RICHARD VON HERTWIG

GEDÄCHTNISREDE

gehalten in der öffentlichen Sitzung
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
am 15. Juni 1938

von

Karl von Frisch

München 1938
Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
In Kommission des Verlages C. H. Beck München

RICHARD VON HERTWIG

GEDÄCHTNISREDE

gehalten in der öffentlichen Sitzung
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
am 15. Juni 1938

von

Karl von Frisch

München 1938
Verlag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften
In Kommission des Verlages C. H. Beck München

HOCHANSEHNLICHE VERSAMMLUNG!

Als Richard v. Hertwig am 23. September des letzten Herbstes gesund und rüstig seinen 87. Geburtstag beging, da ahnte niemand, daß dieses tatenfrohe Leben 10 Tage später seinen Abschluß finden sollte. In 66 Jahren reger Forscherarbeit, in 50 Jahren rastloser akademischer Tätigkeit hat er sich in der Geschichte der Wissenschaft und in den Herzen seiner Schüler selbst ein Denkmal gesetzt, schöner, als Künstlerhände es schaffen könnten.

Bei einer Gedenkrede zur Feier von Darwins 100. Geburtstag im Jahre 1909 führte Hertwig aus: Es sei ein Fehler, die Fortschritte der Wissenschaft ausschließlich auf den Intellekt zurückführen zu wollen. Zu den großen Leistungen, die als Marksteine in der Geschichte der Wissenschaft stehen bleiben, genügen nicht die Gaben des scharfen und kritischen Urteils, genügt nicht die schöpferische Intelligenz, die neue Bahnen einschlägt; solche Leistungen erfordern vielmehr auch einen wissenschaftlichen Charakter, sie erfordern die aus dem innersten Herzen strömende, vor keiner Schwierigkeit zurückschreckende Arbeitsfreudigkeit, sie erfordern die Fähigkeit der Aufopferung, welche die ganze Persönlichkeit in den Dienst eines großen Gedankens stellt.

Wenn er seine eigene Arbeitsweise hätte kennzeichnen wollen, er hätte es nicht besser tun können als durch diese auf den englischen Naturforscher gemünzten Worte. Nur einer Ergänzung bedürfen sie noch. Hertwigs Jugend lag an der Grenze zweier wissenschaftlicher Zeitalter. Aus der scheidenden Epoche, der ein Rösel von Rosenhof und ein Christian Konrad Sprengel angehört hatten, nahm er die Neigung zu liebevoller Naturbetrachtung als einen Zug seines Wesens in die neue, schnellebigere Zeit herüber. Am Mikroskop sitzend, konnte er sich so recht versenken in die Schönheit der Gestalt kleinster Lebewesen, oder in die Geheimnisse eines rätselhaften Vorganges in der lebendigen Zelle. Mit der Freude an den Formen und am lebendigen Geschehen verband sich eine scharfe Beobachtungsgabe, und so sah

er sich bald im reichen Besitz einer Fülle von wunderbaren Tatsachen, aus denen er sich mit ordnendem Geist und ausgesprochenem Sinn für das Wesentliche die Aufgaben für die Zukunft schuf.

Wir Spätgeborenen haben so manches Mal, nicht ohne Anflug von Neid, davon gesprochen, wie große Aufgaben damals noch zu bewältigen waren, wie wenig man doch in unserer Wissenschaft noch wußte, was es noch alles zu entdecken gab! Nicht selten konnte man die Meinung hören: Ja, damals war es leicht, eine große Arbeit zu machen und berühmt zu werden. Das Gegenteil trifft zu. Freilich wußte man wenig Tatsachen im Vergleich mit heute. Aber noch weniger wußte man von den Zusammenhängen, und in der Fülle von Neuem und Unbekanntem das Wesentliche vom Unwichtigen zu unterscheiden, die Methoden zu finden, die weiterführen, das war damals wohl schwerer als heute. Es galt, Pionierarbeit zu leisten, den unübersichtlichen Weg in wissenschaftliches Neuland aufzuspüren und zu bahnen. Dabei sehen wir dem jungen Richard Hertwig zur Seite einen treuen Weggenossen, seinen um $1^1/_2$ Jahre älteren Bruder Oscar. Das Wirken des einen ist aus dem Leben des anderen der beiden Brüder nicht wegzudenken. Beide waren gereifte Forscher, als ihre Wege sich trennten. Doch lange noch führten sie die Ferien zu gemeinsamer Arbeit zusammen. Lassen wir zunächst den äußeren Lebensgang an uns vorüberziehen.

