

Werk

Titel: Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung

Autor: Harlmann , Max

Ort: Berlin

Jahr: 1918

PURL: https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?34557155X_0006 | LOG_0209

Kontakt/Contact

[Digizeitschriften e.V.](#)
SUB Göttingen
Platz der Göttinger Sieben 1
37073 Göttingen

✉ info@digizeitschriften.de

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgegeben von

Dr. Arnold Berliner und Prof. Dr. August Pütter

Sechster Jahrgang.

14. Juni 1918.

Heft 24.

Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Protistenforschung¹⁾.

Von Prof. Dr. Max Hartmann, Berlin-Dahlem,
Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie.

Seit Menschen durch Denken und Beobachtung über die Erscheinungen der Umwelt und Innenwelt zur Klarheit zu kommen suchten, hat das Befruchtungsproblem immer eine große Rolle in ihrem Denken und Sinnen gespielt. Das geht schon daraus hervor, daß von der, gewissermaßen noch naiven, ersten wissenschaftlichen Leistung, als welche uns die Prägung des Wortes und Begriffes „Befruchtung“ sich darstellt, bis zu den Entdeckungen der zellulären Vorgänge, die diesem rätselhaften Lebensprozeß zugrunde liegen (in den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts), bereits gegen vierhundert verschiedene Befruchtungshypothesen aufgestellt worden waren, die meisten von recht phantastischer Art. So hatte selbst noch ein so hervorragender Biologe wie K. E. von Baer 1835 die Samentierchen für Zerkarien, für zufällige Eutozoen erklärt. „Es sind Scharotzer des Samens, wie die Distomeen, die Zerkarien, welche überall auftreten, wo sich Schleim- oder Eiweißstoff anhäuft.“

Eine wirkliche Anbahnung der Lösung dieser Probleme wurde erst möglich durch die Einführung und den Ausbau der Zellenlehre; denn es handelt sich dabei eben vorwiegend um zelluläre Probleme. Demgemäß hat auch das Studium der einzelligen tierischen und pflanzlichen Lebewesen, bei denen Individuum und Zelle zusammenfallen, einen hervorragenden Anteil an den Entdeckungen und Klarstellungen auf diesem Gebiete. Das war schon bei der Feststellung des eigentlichen Befruchtungsvorganges der Fall. Haben doch bei einzelligen pflanzlichen Organismen, einzelligen bzw. zu Kolonien verbundenen Algen, die Botaniker Pringsheim bei *Oedogonium* und *Pandorina* (1868), und vor allem de Bary bei konjugaten Algen (1858) im Prinzip das Wesen der Befruchtung als eine Verschmelzung zweier gleicher oder sexuell verschiedener Zellen zuerst beobachtet und erkannt²⁾. Die Bedeutung dieser Entdeckungen kam allerdings lange nicht zur vollen Wirkung, da zunächst der Befruchtungsvorgang der Tiere und höheren Pflanzen noch nicht klar verstanden, das bio-

logische Interesse aber vorwiegend hierauf gerichtet war. Das zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studium der Metazoenbefruchtung hat erst viel später durch die klassischen Arbeiten von Bütschli (1876) und O. Hertwig (1876) seine Klarstellung erlangt und mit der Arbeit Boveris (1887) einen gewissen Abschluß erreicht. Der durch diese Entdeckungen erkannte Typus der Befruchtung, der in geradezu schematischer Gleichheit für alle Metazoen, und in gewissem Sinne auch für die höheren Pflanzen gilt, liegt bis heutigen Tages noch fast allen theoretischen Auffassungen über Wesen und Bedeutung der Befruchtung zugrunde; er beherrscht das Denken fast aller Biologen, die sich mit diesen Fragen beschäftigen. Und doch haben schon seit 30 Jahren sowohl experimentell-physiologische, wie entwicklungsgeschichtlich-zytologische Studien über die Protozoenbefruchtung, hauptsächlich ausgehend von Problemstellungen und Untersuchungen von Bütschli, Maupas, R. Hertwig und Schaudinn, ganz andere Auffassungen vom Wesen und der Bedeutung der Befruchtung gezeitigt.

Die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Befruchtungserscheinungen bei den Protisten gestattet es einmal, die nebensächlichen, erst sekundär mit der Befruchtung verbundenen Entwicklungserscheinungen, die bei höheren Tieren meist im Vordergrund stehen und geradezu das Bild der Befruchtung beherrschen, als solche zu erkennen und somit die wesentlichen Züge klar herauszuschälen. Ferner bieten die einzelligen Organismen vor allem den großen Vorteil, experimentell das Problem anzugreifen, sowie die Möglichkeit, sowohl das Unterbleiben oder die Unterdrückung der Befruchtung, wie die Folgen einer normalen oder experimentell beeinflussten Befruchtung an den befruchteten oder unbefruchteten Zellen selbst, sowie deren Nachkommen direkt prüfen zu können.

