zeichen, daß die Verbreitung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung auch von der Lebensweise bestimmt wird.

### c) Kombinierte Fortpflanzungen.

Sehr häufig kommen bei einer und derselben Tierspecies zweierlei Fortpflanzungsweisen nebeneinander vor. Viele *Corallen* und *Würmer* haben sowohl die Fähigkeit, sich durch Teilung oder Knospung zu vermehren, als auch Eier und Spermatozoen zu bilden; andere Tiere wiederum besitzen zwar keine ungeschlechtliche Fortpflanzung, ihre Eier aber entwickeln sich je nach Umständen entweder parthenogenetisch oder nach vorausgegangener Befruchtung. Das Auftreten von zweierlei Fortpflanzungsarten ist nun vielfach in der Weise geregelt, daß Individuen mit verschiedener Fortpflanzung in einem ganz bestimmten Rhythmus miteinander alternieren. Man nennt eine derartige Entwicklung Generationswechsel im weiteren Sinne und unterscheidet zwei besondere Formen desselben, die Metagenesis oder den Generationswechsel im engeren Sinne (progressiven Generationswechsel) und die Heterogonie (regressiven Generationswechsel).

Progressiver Generationswechsel. Generationswechsel im engeren Sinne oder Metagenesis ist der Wechsel von mindestens zwei Generationen, von denen die eine sich ausschließlich oder doch vorwiegend geschlechtlich, die andere nur ungeschlechtlich, durch Teilung oder Knospung, vermehrt, die andere heißt die Amme, die zweite das Geschlechtstier. Das beste Beispiel liefert die Fortpflanzung der *Hydromedusen* (Fig. 94). Die Ammen sind hier die *Polypen*, welche meist zahlreich untereinander zu einer Kolonie vereint sind, niemals Geschlechtsorgane erzeugen, wohl aber durch Knospung Geschlechtstiere, die *Medusen*. Die *Medusen* sind den *Polypen* vollkommen unähnlich, viel höher organisiert, freibeweglich; sie haben nur ausnahmsweise die ungeschlechtliche Fortpflanzung bewahrt;

dagegen entwickeln sie Spermatozoen und Eier, aus denen wiederum die festsitzenden Ammen, die Polypen, entstehen. Das Beispiel lehrt zugleich, daß beim Generationswechsel nicht nur ein Unterschied in der Fortpflanzungsweise vorhanden ist, sondern daß meistens noch dazu ein Unterschied in der Gestalt und Organisation kommt. Zwischen *Polyp* und *Meduse* ist der Unterschied so groß, daß man beide, obwohl Repräsentanten derselben Art, lange Zeit in ganz verschiedenen Klassen des Tierreichs unterbrachte. — In manchen Fällen kann sich der Generationswechsel noch dadurch komplizieren, daß zwei ungeschlechtliche Generationen aufeinander folgen, ehe die Rückkehr zur geschlechtlichen

Fortpflanzung eintritt: dann spricht man von Großamme, Amme und Geschlechtstier.

Die Heterogonie unterscheidet sich von dem gewöhnlichen Generationswechsel oder der Metagenesis dadurch, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Parthenogenesis ersetzt ist. Es alternieren somit Tiere von manchmal ganz verschiedenem Bau, von denen die einen von befruchteten, die anderen von unbefruchteten Eiern abstammen. Gewisse *Krebse*, die *Daphniden*, zeigen die Heterogonie in typischer Weise. Lange Zeit im Jahre findet man nur Weibchen, die sich parthenogenetisch durch Sommereier vermehren; vorübergehend treten dann Männchen auf; es werden die befruchteten Wintereier gebildet, aus denen wiederum parthenogenetische Generationen hervorgehen.

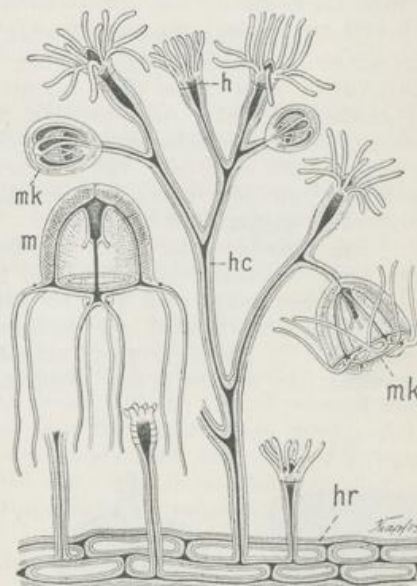


Fig. 94. *Bougainvillea ramosa* (aus Lang).  
h Hydranthen, welche Medusenknospen (mk) erzeugen (Ammen), m losgelöste Meduse, *Margelitis ramosa* (Geschlechtstier); hr Hydrorhiza; hc Hydrocaulus.

Die Heterogonie hat man vielfach von der Metagenesis nicht genügend unterschieden, meistens deswegen, weil man die parthenogenetische Fortpflanzung für eine ungeschlechtliche hielt: so bei den *Trematoden*. Die geschlechtsreifen *Distomen* erzeugen die ganz abnorm gestalteten Sporocysten, diese liefern parthenogenetisch wieder die Larven der *Distomen*, die Cercarien. Lange Zeit huldigte man hier der Ansicht, daß die Zellen, aus denen die Cercarien abstammen, keine Eier, sondern „innere Knospen“, „Keimkörner“ seien (Fig. 213). — Unter die Heterogonie hat man andererseits auch Fortpflanzungsweisen aufgenommen, bei denen gar keine Parthenogenesis vorkommt. Man nennt Heterogonie auch die Fälle, wo zwei Generationen alternieren, welche nur verschiedene Gestalt und Organisation haben. In der Froschlunge wohnt ein früher „*Ascaris nigrovenosa*“ genannter hermaphroditer Wurm; er erzeugt die getrenntgeschlechtliche, im Schlamm lebende *Rhabditis nigrovenosa*, aus deren Eiern wieder die Froschascariden entstehen.

### Allgemeine Erscheinungen der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung kommt eine Reihe von Entwicklungsvorgängen zur Beobachtung, welche in prinzipiell gleicher Weise bei allen vielzelligen Tieren wiederkehren und daher hier im Zusammenhang besprochen werden sollen; das sind 1. die Reife der Eier, 2. der Befruchtungsprozeß, 3. der Furchungsprozeß, 4. die Bildung der drei Keimblätter.

#### 1. Eireife.

Das Ei mit dem großen, bläschenförmigen Kern, dem Keimbläschen, wie wir es in der Histologie kennen gelernt haben, die „Ovocyte“ oder das „Vorei“, kann noch nicht befruchtet werden; um befruchtungsfähig zu werden („Reife“), muß es eine Summe von Veränderungen durchmachen, die Reifeerscheinungen, welche darin bestehen, daß das Keimbläschen durch den sehr viel kleineren Eikern ersetzt wird, und daß gleichzeitig an dem einen Pol des Eies die Richtungskörperchen (Polarkörperchen) abgeschnürt werden.

Bildung der  
Richtungskörperchen.

Das Keimbläschen macht mit den Umwandlungen den Anfang, indem seine Wandung aufgelöst, sein Inhalt zum Teil dem Protoplasma des Eies beigemengt, zum Teil zur Bildung einer Kernspindel verbraucht wird. Die letztere, auch die Richtungsspindel genannt, stellt sich mit ihrer Achse in einem Eiradius ein, so daß ihr einer Pol dem Centrum zugewandt, der andere in der oberflächlichsten Schicht des Eies befestigt

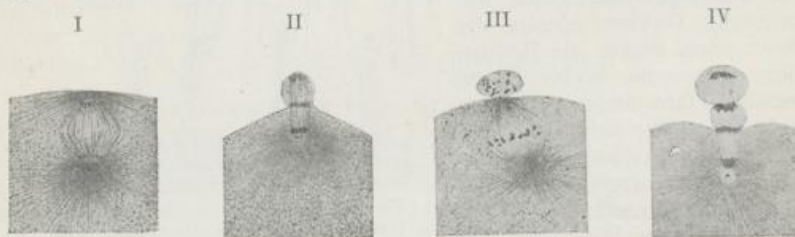


Fig. 95. Eireife von *Physa fontinalis* (nach Kostanecki). I erste Richtungsspindel, II Bildung des ersten Richtungskörperchens, III erster Richtungskörper und zweite Richtungsspindel, IV zweiter Richtungskörper in Bildung.

ist (Fig. 95 I). Nunmehr beginnt ein regelmäßiger Zellteilungsprozeß, nur daß die Teilprodukte sehr ungleich groß sind; das größere Teilstück ist das Ei, das kleinere, ganz unansehnliche Teilstück ist der Richtungskörper (Fig. 95 II, III). Letzterer erhebt sich über die Eioberfläche als ein Hügel empor, in den die Richtungsspindel mit ihrer einen Hälfte hineinragt; bei der Abschnürung wird diese Hälfte in den Richtungskörper hinübergenommen.

Der im Ei verbleibende Teil der Richtungsspindel ergänzt sich sofort zu einer neuen Spindel; die Zellknospung wiederholt sich und führt zur Bildung des zweiten Richtungskörpers (Fig. 95 IV). Infolgedessen liegen an dem einen Ende des Eies zwei kleine Zellen, in vielen Fällen sogar drei, da während der Bildung des zweiten Richtungskörpers der erste sich ebenfalls noch einmal geteilt haben kann. Der nach der zweiten Teilung noch übrige Rest der Richtungsspindel ist zu einem ruhenden bläschenförmigen Kern, welchen wir Eikern nennen, geworden, das

charakteristische Merkmal des reifen, befruchtungsfähigen Eies. Mit anderen Worten, durch doppelte Teilung sind aus dem unreifen Ei 4, resp. 3 Zellen entstanden, von denen die eine bei weitem den größten Teil der ursprünglichen Zellenmasse übernommen hat und das reife Ei darstellt, während die übrigen zwei oder drei Zellen kleine Körper sind, gleichsam rudimentäre Eier. Den Namen Richtungskörperchen haben dieselben dem Umstand zu verdanken, daß ihre Lage in sehr vielen Fällen eine bestimmte Orientierung im Ei ermöglicht: man kann durch das Ei einen Durchmesser, die Hauptachse, legen, dessen eines Ende durch die Richtungskörperchen bezeichnet wird. Mit Rücksicht auf spätere Entwicklungsprozesse nennt man dieses Ende den animalen Pol des Eies, das entgegengesetzte Ende den vegetativen Pol.