Das Vaterhaus stand in Friedberg in Hessen. Hier wurde Richard am 23. September 1850 geboren. Bald darauf übersiedelte die Familie nach Mühlhausen (Thüringen). Die väterliche Fabrik daselbst wurde durch einen unzuverlässigen Teilhaber zu einer Quelle von Sorgen und Einschränkungen. Vielleicht stammt aus jener harten Jugendzeit der asketische Zug an Richard Hertwig, der bis ins höchste Alter kein Freund der Bequemlichkeit wurde. War er als Kind nicht auf Daunen gebettet, so gab ihm sein naturwissenschaftlich interessierter Vater um so mehr an geistiger Anregung. Freilich wurde die schon damals gelegte Saat durch den Biologieunterricht des Mühlhausener Gymna-

siums gründlich erstickt. Hertwig äußerte später einmal: wenn ihm damals jemand vorausgesagt hätte, er würde Zoologe werden, so hätte er die Zumutung einer derart geisttötenden Beschäftigung als eine persönliche Beleidigung empfunden.

Und doch wollen wir dem Mühlhausener Gymnasium nicht gram sein. Es besaß auch einen ausgezeichneten Lehrer, den Direktor der Anstalt, Professor Osterwald. Ihm verdanken wir, daß Richard Hertwig studieren durfte, statt, wie es ursprünglich des Vaters Wille war, dessen Fabrik zu übernehmen. Ausschlaggebend war eine Rede, die Richard Hertwig in seinem letzten Gymnasialjahr bei einem feierlichen Anlaß in der Schule zu halten hatte. Der feinsinnige Osterwald erkannte seine Begabung und tat beim Vater den entscheidenden Schritt. Wir Zoologen verdanken ihm aber noch mehr. Er bestimmte die beiden Brüder Hertwig, als sie 1868 die Universität bezogen, nach Jena zu gehen, weil dort sein früherer Lieblingsschüler Ernst Haeckel tätig war. Es sei ihm eine Herzenssache, die drei Schüler, die ihm am nächsten gestanden hätten, die beiden Hertwigs und Ernst Haeckel, einander näher zu bringen. So zogen sie also nach Jena und sollten dort, dem Wunsche des Vaters entsprechend, Chemie studieren. Nun haben wir Zoologen abermals einen Dank abzustatten, und zwar an den damaligen Jenenser Chemieprofessor. Seine Vorlesung war so langweilig, daß sie als Schreckmittel wirkte. Haeckels Vorlesung war dagegen so hinreißend, der Einfluß, der im persönlichen Verkehr und auf vielen gemeinsamen Spaziergängen von ihm ausging, so mächtig, daß er die beiden ganz in seinen Bann zog. Er wollte sie für die Zoologie gewinnen und er riet ihnen, den damals allgemein üblichen Weg zu gehen — der auch heute immer noch der beste ist — den Weg über das Medizinstudium.

So sehen wir sie als Mediziner zunächst in Jena, wo auch Carl Gegenbaur, der dortige Anatom und Schöpfer der vergleichenden Anatomie, zu ihren Lehrern gehörte, dann ein Semester in Zürich, wo sie in der Vorlesung von Wislicenus entdeckten, daß nicht die Chemie an sich langweilig war, sondern nur das Kolleg, das sie in

Jena gehört hatten. Fast wäre noch der väterliche Wunsch in Erfüllung gegangen. Doch zu fest waren sie schon in Haeckels Sphäre verankert und der Wissenschaft vom Lebendigen verfallen.

Der Siebzigerkrieg führte die Hertwigs als freiwillige Lazarettgehilfen ins Feld. Dann wurde das Studium in Jena fortgesetzt, daneben auch schon auf Anregung Haeckels zoologisch gearbeitet. Die Zuerkennung des Universitätspreises für Richard Hertwigs Erstlingsarbeit (Beiträge zur Kenntnis des Baues der Ascidien, 1871) war der ermutigende Anfangserfolg auf seinem Fachgebiet.