Ehe wir die neueren, besonders auf Grund der Protistenuntersuchungen gewonnenen Auffassungen über das Wesen und die Bedeutung der Befruchtung erörtern, erscheint es aber zweckmäßig, die Teilung sowie den Befruchtungsvorgang bei den Metazoen, welcher letzterer heute vielfach als das herrschende Schema der Befruchtung überhaupt gilt, kurz zu schildern.

Befruchtung und Entwicklungserregung (Wesen der Befruchtung). Jede tierische Zelle und somit auch die Geschlechts- oder Keimzellen (allgemein Gameten genannt) besitzen einen Zellleib, einen Zellkern und ein besonderes

¹⁾ Nach einem auf der Generalversammlung der Kais.-Wilh.-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften im Nov. 1916 gehaltenen Vortrage.

²⁾ Vaucher hat sogar schon 1803 die sog. Konjugation von *Spirogyra* beobachtet und als Sexualakt angesprochen.

Teilungsorganell im Protoplasma, das *Centrosom*. Bei der Zellteilung teilt sich zuerst das Centrosom und bildet eine sogenannte Zentralspindel, während der Kern eine, für jede Tier- und Pflanzenart ganz bestimmte Anzahl meist fädiger oder stäbchenförmiger Elemente liefert, die sich im Äquator der Spindel anordnen, die *Chromosomen*. Letztere werden halbiert, und von den Tochterchromosomen rückt nun die eine Hälfte nach dem einen, die andere nach dem anderen Spindelpol unter gleichzeitiger Streckung der ganzen Spindel. Schließlich schnürt sich die letztere in der Mitte durch, löst sich auf, und die Tochterchromosomen liefern wieder je zwei Kerne. Hand in Hand mit diesen Vorgängen schnürt sich auch die ganze Zelle in zwei Tochterzellen durch. Unter Leitung der Zentren, die die Teilungskomponente der Zelle darstellen, werden somit die wichtigsten Elemente, die Chromosomen, halbiert und auf diese Weise gleichmäßig auf die Tochterzellen verteilt.

Das unbefruchtete, reife, tierische *Ei* (weiblicher Gamet) stellt sich nun als eine typische Zelle dar mit Kern und meist reich mit Reservestoffen ausgestattetem Protoplasma, dagegen in der Regel mit rückgebildetem Centrosom. Auch das reife *Samenkörperchen*, das *Spermium* (männlicher Gamet), ist eine vollständige Zelle, nur ist hier das Protoplasma bis auf einen kleinen Rest rückgebildet, und umgekehrt das Centrosom in der Regel in Verbindung mit einer langen Geißel oder Schwanzfaden gut entwickelt. Der Kern ist zwar ganz klein und kompakt, enthält aber die wesentlichen Elemente, die Chromosomen, in gleicher Weise wie der Eikern. Im Gegensatz zu den vegetativen Zellen eines Tieres besitzen die reifen Geschlechtszellen oder Gameten in ihren Kernen nur die halbe oder haploide Chromosomenzahl. Es kommt das daher, daß in den sog. Reife- oder Reduktionsteilungen anläßlich der Bildung bzw. Reifung der Gameten bei einer Kernteilung die Chromosomen nicht halbiert, sondern ganze Chromosomen verteilt werden, wodurch die *diploiden* (mit doppelter Chromosomenzahl ausgestatteten) Gametocyten zu *haploiden* Gameten werden. Diese bei den Tieren und höheren Pflanzen der eigentlichen Befruchtung vorausgehenden Reduktionsteilungen sind, wie wir noch sehen werden, eine Folge der Befruchtung und bilden einen wesentlichen Teil derselben. Bei der Befruchtung (Fig. 1) dringt nun ein Spermium, meist unter Verlust des Schwanzes, in das Protoplasma, der Spermakern quillt zu derselben Größe wie der Eikern auf und rückt mit seinem Centrosom, von dem eine Strahlung ausgeht, auf den Eikern zu. Das Sperma-Centrosom teilt sich nun, und es entsteht eine Teilungsspindel, in deren Äquator die beiden meist nun verschmelzenden Kerne rücken und eine gemeinsame Äquatorialplatte bilden, deren Chromosomen zur Hälfte vom Eikern, zur Hälfte vom Spermakern stammen. Bei

der Halbierung der Äquatorialplatte werden die väterlichen und mütterlichen Chromosomen genau auf die Tochterzellen verteilt. Diese erste Zellteilung leitet die Furchung und somit eine neue Entwicklung ein.