In vielen Fällen verläuft die Eireife schon vor der Besamung des Eies entweder im Eierstock oder im Anfang der Ausführwege. Bei manchen Tieren tritt dagegen eine Ruhepause ein, wenn die erste Richtungsspindel gebildet worden ist, oder das Ei beharrt sogar auf dem Stadium des Voreies; das Ei bedarf dann des Zusatzes von Samen, damit die Reifevorgänge eingeleitet oder bis zur Bildung des Eikerns zu Ende geführt werden. Diese Abhängigkeit der letzten Reifeerscheinungen vom Eintritt der Befruchtung hat lange Zeit zu dem Irrtum geführt, daß die Bildung der Richtungskörper einen Teil der Befruchtungsvorgänge selbst ausmache. — Die Reifeteilungen des Eies besitzen ihr Gegenstück in den Reifeteilungen der männlichen Geschlechtszellen. Wie die Ovocyten durch zwei Teilungen vier Zellen liefern, drei Richtungskörper und ein Reifei, so teilt sich die der Ovocyte vergleichbare Spermatocyte in vier Spermatiden. Doch besteht der Unterschied, daß alle vier Spermatiden zu Spermatozoen werden. Daß von den vier Geschlechtszellen im weiblichen Geschlecht drei (die Richtungskörper) rudimentär werden, die vierte allein zum Ei wird, erklärt sich aus der Notwendigkeit, das Ei behufs seiner Entwicklung reicher mit entwicklungsfähigem Material auszustatten.

## 2. Befruchtung.

Wenn man den Ausdruck „Befruchtung“ im wissenschaftlichen Sinne anwenden will, so muß man ihn auf die intimen Vorgänge beschränken, welche sich nach dem Zusammentreffen der Eier und Spermatozoen im Innern der ersteren abspielen und mit einer vollkommenen Verschmelzung beider Geschlechtszellen endigen; dagegen muß man besondere Ausdrücke für die vorbereitenden Vorgänge wählen, welche den Zweck haben, die Befruchtung zu ermöglichen. Sehr häufig ist zu diesem Zweck die aktive Übertragung des Samens von dem Männchen auf das Weibchen nötig, die Begattung; indessen nicht immer. Bei vielen wasserbewohnenden Tieren, namentlich bei den meisten *Fischen*, *Echinodermen*, *Cölenteraten*, werden Eier und Spermatozoen in das Wasser entleert, und der Zufall bedingt ihre Vereinigung, die Besamung der Eier. Man kann dann, was sich in der Natur vollzieht, künstlich erzielen; man kann z. B. aus dem Uterus eines *Froschweibchens* die Eier entnehmen und mit Sperma des Männchens besamen, oder durch geeigneten Druck auf den Laib laichreifer *Fische* die Eier in einer Schüssel sammeln und einige Tropfen des ebenfalls durch Druck entleerten Samens mit einer Federfahne über dieselben ausbreiten und das Ganze mit Wasser übergießen (künstliche

Begattung.

Besamung.

Befruchtung, besser künstliche Besamung). Man kann so eine vollkommen normale Entwicklung erzielen.

Befruchtung.

Gehen wir nun auf die Befruchtungsvorgänge im engeren Sinne ein, so beginnen dieselben mit dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei. Gewöhnlich ist das Ei von einer gallertigen Hülle, dem Chorion, umgeben, auf dessen Oberfläche die Spermatozoen bei der Besamung haften bleiben und durch das sie sich durchbohren, bis sie die Oberfläche des Dotters erreichen (Fig. 96). Da das Chorion namentlich bei Eiern, welche im Trocknen abgelegt werden, hart und unnachgiebig sein kann, existiert häufig an ihm eine besondere Einrichtung, welche den Spermatozoen den Zugang ermöglicht, der Mikropylapparat; derselbe ist ein einziger, das Chorion durchbohrender Kanal, wie bei den *Fischen*, oder ein ganzes Bündel solcher Kanäle, wie bei fast allen *Insecten*.

Mono-  
spermie,  
Polyspermie.

Durch die Gallerthülle oder den Mikropylkanal können viele Spermatozoen eindringen; in das Ei selbst gelangt unter normalen Verhältnissen bei den meisten Tieren nur ein einziges. Demjenigen Spermatozoon, welches einen, wenn auch noch so kleinen Vorsprung vor den übrigen gewonnen hat, sendet das Ei einen Fortsatz entgegen, auf welchem es in das Innere des Dotters einwandern kann. Damit wird das Ei unzugänglich für alle übrigen Samenfäden, welche unbenutzt zugrunde gehen. Nur bei krankhaft veränderten oder durch langes Liegen geschädigten Eiern kann es vorkommen, daß 2 oder mehr Spermatozoen eindringen. Der normalen

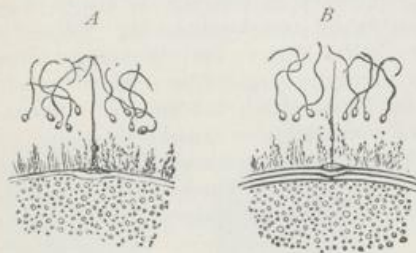


Fig. 96. Ei von *Asterias glacialis* während der Befruchtung. *A* Eindringen des Spermatozoons, *B* das Spermatozoon ist eingedrungen, die Dottermembran gebildet (nach Fol).

Eies ausgeschieden wird, wenn ein Spermatozoon die Befruchtung vollzogen hat. Innerhalb der Dottermembran zieht sich der Körper des Eies unter Entleerung flüssiger Bestandteile auf ein kleineres Volumen zusammen, so daß zwischen Dottermembran und Eioberfläche ein Zwischenraum entsteht, an welchem man befruchtete Eier leicht erkennen kann (Fig. 96 *B*).

Bei den großen dotterreichen Eiern mancher *Insecten* und *Wirbeltiere* dringen auch unter normalen Verhältnissen mehrere Spermatozoen ein (physiologische Polyspermie). Dadurch wird aber die prinzipielle Auffassung vom Wesen der Befruchtung nicht geändert. Denn auch dann verschmilzt nur ein Samenkern mit dem Eikern, während die anderen nach mehrfachen Teilungen schließlich doch noch zugrunde gehen.

Physio-  
logische  
Polyspermie.

Wenn das Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist, dann sind von seinen Bestandteilen der Kopf und das das Centrosoma enthaltende Mittelstück noch erkennbar — nach der in der Histologie gegebenen Deutung

Einfachbefruchtung oder Monospermie haben wir die Di- und Polyspermie, die Mehrfachbefruchtung, als pathologische Erscheinung entgegenzustellen. Im Ei existieren gegen diese anormalen Befruchtungen Schutzvorrichtungen, welche durch Abnahme der Lebensenergie außer Tätigkeit gesetzt werden. Eine dieser Schutzvorrichtungen, aber keineswegs die einzige, ist die Bildung der Dottermembran, einer undurchgängigen Hülle, die plötzlich von der Oberfläche des

die chromatischen und achromatischen Teile des Kerns des Spermatozoons oder des Spermakerns —, während der Schwanzfaden und das etwa vorhandene Protoplasma vom Dotter des Eies assimiliert worden sind. Im Protoplasma des Eies erzeugt das Centrosoma des Spermakerns eine intensive Strahlung, wie sie auch während der Teilung beobachtet wird.

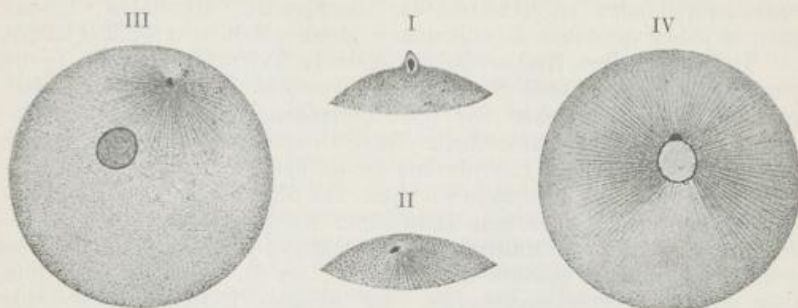


Fig. 97. Vier Befruchtungsstadien von *Strongylocentrotus lividus* (nach Kostanecki). I Eindringen des Spermatozoons, II Drehung des Spermakerns, III Spermakern auf der Wanderung zum Eikern, IV Vereinigung von Ei- und Spermakern. (In I und II sind nur kleine Teile des Eies dargestellt).

Die Strahlung voran, wandert der Spermakern auf den Eikern zu, bis er ihn erreicht hat (Fig. 97) und mit ihm zum Furchungskern verschmilzt. Jetzt teilt sich das Centrosoma in zwei Tochtercentrosomen, welche sich an entgegengesetzte Enden des Kerns begeben und ihn zur Teilung veranlassen. So wird der Furchungskern zur Furchungsspindel, die sich teilt und damit den Anstoß zur Embryonalentwicklung, zu den als Furchungsprozeß bekannten successiven Teilungen gibt. Da erst mit der Vereinigung der Geschlechtskerne die Befruchtung abgeschlossen ist, so gelangen wir zu dem fundamental wichtigen Satz, daß das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung von Ei- und Spermakern besteht.