Das Früjahr 1871 brachte den beiden ein Erlebnis, das für ihre weitere wissenschaftliche Entwicklung sicher in hohem Grade bestimmend war. Von Ernst Haeckel eingeladen, wurden sie seine Begleiter auf einer Studienreise nach Dalmatien. Ihr Ruf mußte ihnen vorausgeeilt sein, denn bei der Ankunft in Lesina wurde Haeckel von einem Mönch mit der brennenden Frage empfangen: „Nicht wahr, Herr Professor, wir stammen von den Affen ab?" Es war ein freisinniger, für Haeckels Ideen begeisterter Mann, in dessen Kloster sie ihre Arbeitsstätte einrichten konnten. Er unterstützte sie, wo er es vermochte, und gab ihnen manche äußere Hilfe, das Meer bot ihnen den Stoff, ihr Enthusiasmus die Kraft, wechselseitige Anregung die geistigen Quellen, um mit einfachen Mitteln fruchtbarste Arbeit zu leisten, und daneben blieb Zeit für manchen Witz und Schabernack. Solche Reisen wiederholten sich noch oft in den folgenden Jahren. 1875 waren die Brüder (wiederum mit Haeckel) auf Korsika und im Winter 1876/77 machten Richard und Oscar Hertwig in Messina vielleicht die schönste Arbeit ihres Lebens; es ist ja immer dieselbe Sache, in alten wie in heutigen Tagen: erfolgreiche schöpferische Arbeit erfordert volle Konzentration und gedeiht am besten losgelöst vom kleinlichen Kram des gewohnten Alltags, befreit von den vielerlei Pflichten des Institutslebens. Das war schon damals der Sinn der akademischen Ferien, wie er es heute noch ist. Die Hertwigs wußten diese Freiheit zu nützen. Ostern 1884 finden wir sie wieder an den Gestaden des Mittelmeeres, diesmal in Sorrent, 1885 in Nervi, 1886 in Triest, und

1887 ging Richard Hertwig nach Spezia. Die Vorteile und Erleichterungen, welche die aufblühenden marinen Stationen, allen voran Anton Dohrns herrliche Gründung in Neapel, den Biologen boten, hat er sich nie zunutze gemacht. Er zog es vor, selbständig, froh und ungebunden, mit einfachsten Mitteln seinen Problemen nachzugehen. Noch im Winter 1912/13 suchte er nach einem schweren Schicksalsschlag Zerstreuung und Erholung in einem Aufenthalt auf Teneriffa und fischte sich dort von der Barke aus mit mitgebrachten Netzen sein Material so reichhaltig, daß ihm dessen Bearbeitung bis zum letzten Tag seines Lebens Beschäftigung gab.

Doch kehren wir zurück zu den jungen Medizinern. Nach der Dalmatienreise verließen sie Jena und übersiedelten nach Bonn, wo Max Schultze die Anatomie vertrat. Durch ihn wurden sie in die Feinheiten der Zellen- und Gewebelehre eingeführt. Er stellte Richard Hertwig das Thema für seine medizinische Doktorarbeit, mit der er 1872 promovierte. Damals war der Doktorhut noch nicht der Massenartikel von heute, und die Promotion noch eine feierliche Angelegenheit, die mit der Aufstellung von Thesen und ihrer öffentlichen Verteidigung verbunden war. Unter den Thesen R. Hertwigs scheint mir eine besonders bezeichnend und interessant: „Die durch die Statistik gewonnenen Sterblichkeitsverhältnisse operativer Eingriffe verlangen eine weitere Kontrolle durch eine genaue Analyse der den Einzelstatistiken zugrunde liegenden Verhältnisse.“ Man muß wissen, daß zwei Jahre vorher Theodor Billroth, der große Chirurg, als erster eine ungeschminkte Statistik der klinischen Operationen veröffentlicht hatte, in der auch die begangenen Fehler und die Mißerfolge offen bekannt wurden, um daraus zu lernen. Es ist nicht wahrscheinlich, daß Hertwig, dessen literarische Interessen nach ganz anderer Richtung gingen, die Veröffentlichung des Wiener Chirurgen gelesen hatte. Vielmehr wird er selbst mit seinem gesunden Instinkt erkannt haben, daß die damals allgemein übliche Art und Weise, die Operationsergebnisse wissenschaftlich auszuwerten, oberflächlich und im Grunde faul war. Wäre er bei der Medizin geblieben, er wäre wohl

auch auf ihrem Gebiete ein Organisator geworden. — Doch nun, nach dem Abschluß des medizinischen Studiums, wandte er sich mit Leib und Seele der Zoologie zu.