Der Vorgang der Metazoenbefruchtung besteht somit in der Verschmelzung zweier geschlechtlich differenzierter, reduzierter Zellen und vor allem deren Kerne. Die weibliche Zelle, das Ei, liefert

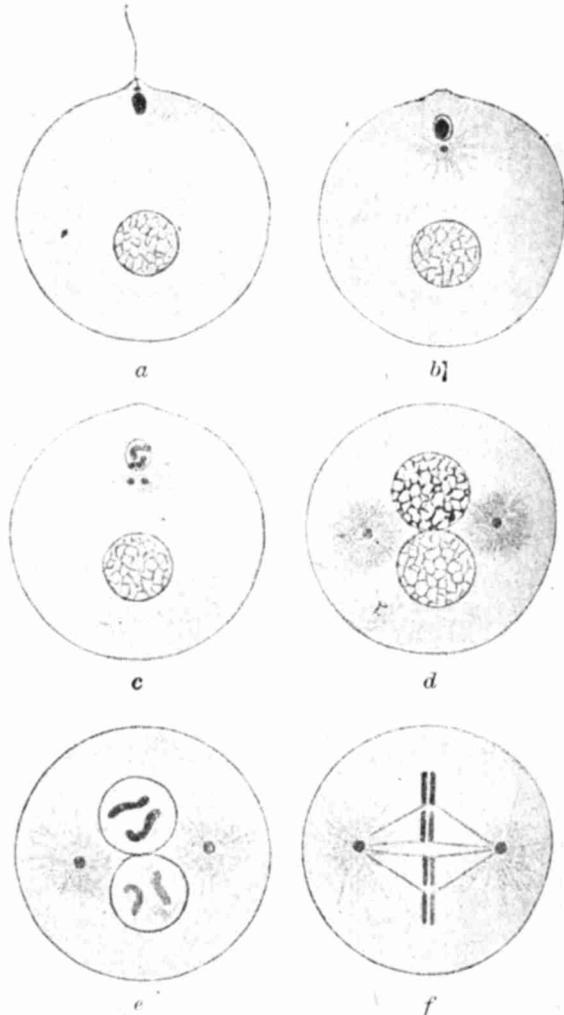


Fig. 1. Schema der Metazoenbefruchtung: a Eindringen des Spermiums, b—d Bildung des männlichen Vorkerns und Teilung des Spermacentrosoms, e Chromosomen im väterlichen und mütterlichen Vorkern, f erste Furchungsspindel. Nach Boveri.

gewissermaßen den Baustoff, das Protoplasma, die männliche dagegen das Teilungsorganell, das Centrosom, während am Aufbau des neuen Furchungskernes beide in gleicher Weise beteiligt sind, so daß der letztere, wie alle weiteren Zellkerne des Tieres, wieder die doppelte diploide Chromosomenzahl besitzt. In dem Vorgang spielen sich also mindestens zwei besondere Prozesse ab: einmal die Kernverschmelzung und dann die Erregung

des sonst teilungsunfähigen Eies durch Einführung eines neuen Teilungsorganelles durch das Sperma (Boveri 1887).

Dieser letzte Vorgang erklärt das, was man ursprünglich wohl allein unter dem Namen Befruchtung verstanden hat, jene rätselhafte Rolle, durch die der Samen die Entwicklung und Teilung des in der Regel sonst nicht entwicklungsfähigen Eies bewirkt. Das entwicklungsfähige, reife Ei, dessen Teilungsorganell rückgebildet und funktionsunfähig geworden ist, erlangt durch Einführung des Sperma-Centrosoms die Teilungsfähigkeit und entwickelt sich. Somit schien durch die Entdeckung Boveris das alte Rätsel der Befruchtung gelöst.

Inzwischen hatten jedoch die schon vorher gemachten Entdeckungen hauptsächlich über das Verhalten der beiden Kerne bei der Befruchtung (O. Hertwig 1876) die Auffassung vom Wesen dieses Vorganges beträchtlich geändert. Hierzu kamen noch frühere und spätere Entdeckungen über ganz andersartige Befruchtungsvorgänge bei Protozoen, sowie experimentelle Erfahrungen über die sogenannte künstliche Parthenogenese, d. i. die künstliche Entwicklungserregung tierischer Eier ohne Befruchtung.

Alle diese Erfahrungen zeigten übereinstimmend, daß das, was früher als das hervorstechendste, wesentlichste Moment bei der Befruchtung erschien, die *Bewirkung der Entwicklung*, also der Vorgang, der offenbar auch der Prägung des Begriffes Befruchtung zugrunde liegt, überhaupt nichts mit der Befruchtung zu tun hat, sondern erst sekundär bei höheren Tieren mit ihr verknüpft ist.