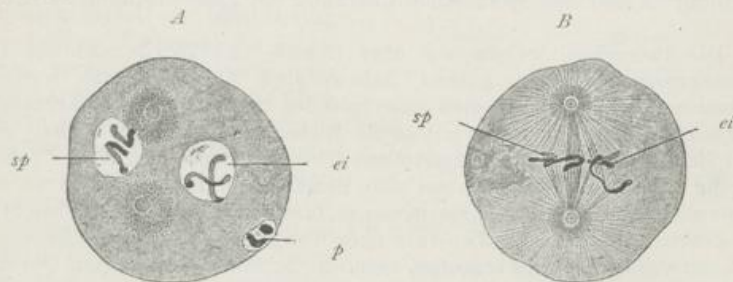


Fig. 98. Befruchtung von *Ascaris megalocephala* (nach Boveri). A Die Spindelenden (Centrosomen) gebildet, B die Spindel fertiggestellt, *sp* Spermakern, resp. die aus ihm hervorgehenden Chromosomen, *ei* Eikern, *p* Richtungskörperchen.

In vielen Fällen kann eine Abkürzung der Entwicklung eintreten, indem das Stadium des Furchungskerns ausfällt und das Material von Eikern und Spermakern ohne vorherige Vereinigung direkt in die Furchungsspindel übergeführt wird. Diese Fälle ändern nichts an dem oben aufgestellten Satz: wohl aber sind sie wichtig, weil sie deutlicher erkennen

lassen, in welcher Weise sich die beiden Kerne am Aufbau der Furchungsspindel beteiligen. Es ergibt sich, daß von den Chromosomen, d. h. den chromatischen Elementen, welche die Äquatorialplatte der Spindel bilden, genau die eine Hälfte vom Eikern, die andere vom Spermakern geliefert wird. Denn ehe noch die Spindel entstanden und die Kontur der beiden Kerne geschwunden ist, sind die für die Spindel bestimmten Chromosomen in jedem derselben in vollkommen gleicher Zahl entwickelt (Fig. 98).

Vererbung.

Die mitgeteilten Beobachtungen über die Befruchtung haben in der Neuzeit eine sichere Basis für die Lehre von der Vererbung geliefert. Unter Vererbung verstehen wir die Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf die Nachkommenschaft. Diese Übertragung erfolgt im großen und ganzen mit gleicher Energie von seiten des Vaters wie der Mutter. Denn wenn wir aus zahlreichen Fällen das Mittel ziehen, so sind die Eigenschaften des Kindes eine Resultante, welche zwischen den Eigenschaften von Vater und Mutter die Mitte hält; oder mit anderen Worten, die männlichen und weiblichen Individuen, im Durchschnitt betrachtet, haben gleichviel Vererbungsenergie. Da bei allen Tieren mit äußerlicher Befruchtung ein materieller Zusammenhang zwischen Eltern und Nachkommenschaft nur durch die Geschlechtszellen vermittelt wird, so müssen diese die Substanzen enthalten, welche die Vererbung bewirken. Ferner müssen bei der gleichen Vererbungsenergie beider Eltern die Vererbungssubstanzen im Ei und Spermatozoon in gleicher Menge vorhanden sein. Auf diesem Wege der Überlegung kommen wir dahin, mit großer Bestimmtheit die chromatische Kernsubstanz, welche die Chromosomen liefert, als den Träger der Vererbung zu bezeichnen. Denn da wir wissen, daß das Ei große Mengen von Protoplasma, das Spermatozoon aber nur die allergeringsten Spuren davon enthält, daß dagegen Eikern und Spermakern gleichviel Substanz und namentlich gleichviel Chromosomen zur Furchungsspindel liefern, so genügt nur das Chromatin des Kernes den Ansprüchen, welche wir an eine Vererbungssubstanz (Idioplasm) stellen müssen. Hiermit gewinnt eine früher schon geäußerte Ansicht weitere Stützen, daß der Kern der Träger der Vererbung ist und den spezifischen Charakter der Zelle bestimmt (cf. S. 55).

Determinantenlehre.

Die Tatsachen, welche wir über Samen- und Eireife und den Befruchtungsprozeß kennen gelernt haben, sind Ausgangspunkt weiterer Untersuchungen und daran sich anknüpfender theoretischer Betrachtungen geworden, welche in der Neuzeit große Bedeutung gewonnen haben, weil die Hoffnung besteht, die aufgestellten Theorien experimenteller Prüfung zugänglich zu machen. Auch haben sich Beziehungen herausgestellt zu den äußerst wichtigen, schon 1864 erschienenen, lange Zeit aber unberücksichtigt gebliebenen Experimenten Mendels über Vererbung bei Pflanzenhybriden. — Wenn wir die Geschlechtskerne, resp. die in ihnen enthaltenen Chromosomen als Träger der Vererbung auffassen, so will das besagen, daß gewisse Bestandteile der Chromosomen, der Kernsubstanz im engeren Sinn, die Anlagen zu den später sich entwickelnden, teils väterlichen, teils mütterlichen Eigenschaften des Kindes enthalten. Die einfachste Form, sich diesen Zusammenhang zwischen Anlage und Entwicklungsprodukt vorzustellen, ist die Determinantenlehre Weismanns. Wir wollen dieselbe unseren Betrachtungen zugrunde legen, wenn sich auch gegen sie vielerlei einwenden läßt. Wir stellen uns jeden Organismus vor als einen Komplex zahlloser Eigenschaften, als eine Art Mosaik, und in gleicher Weise die Anlagensubstanz des in die Entwicklung eintretenden Eies, das Idioplasm

oder die Chromosomenmasse, als ein entsprechendes Mosaik kleinster, den einzelnen Eigenschaften korrespondierender Anlageteilchen oder „*Determinanten*“. Jeder auf das Kind sich vererbenden, sei es latent bleibenden, sei es zum Ausdruck kommenden väterlichen oder mütterlichen Eigenschaft würde eine Determinante entsprechen. Die Struktur der Chromosomen würde demnach auf der gesetzmäßigen Gruppierung zahlloser Determinanten beruhen.

Das Vorkommen der Parthenogenese zeigt nun, daß ein Ei ohne Hinzutreten des Samenkerns einen normalen Organismus zu liefern vermag, daß die Chromosomen des Eies somit ausreichen, um alle zum Leben nötigen Eigenschaften zu liefern; noch beweisender ist die „künstliche Parthenogenese“, die Erscheinung, daß ein auf Befruchtung eingestelltes Ei durch chemische Einflüsse allein zu einer normalen Entwicklung angeregt werden kann. In entsprechender Weise reichen für eine normale Entwicklung auch die väterlichen Chromosomen aus. Denn ein Ei, aus dem man den Eikern entfernt hat und das man dann monosperm befruchtet, liefert ebenfalls einen Organismus, der mit allen zum Leben nötigen Eigenschaften ausgerüstet ist (Merogonie). Ein befruchtetes Ei muß somit für jede Elementareigenschaft zweierlei Determinanten besitzen, eine väterliche und eine mütterliche, oder, wenn wir diese Vorstellung auf die gesamte Vererbungsmasse übertragen, ein doppeltes „Sortiment von Chromosomen“. Ob eine bestimmte Eigenschaft in rein väterlicher oder rein mütterlicher Weise oder in einer verschieden abgestuften Kompromißform zwischen beiden erscheinen wird, würde von der Energie der beiden konkurrierenden Determinanten abhängen. Ist eine Determinante so übermächtig, daß die andere neben ihr nicht zur Geltung kommt, so wollen wir sie „dominierend“, die unterdrückte „recessiv“ nennen.

Merogonie,  
künstliche  
Partheno-  
genese.

Schon lange ehe man die Erscheinungen der Befruchtung kannte, hat Mendel durch Experimente an Pflanzen bewiesen, daß, wenn man Individuen kreuzt, welche sich rücksichtlich einer Eigenschaft erheblich unterscheiden, z. B. rücksichtlich der Blütenfarbe, die so erhaltenen Bastarde in vielen Fällen keine Mischformen sind, sondern sich ausschließlich nach dem einen der beiden Eltern richten. Als er rote und weiße Erbsen kreuzte, erhielt er, gleichgültig in welcher Richtung die Kreuzung vorgenommen wurde, nur rotblühende Formen. Die Determinanten für rote Blütenfarbe erwiesen sich als so sehr „dominierend“, daß die recessiven Determinanten für Weiß gar nicht zur Wirksamkeit gelangten (Prävalenz). Daß die „weißen Determinanten“ gleichwohl vorhanden waren, was nach den morphologischen Ergebnissen über Befruchtung selbstverständlich ist, stellte sich heraus, als die rotblühenden Bastarde durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt wurden (Fig. 99). Denn  $\frac{1}{4}$  ihrer Nachkommen blühte weiß; dieser Teil „züchtete auch weiterhin rein“, d. h. die weiße Farbe, das „recessive“ Merkmal, blieb in allen folgenden Generationen konstant; ein Zeichen, daß die dominierende Determinante, die Fähigkeit, rote Blüten zu treiben, aus den Geschlechtszellen vollkommen geschwunden war. Von den übrigen  $\frac{3}{4}$  züchtete  $\frac{1}{4}$  ebenfalls

Mendelsches  
Gesetz.

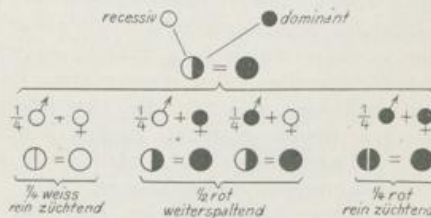


Fig. 99. Erläuterung der Mendelschen Vererbungslehre. Schwarz entspricht den rot, weiß den weiß blühenden Erbsen.

rein, aber rotblühend, ein Zeichen, daß hier das recessive Merkmal ganz geschwunden war. Die übrigen  $\frac{2}{4}$  verhielten sich genau wie die erste Hybridengeneration: da die rote Farbe ihrer Blüte nur durch die Prävalenz der roten Determinante über die gleichfalls vorhandene recessive weiße bedingt wurde, „spalteten“ diese  $\frac{2}{4}$  weiter „auf“ und ergaben in der nächsten Generation  $\frac{1}{4}$  rein weiße,  $\frac{1}{4}$  rein rote,  $\frac{2}{4}$  rote mit recessivem Weiß. Diese für alle Tier- und Pflanzenzüchter ungemein wichtige, in Zahlen ausdrückbare Gesetzmäßigkeit, das Mendelsche Gesetz, besser die Mendelsche Regel, hat sich im Tier- und Pflanzenreich in sehr vielen Fällen bewährt, häufiger bei Kreuzung von Varietäten als von Arten. Immerhin gibt es auch Ausnahmen, da es auch zur Bildung von Mischcharakteren kommen kann.