Ich bin mit Absicht auf die Studienjahre, die für Richard Hertwigs Entwicklung so bedeutsam waren, etwas näher eingegangen und will den weiteren Lebenslauf nur kurz umreißen. Es war ein rascher Aufstieg in der akademischen Laufbahn. In den Jahren 1872–1874 war er Assistent am Anatomischen Institut der Universität Bonn bei Max Schultze. 1875 habilitierte er sich in Jena für Zoologie und erwarb durch das Kolloquium den Dr. phil.[1] Seine Habilitationsschrift (Beiträge zur Kenntnis der Acineten) trug ihm einen langen, anerkennenden Brief von Th. v. Siebold ein, dessen Nachfolger in München er zehn Jahre später werden sollte. In diesem Brief steht: „Ich wünsche

---

[1] Zur Habilitation gehörte auch die Aufstellung von Thesen und ihre öffentliche Verteidigung. Seine Thesen hatten folgenden Wortlaut:

1. Die Kammerung der Polythalamien kömmt bei der Bestimmung ihrer morphologischen Individualität nicht in Betracht.

2. Wenn sich im Zellkern ein Kernkörperchen differenziert, bildet dasselbe den wichtigsten Bestandteil des Kerns.

3. Die Contractilität der Muskelsubstanz und die sogenannte Contractilität des Protoplasma sind wesentlich voneinander verschieden.

4. Mechanische Erklärungsweisen morphologischer Verhältnisse, welche die Formen als das unmittelbare Produkt bestimmter mechanischer Einwirkungen auffassen, sind nur in beschränkter Weise in der Morphologie zulässig.

5. Nicht jede Vergleichung vergleichbarer Organe ist vergleichende Anatomie.

6. Mit Unrecht ist in der Neuzeit die Behauptung aufgestellt worden, daß wissenschaftliche Zoologie identisch sei mit vergleichender Anatomie.

In einem Brief an seine Eltern vom 11. Februar 1875 schreibt Richard Hertwig: „. . . Die Disputation hat volle $^5/_4$ Stunde gedauert, hat mich aber nicht im Geringsten angegriffen. Zuletzt hatte ich eine Bombenruhe . . . Häckel hat mir auf These 1 opponiert; er hatte einen sehr schwierigen Stand, eine Idee anzugreifen, die er selbst billigte; ebenso mußte ich in meinen Erwiderungen vorsichtig sein, um ihm nicht das Opponieren unmöglich zu machen und ihm einen geordneten Rückzug zu ermöglichen. . . . Schwalbe griff These 4 an. Da hier wirklich ein principieller Unterschied vorlag, so gewann die Discussion ein lebhafteres Colorit. Die These 4 war zu einem Disput sehr geeignet. Ihre Fassung erlaubte einen Modus vivendi zu finden, bei dem beide Teile sich befriedigen konnten, ohne sich etwas zu vergeben . . .“ Aus diesen Sätzen spricht schon der geschickte und taktvolle Diskussionsredner, als der er später zahllosen wissenschaftlichen Zusammenkünften viel Anregung gab, ohne je verletzend zu werden.

Ihnen nun zu Ihrer neu betretenen Laufbahn das beste Glück und den schönsten Erfolg, der gewiß nicht ausbleiben wird. . . . Daß Sie unter den vielen Privatdocenten, die gegenwärtig an den verschiedenen deutschen Universitäten gerade für Zoologie ihre Tätigkeit entwickeln wollen, den Kampf ums Dasein bestehen werden, bezweifle ich keinen Augenblick." Er hatte recht. Schon nach drei Jahren erhielt Richard Hertwig den Professortitel, 1881 wurde er als ordentlicher Professor nach Königsberg berufen, was die räumliche Trennung von seinem Bruder Oscar mit sich brachte, 1883 folgte er einem Rufe nach Bonn und 1885 dem Ruf nach München. Hier hatte v. Siebold durch 30 Jahre die zoologische Staatssammlung geleitet. Aus seinen Händen übernahm er die Tradition eines ruhmvollen Lehrstuhles, aber ein zoologisches Institut im heutigen Sinne gab es damals nicht. Es wuchs erst unter seinen Händen aus dem Boden und wurde in den folgenden Jahrzehnten zum größten internationalen Zentrum der biologischen Wissenschaft. Sein Haus aber machte er im Verein mit der Gattin, die er zwei Jahre nach seiner Übersiedlung nach München heimführte, zu einem Mittelpunkt schönster Geselligkeit.