Das zeigen, abgesehen von der experimentellen Parthenogenese (J. Loeb), auf die hier nicht näher eingegangen werden soll, mit am deutlichsten viele Befruchtungsvorgänge bei den Protisten, vor allem diejenigen, die man als *hologame Kopulation* bezeichnet, bei der einfach zwei gewöhnliche Zellindividuen miteinander verschmelzen.

Einige Beispiele werden das ohne weiteres klar machen und zugleich den Zusammenhang von Befruchtung und Reduktionsteilung ins rechte Licht rücken. Zunächst sei eine Hologamie, wie sie bei konjugativen Algen vorkommt, in ganz schematischer Weise geschildert (Fig. 2). Zwei gewöhnliche Zellen, die sich vorher niemals durch einfache Zweiteilung vermehrt haben (a-d), verschmelzen miteinander (Kopulation) unter gleichzeitiger oder nachträglicher Verschmelzung der mit haploider Chromosomenzahl ausgestatteten Kerne zu einem diploiden Befruchtungskern (e-g). Als Folge der Kernverschmelzung oder Karyogamie vollziehen sich nun innerhalb der Zygote, wie die aus der Verschmelzung der Gameten hervorgehende Zelle allgemein genannt wird, zwei rasch aufeinanderfolgende Kernteilungen (h-k), von denen eine insofern von allen sonstigen Mitosen abweicht, als nicht die Chro-

mosomen halbiert, sondern ganze ungeteilte Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden (h, i). Das Ergebnis sind 4 Tochterkerne, deren jeder wieder die haploide, reduzierte Chromosomenzahl aufweist. Von den vier haploiden Kernen gehen nun in der Regel drei zugrunde, werden resorbiert (l), und das jetzt wieder mit

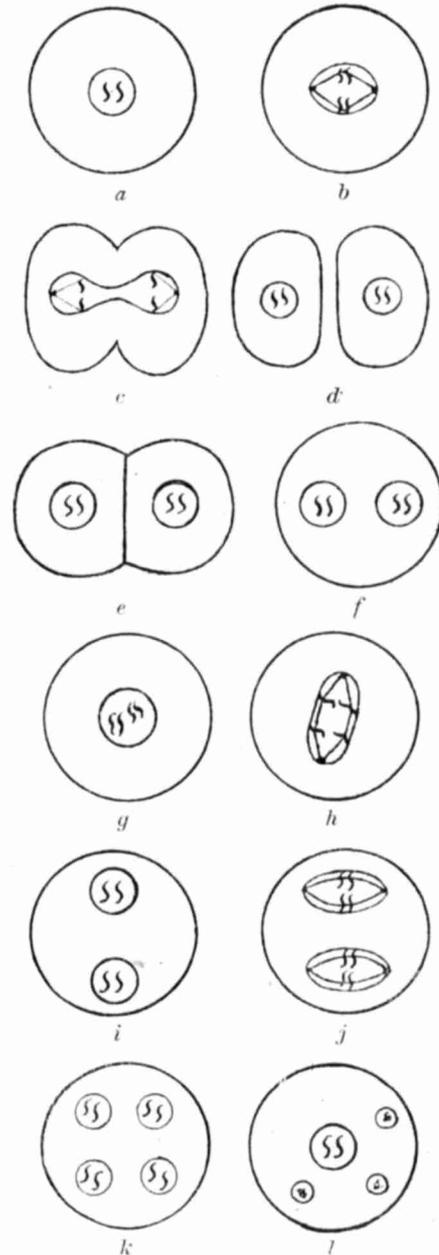


Fig. 2. Schema einer hologamen Befruchtung mit Reduktionsteilung in der Zygote (Konjugative Algen). Vegetative Zellen alle haploid, a-d Zellteilung der haploiden Zelle (2 Chromosomen), e-f Zellverschmelzung der Hologameten, g Karyogamie (diploider Kern, 4 Chromosomen), h, i, l Reduktionsteilung, Bildung von 2 haploiden Kernen (2 Chromosomen), j, k 2. Reifeteilung, l Zugrundegehen von 3 Reduktionskernen. Aus Hartmann und Schilling, 1917.

einem haploiden Kern ausgestattete Individuum teilt sich genau in derselben Weise, wie vor der Befruchtung (a—d). Die Reduktions- oder Reifeteilungen sind hier also die unmittelbare Folge der Karyogamie bzw. des letzten Aktes derselben, der paarweisen Vereinigung der Chromosomen. Die Reduktion gehört demnach mit zum Wesen der Befruchtung, und dieses stellt sich uns dar als die Verschmelzung zweier Zellen bzw. ihrer Kerne mit darauffolgender Reduktion.