Chromosomen-  
reduction.

Conjugation  
der Chromo-  
somen.

Reductions-  
teilung.

Es gilt nun, die Resultate der Mendelschen Experimente mit den morphologischen Ergebnissen der neueren Reifungs- und Befruchtungslehre in Übereinstimmung zu bringen. Wir müssen zu dem Zweck die über die Rolle der Chromosomen gemachten Erfahrungen auf ihre hypothetischen Einheiten, die Determinanten, übertragen. Demnach gelangen die verschiedenartigen, einander entsprechenden Determinanten, in dem oben durchgeführten Beispiel die Determinanten für rote und weiße Blütenfarbe zugleich, in den Furchungskern und bei der Teilung desselben in dessen Abkömmlinge; sie gelangen in die Blütenzellen, wo sie nach Maßgabe ihrer Prävalenz die Blütenfarbe bestimmen; sie gelangen aber auch in die Geschlechtszellen, die Ovocyten und Spermatocyten der hybriden Generation. Die Geschlechtszellen besitzen nun in der den Reifeteilungen vorausgehenden sog. Wachstumsperiode nur die halbe Zahl der den Gewebszellen zukommenden Chromosomen. Man erklärt diese „Reduktion“ der gewöhnlichen Chromosomenzahl auf die Hälfte durch die an und für sich plausible, durch mancherlei Beobachtungen gestützte Annahme, daß die bisher getrennt gebliebenen väterlichen und mütterlichen Chromosomen sich vereinigt haben und zwar jedesmal Chromosomen von gleicher organologischer Bedeutung (Conjugation der Chromosomen). Demnach würden sich auch gleichwertige männliche und weibliche Determinanten vereinigen, in unserem Beispiel die Determinanten für rote und weiße Blüten. Würde dabei eine völlige Durchmischung beider eintreten, so würde eine nicht mehr auflösbare Mischeigenschaft entstehen; würde die Vereinigung dagegen nur zu einer Anlagerung führen, so würden bei weiteren Teilungen der Geschlechtszellen, den sogenannten Reifeteilungen, die beiderlei Determinanten und so auch die väterlichen und mütterlichen Eigenschaftsanlagen wieder getrennt werden können. Letzteres würde für die der Mendelschen Regel folgenden Fälle zutreffen. Die in den männlichen Geschlechtszellen vorhandenen, nur aneinandergesetzten weißen und roten Determinanten würden bei einer der beiden Reifeteilungen wieder getrennt (Reductionsteilung) und auf die Teilprodukte verteilt werden, so daß schließlich 2 Spermatozoen nur weiße, 2 nur rote Determinanten erhalten würden. Desgleichen würden am Ende der Reifung von den 4 weiblichen Zellen, den 3 Richtungskörpern und dem Reifei, 2 nur weiße, 2 nur rote Determinanten besitzen. Wenn man nun, wie es bei Selbstbefruchtung von Bastarden der Fall sein muß, derartiges Material zur Befruchtung benutzt, so ergeben sich 4 Möglichkeiten, welche nach den Wahrscheinlichkeitsgesetzen in gleichen Zahlen vertreten sein werden, da kein Grund vorliegt, eine Begünstigung der einen oder anderen Kombination anzunehmen: a)  $\frac{1}{4}$  rot ♂ + rot ♀ = rot blühende, auf die eine Ausgangsform zurückschlagende, rein züchtende Formen; b)  $\frac{1}{4}$  weiß ♂

+ weiß ♀ = weiß blühende, ebenfalls rein züchtende, aber auf die andere Ausgangsform zurückschlagende Formen; c)  $\frac{1}{4}$  rot ♂ + weiß ♀; d)  $\frac{1}{4}$  weiß ♂ + rot ♀. Die letzten  $\frac{2}{4}$  würden zwar auch rot blühen wie das erste  $\frac{1}{4}$ ; sie sind aber der Constitution ihrer Zellen nach Hybride wie ihre Eltern und müssen daher wie diese und in der gleichen Gesetzmäßigkeit weiter spalten. Die große Bedeutung der mitgeteilten Befunde ist offenkundig: sie besteht darin, daß es gelungen ist, eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den Konsequenzen der theoretischen Vorstellungen, die aus der Beobachtung der Reifungs- und Befruchtungerscheinungen gewonnen wurden, und wichtigen experimentell ermittelten Tatsachen nachzuweisen, es ist ferner bedeutsam, daß es gelungen ist, die so außerordentlich komplizierten Erscheinungen der Vererbung einer exakten, in mathematischen Formeln zum Ausdruck kommenden Erforschung zugänglich zu machen.

### 3. Furchungsprozeß.

Die befruchtete Eizelle teilt sich in rascher Aufeinanderfolge in 2, 4, 8, 16 etc. Zellen, die naturgemäß immer kleiner werden, da die Masse des Eies gar keine oder wenigstens keine entsprechende Zunahme erfährt. Man nennt die Zellen Furchungskugeln, den ganzen Vorgang den Furchungsprozeß, weil bei jeder Teilung auf der Oberfläche Furchen entstehen, die immer tiefer durchschnüren (Fig. 100). Im großen und ganzen herrscht die Regel, daß jede neue Furchungsebene sich möglichst senkrecht auf die vorhergehende stellt. Daher die Erscheinung, daß die drei ersten Furchungs-

Anordnung  
der Teil-  
furchen.

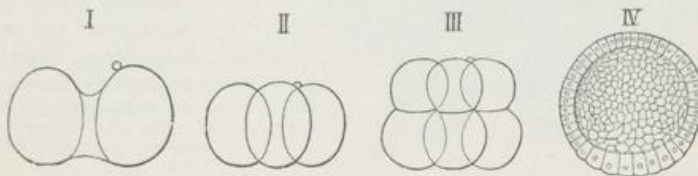


Fig. 100. Äquale Furchung von *Branchiostoma lanceolatum* (nach Hatschek) I Zweiteilung (Bildung der ersten Meridionalfurche), II Vierteilung (zweite Meridionalfurche gebildet, Furchungskugel 4 ist verdeckt), III Achtteilung (Äquatoralfurche, Furchungskugel 7 und 8 sind verdeckt), IV Blastula auf dem optischen Durchschnitt; eine einschichtige Zellenblase umgibt die Furchungshöhle. In I, II, III bezeichnet ein kleines Körperchen (Richtungskörperchen) den animalen Pol.

ebenen, welche die Zwei-, Vier- und Achtteilung veranlassen, fast bei allen Tieren gleich angeordnet sind. Den Vergleich mit der Erdkugel zugrunde legend, spricht man von einer ersten und zweiten Meridionalfurche (I, II) und nennt die dritte Furche die Äquatoralfurche (III). Die Kreuzungspunkte der beiden Meridionalfurchen liefern uns die Pole des Eies, den animalen und den vegetativen, so genannt, weil das Material des einen vorwiegend für animale Organe (Nervensystem), das Material des anderen für vegetative Organe (Darm) verwandt wird.

In der Entwicklungsgeschichte unterscheidet man verschiedene Arten des Furchungsprozesses, deren Besonderheiten von zwei Momenten bestimmt werden: 1. von der Masse des zur Ernährung des Eies dienenden Materials, des Nahrungsdotters, 2. von der Anordnung desselben. Der Nahrungsdotter wirkt hemmend auf die Teilung ein, da er ein Material darstellt, welches keiner aktiven Bewegung fähig ist und nur durch die Tätigkeit des Protoplasma auf die Furchungszellen verteilt wird. Je mehr

Einfluß des  
Dotters auf  
den Fur-  
chungspro-  
zeß.

die Masse dieses Ballastes im Verhältnis zum Protoplasma zunimmt, um so langsamer werden die Teilungsvorgänge verlaufen. Schließlich tritt ein Moment ein, wo der Widerstand des Dotters so groß wird, daß das Protoplasma der Arbeit nicht mehr vollkommen gewachsen ist; dann werden nur die protoplasmareicheren Partien des Eies geteilt, die dotterreicheren bleiben eine ungeteilte Masse. Man spricht in diesen Fällen von einer partiellen Furchung im Gegensatz zu dem gewöhnlichen und ursprünglicheren Verhalten, der totalen Furchung; ferner nennt man die Eier, welche die partielle Furchung zeigen, meroblastische, weil nur der abgefurchte Teil des Eies direkt zum Aufbau des Embryo oder des Sprosses (Blastos) verbraucht wird, während die ungeteilte Hauptmasse als Nährmaterial beim Wachstum dient. Die Eier mit totaler Furchung sind dagegen die holoblastischen.

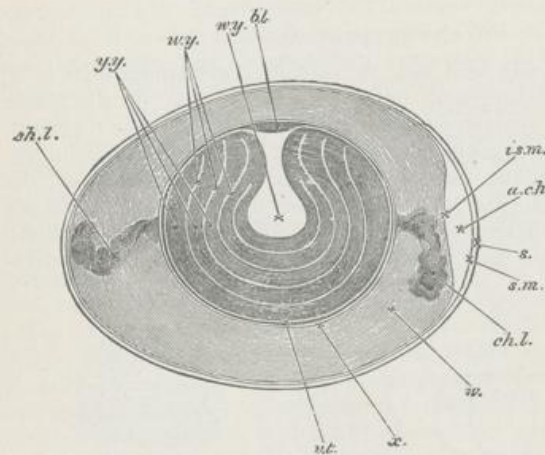


Fig. 101. Schematischer Längsschnitt durch ein Vogelei (aus Balfour). 1. das Ei: *b. l.* Keimscheibe, *w. y.* weißer Dotter, *y. y.* gelber Dotter. 2. Hüllen des Eies: *v. t.* Chorion, *x.* und *w.* innere und äußere Eiweißlage, *ch. l.* Chalazen, *i. s. m.* und *s. m.* innere und äußere Schalenhaut, dazwischen am rechten Ende *a. ch.* die Luftkammer, *s.* Schale.