Durch 40 Jahre, in heiteren und ernsten Zeiten, stand er an dieser Wirkungsstätte als Vorbild eines pflichtbewußten Forschers und Lehrers. Kein Wunder, daß ihm Anerkennung in reichem Maße zuteil wurde. Er bekleidete die höchsten akademischen Würden, er erhielt neben anderen Auszeichnungen den Bayerischen Kronenorden und mit ihm den persönlichen Adel, er war Träger des Maximilianordens für Kunst und Wissenschaft, wurde Mitglied des Ordens pour le mérite, zahllose Akademien und gelehrte Gesellschaften des In- und Auslandes ehrten ihn und sich durch seine Mitgliedschaft. Unbeirrt durch alle Äußerlichkeiten fuhr er fort, neue Wege zu suchen und zu forschen, soweit es seine anderen Pflichten irgend zuließen. Auch als die Bürde des Amtes von seinen Schultern genommen war, auch im Ruhestand, ruhte er nicht. Er verfolgte, selbst weiter schaffend, mit wachem Sinn alle Zweige unserer Wissenschaft. Ein gütiges Geschick ließ ihn aus voller Rüstigkeit heraus nach eintägigem Krankenlager am 3. Oktober

1937 die Augen schließen. Die Herbstsonne schien in das Arbeitszimmer des 87jährigen, auf sein Mikroskop, in dem ein Protozoenpräparat eingestellt war, und daneben lag eine mit sicherer Hand ausgeführte Zeichnung und ein begonnenes Manuskript.

Nun lassen Sie uns einen Blick auf seine Lebensarbeit werfen.

Er hatte das Glück, in eine Zeit zu kommen, die für wissenschaftliche Gedanken reif und noch nicht mit solchen gesättigt war. Auf das Zeitalter Linnés — damit beschäftigt, die Tiere und Pflanzen zu beschreiben und zu benennen, zu sammeln und zu ordnen — war das Bestreben gefolgt, in der Vielheit der Gestalten einen gemeinsamen Grundplan zu erkennen, wie es in Goethes vergleichend anatomischen Betrachtungen oder in Cuviers Typenlehre seinen Ausdruck fand. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte begann sich zu regen. Karl Ernst von Baer erkannte im allgemeinen Vorkommen der Keimblätter gemeinsame Züge im Bauplan frühester Entwicklungsstadien der Tiere und entdeckte das Ei der Säugetiere und auch des Menschen. Man glaubte nicht mehr daran, daß Würmer sich aus unbelebtem Schlamm entwickeln, daß aus Mehl und einem schmutzigen Hemd Mäuse entstehen können, und nur auf dem Gebiet der kleinsten Lebewesen geisterte die Lehre von der Urzeugung noch herum, bis Pasteur auch da durch nüchterne Versuche die Phantasie in ihre Schranken wies. Die Vervollkommnung des Mikroskops erweiterte den Gesichtskreis. Schwann erkannte die Zelle als gemeinsames Bauelement des Pflanzen- und Tierkörpers, der Vorgang der Zellteilung wurde entdeckt, Max Schultze gab dem Zellbegriff seinen bleibenden Inhalt, das Volk der Urtierchen entzückte die Biologen und, noch umstritten, reifte die Erkenntnis, daß sie einfachste Tierformen, daß sie selbständig lebende Zellen sind. Und in diese Zeit, in Hertwigs Knabenjahre, fiel auch Darwins Buch von der Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. Kein anderes Werk hat je der Biologie einen solchen Antrieb gegeben wie dieses. Ein genialer Gedanke, ein Erklärungsversuch für die Entstehung der Arten, entfachte die besten

Köpfe zum Streit über die treibenden Kräfte in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Lebewesen, und hält sie heute noch in Atem. Das Wie bleibt umstritten, aber daß die Lebewesen, die jetzt die Erde bevölkern, das Ergebnis eines allmählichen Entwicklungsvorganges sind, hat Darwin durch ein überwältigendes Beweismaterial belegt. Dadurch hat er die Abstammungslehre zu einer der bestbegründeten Theorien der Biologie gemacht.

Was fleißige Forschung auf dem Gebiete der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, auf dem Gebiete der Zellenlehre und der niedersten Lebewesen an Tatsachen zutage gefördert hatte, erhielt nun plötzlich einen tieferen Sinn durch eine große Idee, durch den Gedanken eines wirklichen, historisch gegebenen, inneren Zusammenhanges. Die kausale Betrachtungsweise hielt ihren Einzug in die Gefilde der „beschreibenden Naturwissenschaften".

So ist es verständlich, daß Hertwigs Jugendarbeiten unter dem Einfluß der Darwin-Haeckelschen Gedankengänge standen. Zunächst kam dies nur in der Wahl der Untersuchungsobjekte zum Ausdruck. Wenn seine preisgekrönte Erstlingsarbeit von den Seescheiden handelt, wenn sich seine Dissertation mit den Lymphdrüsen des Störherzens befaßt, so beschäftigt er sich mit den Organen von Tieren, die durch ihre stammesgeschichtlichen Verwandtschaftsbeziehungen ein besonderes Interesse erweckten. Bald aber wurde die Idee der Abstammungslehre zum Leitgedanken grundlegender Untersuchungen, die völlig neue Wege gingen. Ich möchte versuchen, dies an einem Beispiel klarzumachen.