Bei allen Tieren, auch den einzelligen, geht nun die Reduktion scheinbar der Befruchtung voraus, wie schon oben angegeben. Sie besitzt, wie man sich ausgedrückt hat, einen „prophetischen“ Charakter und konnte früher nur teleologisch verstanden werden als Einrichtung, um die Summierung der Erbanlagen, der Chromosomen, zu verhüten.

Unser zweites Beispiel von Hologamie, die sich bei der auf Agarplatten leicht züchtbaren *Amoeba diploidea* findet, zeigt uns, wie die Reduktion auch hier als Folge der Befruchtung aufzufassen ist (Fig. 3). Hier findet bei der Gametenverschmelzung und der Entwicklung der Zygote noch keine Kernverschmelzung statt, sondern die Gametenkerne sowie ihre sämtlichen Abkömmlinge in den vegetativen Zellen teilen sich durch sog. konjugierte Kernteilungen (i, a—c). Alle vegetativen Individuen, die sich auch hier nur durch Zweiteilung vermehren, sind also im Gegensatz zum ersten Beispiel diploid, was durch die doppelten, gekuppelten Kerne auch morphologisch klar zutage tritt. Der letzte Akt der Befruchtung, die Karyogamie, und die darauffolgende Reduktion findet erst bei Eintritt einer neuen Befruchtung statt. Dieselbe vollzieht sich bei Kulturen auf Agarplatten nach etwa 14 Tagen in der Weise, daß innerhalb weniger Tage je zwei diploide Amöben sich paarweise aneinander legen und sich gemeinsam encystieren (Befruchtungsepidemie). Jetzt erst kopulieren die Abkömmlinge der Gametenkerne von der vorausgegangenen Befruchtung (d, e), und auf die Kernverschmelzung erfolgt in jedem Partner sofort, wie im ersten Beispiel, eine zweimalige Kernteilung, eben die Reduktionsteilung. Drei von den vier reduzierten Kernen gehen zugrunde, und die beiden haploiden Gametenkerne rücken im Plasma der inzwischen verschmolzenen Gameten aufeinander zu und legen sich aneinander, ohne jedoch zu verschmelzen (f—h). Die endgültige Karyogamie und Reduktion sind verschoben bis zu einer neuen Befruchtung. Im Prinzip gilt dies für alle Tiere, denn hier bleiben, wenn auch die Karyogamie scheinbar sofort in der Zygote (Ei) stattfindet, die generativen Teile der Gametenkerne, die Chromosomen, in Wirklichkeit auch innerhalb der gemeinsamen Kernhöhle gesondert, wie der doppelte (diploide) Chromosomenbestand lehrt.

Die eben geschilderten beiden Fälle von Hologamie machen aber nicht nur den ursächlichen Zusammenhang von Befruchtung und Reduktion

klar, sondern — und damit kommen wir auf unseren Ausgangspunkt zurück — sie zeigen zugleich in schärfster Weise die Unabhängigkeit von Befruchtung und Entwicklungserregung bzw. Fortpflanzung. Die Befruchtung schließt, wie wir gesehen haben, bei diesen Formen mit einer Encystierung, also mit einer Ruheperiode, dem Eintritt einer Teilungsunfähigkeit ab, also gerade das Gegenteil, wie bei der Metazoenbefruchtung.