Verteilung  
des Dotters.

Was nun zweitens die Anordnung des Dotters anlangt, so steht dieselbe in Beziehung zur Lage des Kerns. Entweder sammelt sich der Dotter konzentrisch um den Mittelpunkt des Eies (centrolecithale Eier); oder er häuft sich besonders reichlich an einem Pol an und verdrängt Kern und Protoplasma nach dem anderen (telolecithale Eier). Da der kernhaltige Pol im Laufe der Entwicklung stets zum animalen wird, so kann man im Ei eine animale protoplasmareichere und eine vegetative dotterreichere Partie unterscheiden. Bei vielen telolecithalen Eiern gehen beide Partien allmählich ineinander über, bei anderen wieder ist der Unterschied scharf ausgeprägt, so daß eine deutliche Grenze die fast rein protoplasmatische animale Partie von der dotterhaltigen vegetativen Partie trennt. Am schönsten zeigt dies Verhalten das Vogelei (Fig. 101). Als Ei im Sinne der Embryologie ist hier nur das Gelbe anzusehen, während das Eiweiß, die faserige Eihaut und die Kalkschale erst spätere Ablagerungen auf der Oberfläche des Eies sind. Die Hauptmasse des Gelbeies ist Nahrungsdotter, auf welchem eine bei jeder Lage nach oben gewandte dünne Schicht von Protoplasma ruht, die Keimscheibe. Letztere enthält den Eikern und grenzt sich nach der Befruchtung und mit fortschreitender Entwicklung immer schärfer von dem darunter gelegenen Dotter ab.

Ver-  
schiedene  
Arten des  
Furchungs-  
prozesses.

Nach den vorausgeschickten Bemerkungen werden wenige kurze Erläuterungen genügen, folgende Tabelle der verschiedenen Furchungsarten verständlich zu machen.

## a) Holoblastische Eier mit totaler Furchung.

1. Äquale Furchung: Der Dotter ist in geringen Mengen gleichmäßig im Ei verteilt; bei der Furchung zerfällt das Ei in Teilstücke von annähernd gleicher Größe und gleichem Dotterreichtum (alecithale holoblastische Eier) (Fig. 100).
2. Inäquale Furchung: Der Dotter ist reichlich, aber nicht reichlich genug, um die vollkommene Furchung zu verhindern; er liegt besonders am vegetativen Pole des Eies und ist Ursache, daß hier die Furchung langsamer verläuft und daß hier größere, weil dotterreichere Furchungskugeln entstehen. Man findet daher den Keim gebildet von kleinen animalen dotterarmen und großen vegetativen dotterreichen Zellen (telolecithale holoblastische Eier) (Fig. 102 u. 103).<sup>1)</sup>

Fig. 102.

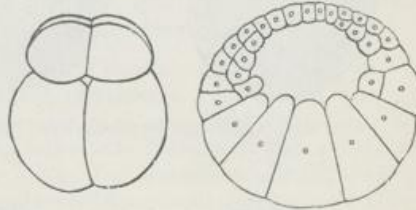


Fig. 102. Inäquale Furchung des Eies von *Petromyzon* (nach Shipley aus Hatschek). A Stadium der 8 Furchungskugeln. B Blastula, in meridionaler Richtung durchschnitten. Die Ungleichheit der Furchungskugeln tritt hier erst mit der Äquatorialfurchung ein.

Fig. 103.

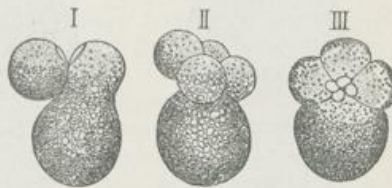


Fig. 103. Inäquale Furchung des Eies einer Schnecke, *Nassa mutabilis* (nach Bobretzky). I Schon die erste Meridionalfurchung hat das Ei in ungleiche Stücke geteilt. II Die zweite Meridionalfurchung hat 3 kleinere und eine größere Furchungskugel gebildet (beides seitliche Ansichten). III Die „äquatoriale“ Furchung hat 4 kleinere animale und 4 größere, aber ungleiche vegetative Zellen erzeugt (Ansicht vom animalen Pol).

## b) Meroblastische Eier mit partieller Furchung.

3. Dicoidale Furchung: Der Dotter ist in der vegetativen Partie des Eies so stark angehäuft, daß er ihre Abfurchung verhindert. Die Furchung bleibt daher auf die Umgebung des animalen Poles beschränkt und zerlegt dieselbe in eine Scheibe kleiner Zellen, die Embryonalanlage oder Keimscheibe (telolecithale meroblastische Eier) (Fig. 104).
4. Superficielle Furchung: Der Dotter ist im Centrum des Eies angehäuft und verhindert dessen Abfurchung; infolgedessen zerfällt nur die Rinde des Eies in Furchungszellen, welche in Form einer zusammenhängenden superficiellen Schicht die ungefurchte centrale Masse umhüllen (Centrolecithale Eier) (Fig. 105).

Von den genannten vier Arten der Furchung hat die superficielle Furchung ein systematisches Interesse, indem sie ausschließlich bei den *Arthropoden* vorkommt. Die übrigen Furchungsarten verteilen sich in der Weise, daß die discoidale bei der Mehrzahl der *Wirbeltiere* und bei den höchst organisierten *Mollusken*, den *Tintenfischen*, einigen *Arthropoden* und *Tunicaten* beobachtet wird, während äquale und inäquale Furchung bei allen Stämmen der vielzelligen Tiere auftreten können.

Während der Furchung bildet sich früher oder später im Innern Blastula. des Eies zwischen den Zellen ein Hohlraum aus, welcher mit dem Fortschreiten der Entwicklung immer größer wird und die Furchungshöhle

heißt. Um dieselbe herum liegen die Zellen in Form eines ein- oder vielschichtigen Epithels und bilden das Blastoderm. Daher der Name *Vesicula blastodermica* oder kurz *Blastula* für das vorliegende Stadium. Je mehr Dotter vorhanden ist, um so kleiner ist die Furchungshöhle; sie fehlt bei centrolecithalen Eiern mit superficieller Furchung.

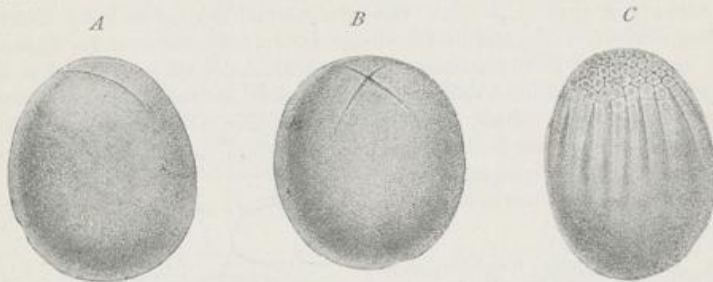


Fig. 104. Discoidale Furchung des Cephalopodeneies (*Loligo Pealii*, nach Watase).

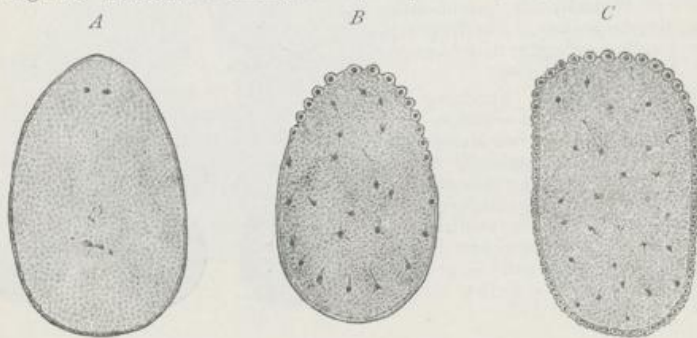


Fig. 105. Superficielle Furchung des Insecteneies (*Pieris crataegi*). A Teilung des Furchungskerns, B Heraufrücken der Kerne zur Bildung des Blastoderms, C Bildung des Blastoderms (nach Bobretzky).

#### 4. Bildung der Keimblätter.

Außer der *Blastula* gibt es noch ein zweites Entwicklungsstadium, welches allen vielzelligen Tieren gemeinsam ist, die *Gastrula* oder der zweischichtige Keim. Bei den äqual sich furchenden Eiern ist das Stadium am leichtesten zu verstehen (Fig. 106 B); es hat hier die Gestalt eines doppelwandigen Bechers mit weiterer oder engerer Mündung. Der Hohlraum des Bechers ist die Anlage des wichtigsten Abschnittes des Darms, des Urdarms oder Archenteron; die Mündung ist der Urmund oder das Prostoma; von den beiden die Becherwand bildenden und am Prostoma zusammenhängenden Zellschichten heißt die äußere *Ectoblast*

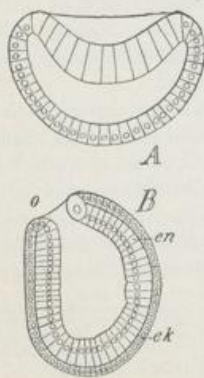


Fig. 106. Gastrulation des *Amphioxus* (nach Hatschek). Im Unterschied von Fig. 100 ist der animale Pol abwärts, der vegetative aufwärts gerichtet. In Fig. A beginnen die Zellen des vegetativen Poles einzusinken. B Einstülpung beendet, Furchungshöhle auf einen Spalt zwischen Entoblast *en* und Ectoblast *ek* reduziert. *o* Gastrulamund.

oder äußeres Keimblatt, die innere Entoblast oder inneres Keimblatt. Mit dem Gastrulastadium beginnt die Keimblattbildung, d. h. die Bildung von bestimmten, gegeneinander abgegrenzten Lagen embryonaler, noch nicht differenzierter Zellen, aus denen durch organologische und histologische Sonderung die Organe hervorgehen.