Von den Organen des menschlichen Körpers ist das Gehirn wohl dasjenige, welches die meisten Rätsel birgt. Für den Anatomen ein Gebilde mit Furchen und Windungen, mit Ganglienkernen und Kommissuren, für den Histologen ein kaum entwirrbares Geflecht von Nervenzellen und Nervenfasern, ist es für uns alle der Sitz des Bewußtseins, von Glück und Leid, die Quelle unserer Gedanken und Empfindungen, der Regler der geistigen und körperlichen Leistungen. Die Abstammungslehre nimmt an, daß auch dieses unfaßbare Organ das Ergebnis

einer historischen Entwicklung ist. Die vergleichende Anatomie hatte bei niedriger organisierten Tieren ein Gehirn auf einfacherer Entwicklungsstufe aufgezeigt. Bei den niedersten Vertretern der vielzelligen Tiere hatte man überhaupt keines gefunden. Gerade das reizte die Brüder Hertwig. Überzeugt, dort die Wurzel für die Entwicklung des gesamten Nervensystems zu finden, zogen sie an das Meer, den Born alles tierischen Lebens, und machten sich mit ihrer ganzen Forscherleidenschaft in Messina an die Untersuchung der Quallen und Seerosen. Sie entdeckten bei diesen in dem nur mikroskopisch faßbaren Nervennetz das einfachste Nervensystem, das bis heute bekannt ist, und fanden bei den Quallen die ersten Schritte jener zunehmenden Komplikation, die sich bei den Wirbeltieren ins Unübersehbare steigert. Damit war das Verständnis der höheren Nervensysteme angebahnt und zugleich der Grundstein gelegt für ein neues Wissensgebiet, die vergleichende Histologie, die neben der vergleichenden Anatomie als ebenbürtige Schwester emporwuchs.

Wo die Hertwigs anpackten, wurde ganze Arbeit gemacht. So studierten sie neben dem Nervensystem, dem eigentlichen Ziel der Untersuchung, auch den Aufbau der anderen Organe dieser merkwürdigen Lebewesen so gründlich, daß ihre nun 60 Jahre alten Ergebnisse seither keine wesentliche Veränderung oder Ergänzung erfuhren. Die Arbeit trug auch unerwartete Früchte. Sie erhellte die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser niederen Geschöpfe zu den anderen Tieren. Und der Schichtenbau ihres Körpers gab den Anstoß zu entwicklungsgeschichtlichen Betrachtungen und zur Aufstellung der Zölomtheorie, die für das ganze Tierreich ein bis dahin dunkles Kapitel der Entwicklungsgeschichte in umfassender Weise klärte.

Es ist eine seltene Begabung, neue Wege zu gehen; es geschieht noch seltener, daß Forscher, die eben erst ein dankbares Arbeitsfeld eröffnet haben, dasselbe in Kürze verlassen, um nach anderer Richtung bahnbrechend vorzudringen. Acht Jahre nach dem Beginn der erwähnten Untersuchungen sehen wir die Hertwigs bei einer damals kaum gekannten Tätigkeit: als experimentierende Zoologen.