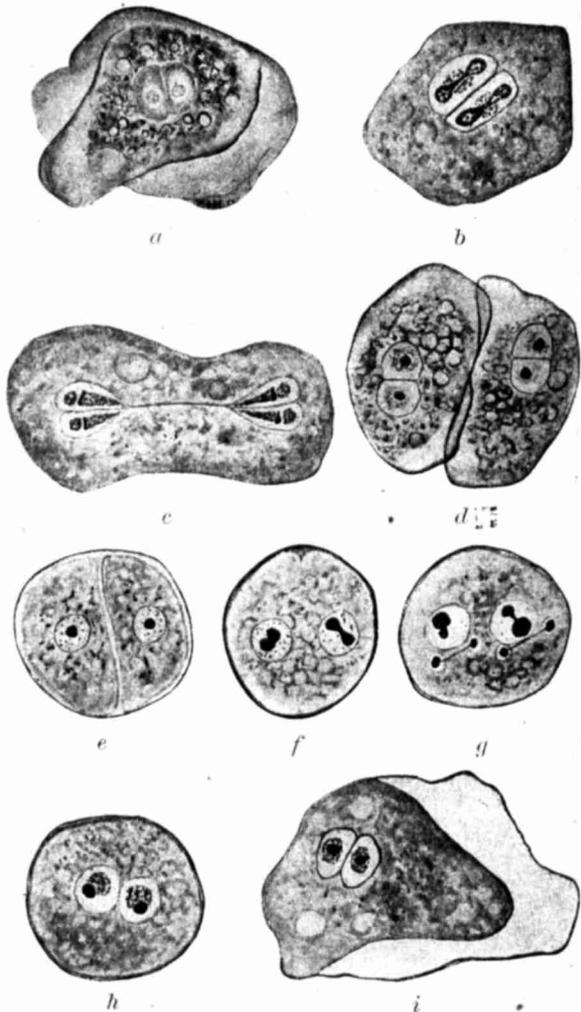


Fig. 3. Isogame Hologamie von *Amoeba diploidea* Hartmann und Naegler. a—c Zweiteilung, d, e Zellverschmelzung, Encystierung und Caryogamie, f, g 2. Reduktionsteilung, h Aneinanderlegen der Gametenkerne, i Ausschließen der jungen Amöbe aus der Kopulationseyste. Nach Hartmann und Nägler 1908.

Erst wenn man diese Cysten auf eine neue Agarplatte überimpft, setzt, ausgelöst durch die veränderten Außenbedingungen, die Entwicklung und Fortpflanzung wieder ein. Impft man dagegen vor Eintritt der Befruchtungsepidemie die Amöbe auf eine neue Platte, dann unterbleibt die Befruchtung und mit ihr die damit verbundene Entwicklungshemmung. Aber selbst wenn die

Encystierung, die Entwicklungshemmung, nicht mit der Befruchtung der *Amoeba diploidea* verbunden wäre, so lehrte dieses Beispiel doch die vollständige Unabhängigkeit von Befruchtung und Fortpflanzung oder Vermehrung. Die Zahl der Individuen auf der Platte wird nämlich durch die Befruchtung nicht nur nicht vermehrt, sondern vielmehr, da je zwei Tiere paarweise zu einem Individuum verschmelzen, vermindert, auf die Hälfte herabgesetzt. Dies gilt aber für alle Fälle von Hologamie.

Befruchtung und Fortpflanzung, Befruchtung und Entwicklungserregung sind demnach, wie diese bei Protisten weit verbreiteten Fälle von Hologamie unzweideutig lehren, vollkommen voneinander verschiedene Vorgänge, die nur bei den meisten Tieren und Pflanzen (allen höheren, aber auch bei vielen niederen) dauernd miteinander kombiniert sind, weil die Befruchtung ein zellulärer Vorgang ist und bei den Vielzelligen in der Regel nur bei der Fortpflanzung einzelne freie Zellen gebildet werden, die miteinander verschmelzen können.

Befruchtung und Amphimixis. Die Erkenntnis, daß die Entwicklungserregung nicht zum Wesen der Befruchtung gehöre, daß Fortpflanzung und Befruchtung verschiedene biologische Vorgänge sind, kam den Biologen nicht überraschend. War doch durch die älteren klassischen Entdeckungen schon lange gezeigt, daß die Befruchtung aller Organismen in der Verschmelzung zweier Zellen (*De Bary, Pringsheim*) und vor allem auch deren der Kerne (*O. Hertwig 1876*) bestehe. Seit dieser Entdeckung *O. Hertwigs* betrachtete man die durch die Befruchtung zustande kommende Vermischung zweier vorher getrennter Individuen zu einem neuen Individuum als den wesentlichsten Zug der Befruchtung. In dieser Vermischung, der *Amphimixis* oder *Keimplasmamischung*, wie sie *A. Weismann* genannt hat, liege ihr eigentliches Wesen und ihre Bedeutung. Die Befruchtung war hierdurch vor allem mit der Vererbung und der Artbildung in Zusammenhang gebracht worden, und diese Auffassung ist heute noch die unter den Biologen fast allgemein herrschende, so verschieden auch untereinander wieder die Bedeutung der *Amphimixis* für die Artbildung angenommen wird. Wir wollen hier auf die *Amphimixistheorie* und alles, was mit ihr in Zusammenhang steht, nicht näher eingehen. Denn trotz der außerordentlichen Bedeutung, die der *Amphimixis* für die Biologie zukommt, kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die *Amphimixis*lehre nicht den geringsten Aufschluß über die Physiologie, also die Ursachen der Befruchtung, zu geben vermag. Die *Amphimixis* oder *Keimplasmamischung* ist nur die Folge der Befruchtung. Sie vermag somit kausal — und nur eine kausale Erklärung ist eine naturwissenschaftliche Erklärung — über

die Befruchtung überhaupt nichts auszusagen. Dadurch wird natürlich in keiner Weise die große Bedeutung der *Amphimixis* für die Biologie herabgesetzt. Man muß sich nur gewärtig halten, daß die *Amphimixis* keine Befruchtungs-, sondern eine Vererbungs- und Artbildungslehre ist, die eine Fremdbefruchtung zur Voraussetzung hat. Abgesehen von diesen logischen Überlegungen, ergeben aber auch zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Befunde über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen, Algen und Pilzen, daß *Amphimixis* und Befruchtung ganz verschiedenartige Prozesse sind, denn es findet sich bei diesen Gruppen nicht nur *amphimixische*, sondern auch *automixische* oder *Selbstbefruchtung*, bei der überhaupt keine Keimplasmamischung statthat. Auch hier wird ein Beispiel das am besten klar machen.