Die Gastrula entsteht aus der Blastula durch Einstülpung oder Invagination (Fig. 106 A). Wie wenn man bei einem hohlen Gummiball durch den Fingerdruck die eine Seite gegen die andere einpreßt, so sinkt die Schicht der vegetativen Zellen allmählich ein und wird von den Zellen des animalen Poles umschlossen. Dabei entsteht im Ei neben der Furchungshöhle ein neuer Hohlraum, die Anlage des Darmlumens; derselbe vergrößert sich und verdrängt gewöhnlich die Furchungshöhle ganz, so daß dann der eingestülpte Teil des Blastoderms, der Entoblast, gegen den außen verbleibenden Teil, den Ectoblast, angepreßt wird.

Bei dotterreichen Eiern wird das Verständnis des Baues und der Bildungsweise der Gastrula wesentlich erschwert. Es genügt hier die Bemerkung, daß es geglückt ist, für alle auch noch so dotterreichen Eier das Gastrulastadium nachzuweisen, wobei das Dottermaterial vorwiegend in den entoblastischen Zellen oder einem Teil derselben seine Unterkunft findet. — Bei *Cölenteraten* gibt es andere Bildungsmodi der Gastrula, welche offenbar primitiverer Natur sind und sich wahrscheinlich auf das Schema zurückführen lassen, daß isolierte Zellen aus dem Blastoderm in die Furchungshöhle übertreten und einen Haufen bilden. Indem im Innern dieses Zellhaufens ein Hohlraum (Anlage des Darmes) entsteht, welcher nach außen durchbricht, bildet sich die Gastrula. — Für äußeres und inneres Keimblatt hat man vielfach die Bezeichnungen Epiblast und Hypoblast, oberes und unteres Keimblatt, benutzt. Die Namen passen, streng genommen, nur auf die Eier mit discoidaler Furchung. Beim Vogelei z. B. bilden die beiden Keimblätter über dem ungefurchten Dotter, von dem sie durch die Gastrulahöhle getrennt werden, einen uhrglasförmigen Aufsatz; dabei liegt dann das äußere Keimblatt tatsächlich oben, das innere unten. Weitere Bezeichnungen für die beiden Keimblätter sind Ectoderm und Entoderm. Diese Namen wurden ursprünglich für die Körperschichten ausgebildeter Tiere, der *Cölenteraten*, gebraucht und sind erst später auf die Entwicklungsgeschichte übertragen worden. In diesem Lehrbuch sollen sie nur in ihrer ursprünglichen Bedeutung für Zellschichten, welche schon die organologische und histologische Sonderung erfahren haben, angewandt werden, da für embryonale Zellschichten die Namen Entoblast und Ectoblast geeigneter sind.

Viele niedere Tiere, die meisten *Cölenteraten*, besitzen überhaupt nur zwei Keimblätter. Nachdem dieselben angelegt sind, beginnt hier sofort die Ausscheidung von Muskel- und Nervenfasern und die übrigen Prozesse der histologischen Umbildung der Zellen, sowie eine Reihe von Gestaltsveränderungen, durch welche die Gastrulae zu ausgebildeten Tieren werden. Bei höherer Organisation dagegen entsteht, bevor es zur organologischen und histologischen Sonderung kommt, noch ein drittes Keimblatt, welches seiner Lage zwischen den beiden ersten den Namen Mesoblast oder mittleres Keimblatt verdankt. Dasselbe kann natürlich nur von dem Zellenmaterial der vorhandenen Keimblätter abstammen, und zwar scheint dabei allein der Entoblast beteiligt zu sein. Man kann zwei Arten in der Bildung des mittleren Keimblattes unterscheiden. In einem Fall wird der Zwischenraum zwischen Ectoblast und Entoblast

Bildung des  
Mesoblasts.

durch Ausscheidung von Gallerte von neuem ausgeweitet, und in die Gallerte dringen isolierte Zellen aus dem Entoblast ein; so entsteht eine an gallertige Bindesubstanz erinnernde Zwischenschicht, das Mesenchym, aus welchem ein Teil der Organe seine Entstehung nimmt. Das Mesenchym kann schon ausgebildet werden, ehe die Gastrulation begonnen

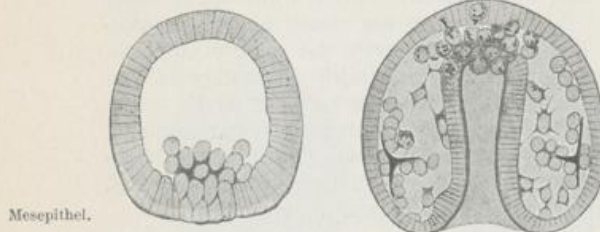


Fig. 107. Larven von *Strongylocentrotus lividus* (nach Boveri), links Blastula in Mesenchymbildung, rechts Gastrula mit differenziertem Mesenchym.

Entwicklungsweise die Embryologie eines Wurms, der *Sagitta*, uns Aufschluß geben mag.

Wenn sich die Gastrula der *Sagitta* entwickelt hat, erheben sich am Grund des Urdarms zwei entoblastische Falten symmetrisch zur Mittellinie des Körpers (Fig. 108 A) und teilen den Urdarm in 3 zunächst noch zusammenhängende Räume, den bleibenden Darm und die beiden Anlagen der Leibeshöhle, die Cölomdivertikel. Jetzt schließt sich der Urmund und wachsen die Entoblastfalten bis an das vordere Ende der

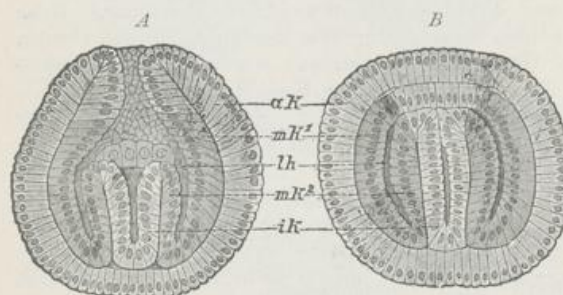


Fig. 108. Bildung des Mesepithels und des Cöloms von *Sagitta*. A Vom Grund der Gastrula erheben sich 2 Falten, welche den Urdarm in den bleibenden Darm und die Cölomdivertikel abteilen. B Die Sondierung durch Vordringen der Falten fast beendet, αK äußeres, mk mittleres, ik inneres Keimblatt, mk<sup>1</sup> Hautfaserblatt, mk<sup>2</sup> Darmfaserblatt, lh Leibeshöhle.

Gastrula, um hier mit den Wandungen zu verkleben. Dadurch wird zweierlei bewirkt: die beiden Cölomdivertikel werden vom Darm vollkommen getrennt; ferner wird in entsprechender Weise der bis dahin einheitliche Entoblast in 3 Epithelsäckchen zerlegt. Das mittlere ist die Auskleidung des Darms oder der sekundäre Entoblast (Darmdrüsenblatt), die seitlichen sind die Auskleidungen der Cölomsäcke oder die paarigen Anlagen des mittleren Keimblatts. Jede Mesoblastanlage besteht aus 2 Schichten, welche durch die Leibeshöhle getrennt werden: die eine Schicht liegt dem Darm an und heißt daher das Darmfaserblatt, die andere Schicht folgt dicht unter dem Entoblast oder der embryonalen Haut und heißt Hautfaserblatt. Aus dem Gesagten ist ersichtlich, daß der epitheliale Mesoblast, streng genommen, keine einheitliche Schicht ist,

sondern aus zwei allerdings ineinander übergehenden Lagen besteht, und daß seine Entstehung mit der Bildung der Leibeshöhle eng verknüpft ist.

Was nun die Verbreitungsweise des Mesenchyms und des Mesepithels anlangt, so sind 3 Fälle möglich und tatsächlich auch vorhanden. Es gibt rein mesenchymatöse Tiere, wie die *Plattwürmer*, und rein mesepitheliale, wie die *Sagitten*, viele *Anneliden* und der *Amphioxus*; es gibt endlich aber auch Tiere, bei denen der Mesoblast aus Mesenchym und Mesepithel besteht. Entweder entsteht zuerst das Mesenchym und später das Mesepithel, wie bei manchen *Echinodermen*, oder es wird wie bei den meisten *Wirbeltieren* die umgekehrte Reihenfolge eingehalten.

Aus den 3 Keimblättern entstehen alle Organe eines Tiere dadurch, daß sich zunächst embryonales Zellenmaterial, meist durch Einfaltung, zu gesonderten Komplexen abgrenzt (organologische Differenzierung), und daß diese Zellkomplexe dann später in Gewebe verwandelt werden (histologische Differenzierung). Wie das geschieht, ist bei den einzelnen Tierstämmen verschieden. Immerhin lassen sich folgende allgemeine Sätze aufstellen: daß aus dem Ectoblast die Epidermis mit ihren Drüsen und Anhängen, das Nervensystem und die Sinnesepithelien hervorgehen, daß der Entoblast den wichtigsten Teil des Darms mit seinen wesentlichen Drüsen erzeugt, daß endlich Muskeln, Bindesubstanz, excretorische Organe ganz oder zum Teil im Mesoblast entstehen; mesoblastisch sind meist auch die Geschlechtsorgane.

In der Neuzeit ist die Frage viel erörtert worden, inwieweit die Keimblättertheorie auch für die Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung Geltung besitzt. Zunächst würde man erwarten, daß bei der Knospung und noch mehr bei der Teilung jedes Organ des Tochtertieres sich von dem entsprechenden Organ des Muttertieres abspalte, oder, wenn das durch räumliche Verhältnisse unmöglich gemacht wird, von einer dem gleichen Keimblatt angehörigen Gewebsmasse. In vielen Fällen ist das sicher der Fall, wie z. B. bei der Knospung der *Hydroiden* Entoderm und Ectoderm der Knospe von den entsprechenden Körperschichten der Mutter abstammen (Fig. 93). Durch neuere Untersuchungen sind wir aber mit Ausnahmen von dieser Regel bekannt geworden. Bei *Bryozoen* und *Tunicaten* sind die bei der Knospung zur Verwendung kommenden Zellen offenbar indifferente, noch nicht mit den Merkmalen einer bestimmten Körperschicht ausgestattete Elemente, welche demgemäß auch unabhängig von der Lage, welche sie im Muttertier einnahmen, je nach Bedürfnis zum Aufbau der Organe benutzt werden können. Auch bei der Regeneration verloren gegangener Teile hat sich ergeben, daß die betreffenden Organe nicht immer aus derselben Körperschicht, welche sie im Embryonalleben erzeugt, entstehen. Die Linse des *Wassersalamanders* z. B. entsteht embryonal aus dem Epithel der Haut, nach ihrer Exstirpation dagegen wird sie vom Pigmentepithel der Iris regeneriert.