Der Gegenstand ihrer Versuche war ebenso neuartig wie die angewandten Methoden. Bei einem ihrer Meeresaufenthalte hatten sie in den Eiern der Seeigel ein ungemein günstiges Objekt erkannt, um den Vorgang der Befruchtung und ersten Entwicklung zu untersuchen. Wir müssen uns klarmachen, daß man damals noch nicht wußte, was die Befruchtung eigentlich bedeutet. Von den Seeigeln werden die sehr kleinen und durchsichtigen Eier ebenso wie die Samenzellen einfach ins Wasser ausgestoßen, und wenn man sie nur unter das Mikroskop bringt, kann man unmittelbar beobachten, was bei höheren Tieren durch Nebenumstände verborgen bleibt. Indem er so vorging, war Oscar Hertwig der erste, der das Eindringen einer Samenzelle in die Eizelle sah. Er fand, daß das Wesentliche am Vorgang der Befruchtung die Verschmelzung der Zellkerne von Ei- und Samenzelle ist. Er erkannte schon damals in diesen Zellkernen die Träger der Erbmasse. Und nun machten sich die Brüder daran, dieses eben erst entdeckte Geheimnis unter die Schrauben des Experimentes zu zwingen. Indem sie etwa die Kerne von Ei- und Samenzelle an ihrer Vereinigung hinderten, konnten sie verfolgen, was jeder für sich zu tun vermochte. Ein Ergebnis dieser Versuche, an dem vor allem Richard Hertwig beteiligt war, war die Erkenntnis von der Gleichwertigkeit der Kerne beider Geschlechtszellen. Die äußeren Unterschiede zwischen Ei- und Samenzelle beruhen nur darauf, daß die Eizelle viele Vorratsstoffe für den werdenden Keimling in sich aufgespeichert hat, die Samenzelle aber — zugunsten ihrer Beweglichkeit — keine. Die jüngeren Biologen denken wohl kaum daran, daß derjenige, der diesen elementaren Satz zuerst ausgesprochen hat, vor wenigen Monaten noch unter uns war. Er entdeckte bei jener Gelegenheit auch, daß die Eizelle nicht nur durch das Eindringen einer Samenzelle zur Entwicklung angeregt werden kann, sondern daß sich diese Wirkung der Befruchtung durch künstliche chemische Reize ersetzen läßt. Freilich gelang es ihm bestenfalls, die Eizelle zu einer einmaligen Teilung zu bringen, und erst Loeb blieb es vorbehalten, durch vollkommenere Methoden aus solchen vaterlosen Seeigelkeimen fertige Tiere heranzuziehen. In

Hertwigs Lebensarbeit war die entwicklungsphysiologische Forschung nur eine Episode, doch unter den Händen seiner mittelbaren und unmittelbaren Schüler wurde aus diesem Seitentrieb ein stattlicher Stamm, der ungeahnte Früchte trug.

Vergleichende Histologie und Entwicklungsgeschichte, Befruchtungslehre und Physiologie der Entwicklung waren das gemeinsame Arbeitsfeld, das Richard und Oscar Hertwig auch nach der räumlichen Trennung ihrer Wirkungsstätten noch jahrelang in den Ferien zusammenführte. Derart innig war die Gemeinschaft ihrer Arbeit, daß sie selbst nicht imstande gewesen wären, den geistigen Anteil an den Ergebnissen brüderlich aufzuteilen. So soll sich auch der Geschichtsschreiber nicht darum bemühen, sondern diese seltene Verbundenheit mit Dank und Achtung verzeichnen.

Richard Hertwigs selbständiges und eigenstes Arbeitsgebiet war die Protozoenforschung. Ihr wandte er sich schon als neugebackener Doktor zu, und ihr blieb er treu bis zum letzten Lebenstag. Seine ersten Beiträge klärten auf, daß die Protozoen einzellige Tiere sind und daß ihr Kern dem Zellkern bei höheren Tieren und bei Pflanzen gleichwertig ist. Eine alles Leben umspannende, einheitliche Auffassung vom Zellkern kam so durch seine Arbeiten zum Durchbruch. Er gab eine wundervolle Schilderung der formenschönen Radiolarien, denen zeitlebens seine besondere Liebe galt, er klärte den Bau und die systematische Stellung für diese wie für viele andere Protozoengruppen. Doch das Ziel war höher gesteckt. Er erkannte, daß die Grunderscheinungen des Zellenlebens bei den einzelligen Tieren dieselben sind wie bei den höchsten Lebewesen, daß sie bei jenen aber der Beobachtung besser zugänglich sind. Und wenn er das Wachstum und die Vermehrung der Einzelligen studierte, wenn er die verwickelten Vorgänge bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Pantoffeltierchen so vortrefflich beschrieb, daß spätere Jahrzehnte nichts mehr hinzuzufügen hatten, wenn er über die Kernteilung und Befruchtung des Sonnentierchens eine klassische Arbeit machte, so fand er Erscheinungen, die für die allgemeine Lehre von der geschlechtlichen Fortpflanzung von großer