Das parasitische Flagellat *Trichomastix lacertae*¹⁾, dessen Fortpflanzung durch einfache Längsteilung sich vollzieht, encystiert sich bei Beginn der Befruchtung unter Ausbildung eines großen Reservestoffkörpers (Fig. 4). Der Kern

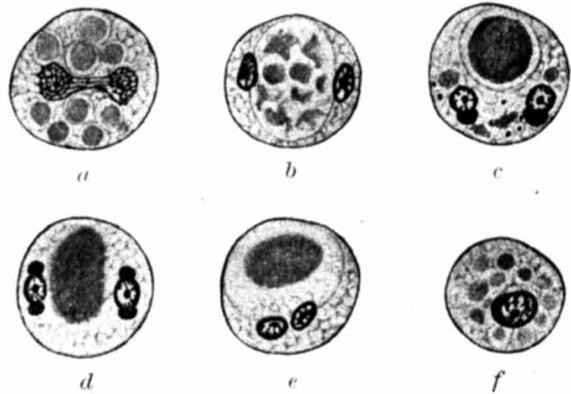


Fig. 4. Autogamie von *Trichomastix lacertae*. a Teilung der Gametocytenkerne, b—d Bildung von je 2 Reduktionskernen, e, f Caryogamie. Vergr. a und b ca. 1300, b—c ca. 2250. Nach *Prowazek 1904*.

teilt sich nun in zwei Kerne, die auf die entgegengesetzte Seite rücken, und nun folgt die Ausstoßung je zweier Reduktionskerne. Die jetzt reduzierten Gametenkerne rücken dann wieder aufeinander zu, verschmelzen zu einem Synkarion und nach Ausbildung der Geißel kann nun wieder ein einziges Individuum aus der Cyste ausschlüpfen. Die eben geschilderten Vorgänge, die wir nach all unserem bisherigen Wissen als die wesentlichen

¹⁾ *Doflein* schreibt in der Neuauflage seines Lehrbuches 1916, S. 226, daß „wohl die von *Prowazek* beschriebene Autogamie von *Trichomastix lacertae* definitiv aus der Reihe der Automixisfälle ausscheiden müsse“. Das trifft durchaus nicht zu. Das Einzige, worüber Zweifel bestehen kann, ist die Zugehörigkeit der Autogamiecyste zu dem Flagellat *Trichomastix*. Die zytologischen Vorgänge in der Cyste sind dagegen von *Prowazek* lückenlos im Leben verfolgt, ihre Deutung als Autogamie ist daher völlig sichergestellt. Ob diese Autogamie zu *Trichomastix* gehört oder zu einem anderen Protisten (Pilz?), ist theoretisch natürlich völlig gleichgültig.

bei einer Befruchtung (auch einer amphimiktischen) betrachten müssen, nämlich die Verschmelzung zweier Kerne mit vorausgegangener (resp. folgender) Reduktion, spielen sich hier also ohne Fortpflanzung in einer einzigen Zelle ab, oder aber bei andersartigen automiktischen Befruchtungsvorgängen an Zellen ein und desselben Individuums von der gleichen erblichen Konstitution. Eine Amphimixis, eine Keimplasmamischung, ist also ausgeschlossen. Trotzdem handelt es sich fraglos bei den weitverbreiteten automiktischen Vorgängen um echte Befruchtung. *Die Amphimixis ist eben nur die Folge eines Teiles der Befruchtungsvorgänge, und die teilweise Wirkung eines physiologischen Vorganges kann somit nicht als physiologische Erklärung dieses Vorganges angesprochen werden.*