Verhalten  
der Keim-  
blätter bei  
der  
Knospung.

### Beurteilung der verschiedenen Arten der Fortpflanzung.

Auf den voranstehenden Seiten habe ich eine schematisierte Einteilung der verschiedenen Arten der Fortpflanzung durchgeführt, wie sie wohl im allgemeinen noch den herrschenden Auffassungen entspricht. Obwohl dieselbe sich begrifflich rechtfertigen läßt, entspricht sie doch nicht den natürlichen Verhältnissen, indem sie die Teilungen der *Protozoen*, welche Zellteilungen sind, und die Teilungen der *Metazoen*, welche auf

der Trennung von Zellkomplexen beruhen, trotz ihres verschiedenen morphologischen Werts in eine Gruppe bringt und ferner einen causalen Zusammenhang von Befruchtung und Fortpflanzung in einer den tatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechenden Form annimmt.

Um das Gesagte klar zu machen, gehen wir davon aus, daß eine jede Fortpflanzung auf Zellvermehrung beruht. Bei einzelligen Organismen ist Fortpflanzung und Zellvermehrung eines und dasselbe. Bei vielzelligen Organismen ändert sich das, insofern wir hier zweierlei Zellteilungen unterscheiden müssen, die wir somatische und propagatorische Zellteilungen nennen wollen. Beide sind Fortsetzungen des Furchungsprozesses; erstere liefern und vergrößern das Material, aus dem sich die Gesamtheit der functionierenden Organe, das „Soma“, entwickelt, sie bedingen das Wachstum des Individuums; letztere liefern das Material für neue Individuen, die Geschlechtszellen.

In den Verlauf der Zellteilungen, welche den Lebensgang der Organismen darstellen, greift nun die Befruchtung ein, bei *Protozoen* die Verschmelzung zweier Individuen, bei vielzelligen Tieren die Verschmelzung zweier Geschlechtszellen, welche die Anlage zu zwei Individuen enthalten; beiden Fällen gemeinsam ist die Vereinigung (Amphimixis) zweier Organisationen zu einer kombinierten Organisation. Bei den *Protozoen* ist der Einfluß, welchen die Befruchtung auf die Fortpflanzung ausübt, in den einzelnen Klassen ein ganz verschiedener. Bei *Infusorien* verändert sie in keiner ausgesprochenen Weise die Intensität der Vermehrung; bei vielen *Rhizopoden* bringt sie die Vermehrung sogar zum Stillstand, indem sie Ruhezustände (Encystierung) veranlaßt; bei *Sporozoen* führt sie zu einer besonderen Form der Vermehrung. Nur im letzteren Fall könnte man von „geschlechtlicher Fortpflanzung“ reden; die beiden anderen Fälle dagegen lassen erkennen, daß Befruchtung und Fortpflanzung zwei Lebenserscheinungen sind, welche nicht notwendig zusammen gehören, daß die wichtigste Aufgabe der Befruchtung nicht darin zu suchen ist, daß sie die Vermehrung der Tiere ermöglicht, sondern daß sie in einer noch nicht aufgeklärten, jedenfalls aber fundamental wichtigen Weise den Organismus umgestaltet und die Lebensvorgänge beeinflusst.

Bei dieser Sachlage bedarf es der Erklärung, warum bei *Metazoen* die Befruchtung in so innige Beziehung zur Fortpflanzung getreten ist, daß man meinen könnte, was ja auch der herrschenden Anschauungsweise entspricht, die Befruchtung sei von der Natur gleichsam eingeführt worden, um die Fortpflanzung zu ermöglichen. Die Erklärung ist in der Vielzelligkeit zu suchen. Wenn es für die Erhaltung der Organismen von Wichtigkeit ist, daß die Eigentümlichkeiten zweier Organisationen in eine verschmolzen werden, so kann dieselbe nur erfolgen, wenn die Eigenschaften eines jeden Organismus oder auch nur die Anlagen dazu in einer einzigen Zelle kondensiert sind, wie es bei der Fortpflanzung durch Eier der Fall ist. Denn eine Vereinigung zweier vielzelliger Organismen zu einem einheitlichen Organismus ist erfahrungsgemäß immer nur ein Nebeneinander der Teile, nie eine völlige Durchdringung der beiderseitigen Eigenschaften. Daher wurde die von koloniebildenden *Protozoen* übernommene Fortpflanzung, daß die Zellverbände immer wieder von Einzelzellen ihren Ausgangspunkt nehmen, beibehalten und mit Befruchtung kombiniert. Dagegen sind Teilung und Knospung der vielzelligen Tiere Neuerwerbungen, welche in Anpassung an besondere Lebensbedingungen in den einzelnen Abteilungen unabhängig entstanden sind. Sie lassen sich auf die Erscheinungen der Regeneration zurückführen, auf die Fähig-

keit der Teile des Organismus, zum Ganzen auszuwachsen, wenn sie aus dem Zusammenhang gelöst werden. Bei der typischen Regeneration erfolgt die ihr vorausgehende Ablösung eines Teils durch Eingriffe von außen, bei der Teilung und Knospung erfolgt sie durch besondere Wachstumsvorgänge des Organismus selbst. Daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung (man würde sie besser „vegetative Fortpflanzung“ nennen) hauptsächlich bei niederen Tieren vorkommt, ist nicht ein Zeichen ihres ursprünglichen Charakters, sondern nur die Folge der Erscheinung, daß nur bei einfach gebauten Organismen die Fähigkeit der Ergänzung zum Ganzen vorhanden ist. Aus alledem erklärt es sich, daß die so auffällige Gesetzmäßigkeit der Vorgänge, welche die geschlechtliche Entwicklung beherrscht, bei Regeneration, Teilung und Knospung vermißt wird.

### 5. Die verschiedenen Formen der geschlechtlichen Entwicklung.

Zur Zeit, in welcher sich die beschriebenen Vorgänge (Befruchtung und Teilung des Eies, Bildung der Keimblätter) abspielen, sind die jungen Tiere gewöhnlich noch in schützenden derben Eihüllen oder gar in dem mütterlichen Geschlechtsapparat (Uterus) eingeschlossen und werden deshalb Embryonen genannt. Auch spätere Stadien, die Bildung der wichtigsten Organe, können noch in die Zeit des Embryonallebens fallen, wie uns die *Säugetiere, Vögel, Reptilien*, viele *Fische, Würmer* und *Krebse* lehren, welche, am Ende ihres embryonalen Daseins angelangt, in allen Teilen fertiggestellt sind und nur noch der Reife der Geschlechtsorgane und des Wachstums des gesamten Körpers bedürfen, um den Höhepunkt ihrer Ausbildung zu erreichen. Auf der anderen Seite gibt es Tiere, namentlich Wasserbewohner, welche nach dem Verlassen der Eihüllen noch wichtige Umgestaltungen erfahren, wie *Cölenteraten, Ringelwürmer, Echinodermen, Insecten, Amphibien* etc. Die *Cölenteraten, Echinodermen* und viele *Würmer* pflegen sogar vor der Entstehung der Keimblätter die Hüllen zu durchbrechen und, mittelst eines die Körperoberfläche bedeckenden Wimperkleides frei herumschwimmend, als „Planulae“ die Keimblätter und Organe zu bilden. Da hier zur embryonalen Entwicklung eine mehr oder minder ausgedehnte postembryonale Entwicklung kommt, ist es mißbräuchlich, für jede Form der Entwicklungsgeschichte den Namen „Embryologie“ anzuwenden; vielmehr ist es nötig, diesen Namen auf die Entwicklungsvorgänge in den Eihüllen zu beschränken, generell dagegen von Entwicklungsgeschichte oder Ontogenie zu sprechen. Wie man das unentwickelte Tier innerhalb seiner Hüllen einen Embryo nennt, so ist der Name „Larve“ für das freilebende, aber noch entwicklungsbedürftige Tier üblich.

Die Larvenentwicklung kann nun entweder eine direkte oder eine indirekte sein. Bei der direkten Entwicklung bewegt sich die Larve, wie der Name sagt, gleichsam geraden Weges auf ihr Endziel, das geschlechtsreife Tier, zu, indem sie allmählich die ihr fehlenden Organe anlegt und stetig somit dem geschlechtsreifen Tiere ähnlicher wird. Die indirekte Entwicklung macht dagegen Umwege; es werden Organe angelegt, die später wieder zugrunde gehen und nur auf das Larvenleben berechnet sind, die man demgemäß auch Larvenorgane nennt. Bei der Definition der indirekten Entwicklung oder, wie sie gewöhnlich genannt wird, der Metamorphose, ist daher besonderes Gewicht auf die Anwesenheit der „Larvenorgane“ zu legen. So unterscheiden sich die

Embryonale  
und post-  
embryonale  
Entwick-  
lung.

Direkte und  
indirekte  
Entwick-  
lung.

Metamor-  
phose.

*Raupen* von den *Schmetterlingen* nicht nur durch den Mangel der zusammengesetzten Augen und der Flügel, sondern auch durch die Anwesenheit der dem *Schmetterling* fehlenden Afterfüße und Spinnrüsen, ferner durch die andere Gestalt von Kiefern, Antennen und Beinen, die verschiedene Beschaffenheit des Darms, des Tracheen- und Nervensystems etc. Die *Kaulquappen* unterscheiden sich vom *Frosch* nicht nur durch den Mangel der Lungen und Extremitäten, sondern auch durch die Anwesenheit der Kiemen und des Ruderschwanzes. Je mehr „Larvenorgane“ vorhanden sind, um so deutlicher wird daher auch der Charakter der Metamorphose sein.