Befruchtung und Verjüngung. Beim Suchen nach einem kausalen Verständnis der Befruchtungsvorgänge drängte sich vor allen Dingen die Frage auf, ob sie überhaupt eine *physiologische Notwendigkeit* darstellen. Bütschli (1876, 1882) hat diese Frage zuerst aufgeworfen und er sowie vor allem Maupas (1888) haben dieselbe durch experimentelle Untersuchungen bei Infusorien in der Weise zu lösen gesucht, daß sie prüften, ob nicht nach mehr oder minder lang durchgeführter rein ungeschlechtlicher Vermehrung (ohne Befruchtung) eine sogenannte *physiologische Degeneration* oder *Depression* eintrete. Die Versuche von Maupas, sowie spätere speziell von R. Hertwig und seinen Schülern sowie Calkins an Infusorien schienen in der Tat dafür zu sprechen, daß die Befruchtung eine physiologische Notwendigkeit ist, wenn auch nicht im Leben des Individuums, so doch in dem der Art. Es traten Degenerationserscheinungen auf (senile Degeneration), die, wenn keine Befruchtung stattfand, schließlich zum Aussterben der Kulturen führten. Wie das Individuum altere und sterbe, so solle auch die Art schließlich altern und die Befruchtung sei der Jungbrunnen, der sie wieder auffrische. Diese ältere Fassung der *Verjüngungshypothesen* kann jedoch nicht zutreffen, denn Richard Hertwig (1889) hatte schon früher gezeigt, daß Infusorien, die man bei Beginn einer Befruchtung künstlich trennte und weiter züchtete, gegen die Erwartung kräftiger wuchsen und sogar schneller sich vermehrten als die Individuen, welche die Konjugation normal durchgemacht hatten, und neuerdings hat Jennings nachgewiesen, daß Paramaecien derselben Rasse und Herkunft, die die Konjugation normal durchgeführt hatten, gegenüber solchen, die sofort bei ihrer Vereinigung getrennt wurden, sogar eine größere *Mortalität* und *geringere Teilfähigkeit* aufwiesen.

R. Hertwig (1903) hatte nun später an Stelle der Verjüngung eine *Regulationsbedürftigkeit* angenommen und durch Verbindung mit seiner Theorie der Kern-Plasma-

Relation die Befruchtungsbedürftigkeit zellphysiologisch zu begründen versucht. Er sah, daß bei fortgesetzter Kultur die Protozoen (Infusorien) in einen sogenannten *Depressionszustand* geraten, wobei der Kern enorm vergrößert ist auf Kosten des Protoplasmas. Gelingt es der Zelle, einen Teil des Kernmaterials abzustößen, die normale Kern-Plasma-Relation wieder herzustellen, so wird die Depression überwunden. Doch folgen bei fortgesetzter Kultur in immer kürzeren Intervallen die Depressionen und schließlich sterben die Kulturen aus, wenn nicht die Möglichkeit der Befruchtung gegeben wird. R. Hertwig sieht demnach in der Befruchtung eine „Reorganisation der lebenden Substanz, die wirksamste Einrichtung, um den physiologischen Tod zu verhüten“.

Aber auch gegenüber dieser geistreichen und vertieften Fassung der Verjüngungshypothese ließen sich schon ältere Untersuchungen an Algen und Pilzen anführen. So hat Klebs (1896, 1900) viele Jahre hindurch die Alge *Vaucheria* und den Pilz *Saprolegnia* bloß durch vegetative Vermehrung in ungestörtem Wachstum erhalten und gezüchtet unter Verhinderung von Befruchtungsercheinungen ohne daß Degeneration oder Depression sich einstellte. Degeneration und Depression sind somit nach Klebs keine physiologischen, sondern pathologische Erscheinungen, bedingt durch ungünstige Kulturbedingungen. Und auch für das Hauptobjekt, an dem die Frage bisher zu lösen versucht war, das Infusor *Paramecium*, schien die ältere wie die neuere Hertwigsche Auffassung der Verjüngungshypothese neuerdings durch die genauen, mit sorgfältiger Technik in Zählkulturen durchgeführten Zuchten von Woodruff (1911) endgültig widerlegt, nachdem vorher schon Klebs (1900) und Enriques (1907) Infusorien lange Zeit und viele Generationen hindurch ohne Schädigungen gezüchtet und somit für die Degeneration und Depression nur schädigende Einflüsse des Kulturverfahrens verantwortlich gemacht hatten. Gelang es doch Woodruff später auf diese Weise, mehrere Jahre hindurch über 4000 Generationen von *Paramecium aurelia* unter voller Ausschaltung der Befruchtung ohne irgendwelche Schädigung zu züchten.

Aber gerade die Untersuchungen von Woodruff sowie weiterhin die von Woodruff und Erdmann (1914) brachten in den letzten Jahren nochmal eine Verschiebung der Entscheidung, wenigstens für die Infusorien. In den Zuchten von Woodruff ließen sich zwar die Depressionen völlig vermeiden, doch traten periodische Schwankungen der Teilungsfrequenz, sogenannte „Rhythmen“ auf, die, wie Woodruff und Erdmann gezeigt haben, mit einem Zugrundegehen des alten und Bildung eines neuen Macronucleus nach wiederholten Micronucleusteilungen verbunden sind. Derartige zytologische Vorgänge hatte schon früher R. Hertwig (1889 und 1914) beobachtet und mit Recht als *Parthenogenese* bezeichnet. Sind diese Vorgänge doch die gleichen, wie sie sich bei den In-