Es kommt vor, daß die Geschlechtsorgane eines sich indirekt entwickelnden Tieres schon reifen, ehe die Metamorphose beendet ist, und daß infolgedessen die letztere zum Stillstand kommt (Geschlechtsreife der durch Kiemen atmenden *Tritonlarven*, der Larven von *Myiastor* etc.). Man hat diese eigentümliche, durch den Geschlechtsapparat ausgelöste Entwicklungshemmung „Neotenie“ genannt und hat versucht, nicht wenige Tierformen als neotene, d. h. auf dem Larvenstadium geschlechtsreif gewordene Arten, aufzufassen.

Ovipare, vivipare, ovo-vivipare Tiere.

Unabhängig von der Zeit, um welche der Embryo die Eihüllen verläßt, ist der Zeitpunkt, auf welchem das Ei aus dem mütterlichen Organismus entfernt wird. Wir kennen hier zwei Extreme, die oviparen oder eierlegenden und die viviparen oder lebendig gebärenden Tiere. Zu den oviparen Tieren können, streng genommen, nur solche gerechnet werden, bei denen das Ei zur Zeit der Geburt noch den Charakter einer einzigen Zelle hat, bei denen es entweder, wie bei den meisten *Fischen*, *Secigeln* etc., erst nach der Ablage oder, wie bei *Batrachiern* und *Insecten*, während der Ablage befruchtet wird. Bei viviparen Tieren dagegen treffen Geburt und Zerreißen der Eihüllen zeitlich vollkommen oder nahezu zusammen, und aus den mütterlichen Geschlechtswegen tritt ein Tier hervor, welches seine Entwicklung abgeschlossen oder doch so weit fortgeführt hat, daß es ohne schützende Hüllen zu leben vermag. Zwischen beiden Extremen vermitteln die wechselnden Formen der ovo-viviparen Entwicklung. Was hier bei der Geburt zum Vorschein kommt, macht zunächst vermöge seiner Hüllen den Eindruck eines Eies; allein die ersten Entwicklungsstadien sind schon in ihm abgelaufen, so daß man beim künstlichen Sprengen der Eihüllen einen mehr oder minder weit entwickelten Embryo herauschält. In die Kategorie der ovo-viviparen Tiere sind auch die *Vögel* zu rechnen; denn ihre Eier sind längere Zeit, bevor sie gelegt wurden, befruchtet worden und haben die Bildung des Blastoderms schon vollendet. Bei vielen *Schlangen* kann sogar bei der Ablage schon ein zum Ausschlüpfen bereites Tier in der Eischale enthalten sein.

Derartige Übergangsformen lehren, daß zwischen „Eier legen“ und „lebendig gebären“ keine scharfe Grenze gezogen werden kann, und daß man sich hüten muß, den hier zutage tretenden Unterschieden größere Bedeutung beizumessen. Es war gänzlich verfehlt, daß Linné nach dem Vorgang von Aristoteles den Zeitpunkt der Geburt systematisch bewerten wollte. In vielen Tierabteilungen finden sich sowohl Eier legende wie lebendig gebärende Formen. Die meisten *Haifische* sind lebendig gebärend, einige Arten aber „legen Eier“; umgekehrt gilt für die *Knochenfische* als Regel, daß die Eier vor der Befruchtung entleert werden. Ausnahmen hiervon sind der lebendig gebärende *Zoarces viviparus* u. a.

Von *Amphibien*, *Reptilien* und *Insecten* sind die meisten Eier legend, nicht wenige Formen aber lebendig gebärend. Hier gibt es in ein und derselben Gattung (z. B. *Lacerta* und *Chamaeleon*) vivipare und ovovivipare Arten. Selbst bei den *Säugetieren*, bei welchen das „Lebendiggebären“ lange Zeit für typisch galt, kennt man wenige Eier legende (ovovivipare) Formen, *Echidna* und *Ornithorhynchus*. Schließlich kommen sogar bei einer und derselben Art Ausnahmen von der Regel vor. Die *Nattern* sind ovovivipar, unter ungünstigen Bedingungen aber behalten sie die Eier bis kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen der Jungen bei sich.

### Zusammenfassung der Resultate der Entwicklungsgeschichte.

1. Die Entwicklung eines Tieres beginnt mit einem Akt der Zeugung; man unterscheidet Urzeugung und Elternzeugung.

2. **Urzeugung** (Generatio aequivoca, G. spontanea, Abiogenesis) ist die Entstehung lebender Wesen aus unbelebter Materie (ohne präexistierende Mutterorganismen).

3. Die derzeitige Existenz der Urzeugung ist weder durch Beobachtung erwiesen, noch überhaupt wahrscheinlich; dagegen ist die Urzeugung ein logisches Postulat, um die erste Entstehung der Organismen auf unserem Erdball zu erklären.

4. **Elternzeugung** (Tocogonie), Abstammung eines Tieres von einem Tiere gleichen oder ähnlichen Baues, kann entweder auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege erfolgen.

5. Die **ungeschlechtliche Fortpflanzung** kann sein: Teilung oder Knospung.

6. Bei der Teilung wächst ein Organismus gleichmäßig in allen seinen Teilen und zerfällt durch Einschnürung in zwei oder mehr gleichwertige neue Stücke.

7. Nach der Richtung der Teilungsebene zur Längsachse des Tieres spricht man von Längs-, Quer- und Schrägteilung.

8. Bei der Knospung findet ein lokales gesteigertes Wachstum statt; der lokale Auswuchs, die Knospe, löst sich als ein kleineres, meist auch unvollkommener gebautes Individuum vom Muttertier ab.

9. Nach der Lage und der Zahl der Knospen unterscheidet man laterale, terminale, multiple Knospung.

10. Die **geschlechtliche Fortpflanzung** ist eine Fortpflanzung mittelst besonderer, vom Anteil an den Körperfunktionen längere Zeit oder dauernd ausgeschlossener Zellen, der Geschlechtszellen.

11. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung vereinigen sich zweierlei Geschlechtszellen, das weibliche Ei und der männliche Samenfaden (Befruchtung).

12. Selten kann sich das Ei ohne Befruchtung entwickeln: Parthenogenesis; diese ist eine geschlechtliche Fortpflanzung mit rückgebildeter Befruchtung.

13. Pädogenesis ist die parthenogenetische Fortpflanzung eines jugendlichen, d. h. unvollkommen entwickelten Tieres.

14. Verschiedene Arten der Fortpflanzung (ungeschlechtliche, geschlechtliche, Parthenogenesis, Pädogenesis) können bei derselben Species

vorkommen; häufig wird dann die Verteilung derselben gesetzmäßig geregelt, derart, daß Individuen mit verschiedener Fortpflanzung miteinander alternieren: **Generationswechsel** im weiteren Sinne.

15. Generationswechsel im engeren Sinne (progressiver G., Metagenesis) ist der Wechsel zweier Generationen, von denen sich die eine durch Teilung oder Knospung, die andere geschlechtlich fortpflanzt. Erstere heißt die Amme, letztere das Geschlechtstier.

16. Das Alternieren von Parthenogenesis oder Pädogenesis mit streng geschlechtlicher Fortpflanzung nennt man regressiven Generationswechsel oder Heterogonie.

17. Die durch die geschlechtliche Fortpflanzung eingeleitete Entwicklung zeigt fast bei allen vielzelligen Tieren prinzipielle Übereinstimmung in den Anfangsstadien: Befruchtung, Furchung, Keimblattbildung.

18. Das Wesen der Befruchtung beruht auf der vollkommenen Verschmelzung von Ei und Spermatozoon, vor allem auf der Vereinigung der Kerne, Ei- und Spermakern, zum Furchungskern (resp. Furchungsspindel).

19. Die Eifurchung ist eine Zellteilung, eine Teilung des befruchteten Eies in die Furchungskugeln. Die Furchung kann sein eine totale (holoblastische Eier) oder eine partielle (meroblastische Eier): die totale Furchung ist entweder äqual oder inäqual, die partielle entweder discoidal oder superficiell.

20. Durch fortgesetzte Teilung der Furchungskugeln und durch Ausbildung der Furchungshöhle entsteht der einschichtige Keim, die Blastula (Vesicula blastodermica).

21. Durch Einstülpung der Blastula entsteht die Gastrula oder der zweischichtige Keim.

22. Die Gastrula umschließt einen durch den Gastrulamund nach außen sich öffnenden Hohlraum, den Urdarm oder das Archenteron; sie besteht aus zwei Epithellagen, dem den Urdarm auskleidenden Entoblast (Hypoblast) oder inneren Keimblatt und dem die Körperoberfläche bildenden Ectoblast (Epiblast) oder äußeren Keimblatt.

23. Zwischen äußerem oder innerem Keimblatt kann noch ein drittes, mittleres Keimblatt, Mesoblast, entstehen.

24. Das mittlere Keimblatt entsteht entweder durch Einfaltung und Abschnürung eines Teils des Entoblastepithels: epithelialer Mesoblast, Mesepithel, oder durch Auswandern einzelner Zellen zur Bildung eines Gallertgewebes: Mesenchym.

25. Viele Tiere legen die Eier vor oder gleich nach der Befruchtung ab (ovipare Tiere), andere legen Eier ab, welche schon im Mutterleib befruchtet waren und bei der Geburt einen Teil der Entwicklungsstadien durchlaufen haben (ovo-vivipar). Eine dritte Reihe von Tieren gebiert lebendige Junge (vivipar).

26. Die Entwicklung eines Tieres ist entweder eine direkte oder eine indirekte (Metamorphose).

27. Von indirekter Entwicklung oder Metamorphose spricht man, wenn das aus dem Ei hervortretende junge Tier von dem geschlechtsreifen Tier sich in zwei Punkten unterscheidet:

1. durch den Mangel gewisser dem geschlechtsreifen Tier zukommender Organe,
2. durch das Auftreten von Organen, die umgekehrt dem geschlechtsreifen Tier fehlen, von Larvenorganen.