Bedeutung wurden. Er beobachtete nicht nur jene kleinsten Geschöpfe, er züchtete sie auch und wurde darin der Lehrmeister für die moderne Protozoenforschung in der medizinischen Wissenschaft und in der Biologie. Er ließ seine Pfleglinge kaum aus den Augen, in ihren guten und in ihren schlechten Tagen. Er sah ihre „Depressionen", er sah sie entarten und zog als erster eine Parallele von da zu den entarteten Zellen in den bösartigen Geschwülsten des Menschen. In der Befruchtung bei den Einzelligen sah er einen regulatorischen Vorgang, der die gestörte Zellfunktion wieder in Ordnung bringt. Er übertrug diese Vorstellung auch auf die höheren Tiere und glaubte in der „Kernplasmarelation", einem bestimmten Massenverhältnis zwischen Zellkern und Plasma, die Beziehung gefunden zu haben, die entscheidend ist für das Wohl und Wehe der Zelle. Im Alter und in pathologischen Fällen wird dieses Verhältnis gestört. Auch beim normalen Zellwachstum wird es verändert und bei der Teilung wieder geregelt. Bei den reifen weiblichen und männlichen Geschlechtszellen ist es nach entgegengesetzten Extremen verschoben, indem die Eizelle im Verhältnis zum Zellkern sehr viel, die Samenzelle sehr wenig Plasma hat. Dies betrachtete Hertwig als das Wesen der geschlechtlichen Differenzierung der Keimzellen. Und da es ihm gelungen war, durch äußere Einflüsse die Kernplasmarelation zu verändern, führte ihn diese Vorstellung zu dem kühnen Versuch, die Geschlechtsbestimmung der Natur aus der Hand zu nehmen und in die Hände des Experimentators zu legen.

Der Versuch ist ihm an Fröschen gelungen. Durch Einflüsse, die das Kern-Plasma-Verhältnis zugunsten des Kernes, also im Sinne der Männlichkeit verschieben, erzielte er tatsächlich eine Nachkommenschaft, die zum überwiegenden Teil, ja in den bestgelungenen Experimenten zu 100 % aus Männchen bestand. Der Versuch, Teilung und Befruchtung, Altern und Verjüngung, normales und pathologisches Wachstum und die Bestimmung des Geschlechts unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zu betrachten, schien sich zu bewähren. Die Zellforschung brachte aber gerade damals neue und andersartige Ent-

deckungen über das Wesen der Geschlechtsbestimmung. Hertwig wollte sie seiner Theorie einordnen, er prüfte seine Vermutung an Schmetterlingen, doch die Versuche erfüllten seine Erwartungen nicht. Auch bei den Fröschen lagen die Verhältnisse verwickelter, als es zuerst schien, und so führten diese durch 20 Jahre mit Ausdauer, ja mit Leidenschaft fortgesetzten Experimente über die Geschlechtsbestimmung zu einer Enttäuschung. Hertwig selbst hat seine ursprüngliche Vorstellung aufgegeben — wie er denn stets bereit war, ihm lieb gewordene Gedanken und Überzeugungen zu opfern, wenn sie durch eigene oder anderer Forscher Arbeit überholt waren. Aber die Tatsachen, die er gefunden hat, bleiben bestehen und werden mit dem Fortschritt der Forschung in ein neues theoretisches Bauwerk eingehen.

In der schon einmal erwähnten Gedächtnisrede vom Jahre 1909 sagt Hertwig von Darwin: „Mag er sich noch so hoch zum Flug verallgemeinernder Schlußfolgerungen erheben, er kehrt immer wieder zum Boden der Tatsachen bald zurück, in dem er die Wurzeln seiner Kraft hat.“ Dem großen Vorbild dieses Mannes, das schon den jungen Hertwig begeistert hat, ist er Zeit seines Lebens gefolgt. Er ehrte es durch mehrere schöne Reden und nahm manche Gelegenheit wahr, in der Zeit, als viele Vererbungsforscher im Rausch der ersten Begeisterung den Darwinismus über Bord werfen wollten, mit aller Entschiedenheit für Darwin einzutreten und ungerechtfertigte Angriffe zurückzuweisen. Auf die schönste Art bezeugte er seine Achtung vor Darwins Lebenswerk, als er — schon Professor emeritus — in einer Vorlesung, die er nachher zu einem klar geschriebenen Buch ausarbeitete, die Ergebnisse der modernen Zellen- und Vererbungsforschung in die Abstammungslehre einbaute. Er konnte daran seine Freude haben. Hatte er doch eine Entwicklung zu schildern, zu der er selbst nicht nur grundlegende Beiträge geliefert, sondern die er auch fast 30 Jahre früher seherisch vorausgesagt hatte. Im Jahre 1900 schilderte er in der Ansprache, die er auf der Versammlung der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte als deren Vorsitzender hielt, das abgelaufene Jahrhundert als ein Jahrhundert zunehmender Spe-

zialisierung. „Ich glaube jedoch", sagte er damals, „daß wir den Höhepunkt dieses Entwicklungsprozesses überwunden haben. Die Natur ist wie ein Organismus. Zergliedern Sie den menschlichen Körper, so wird Sie zunächst die Vielgestaltigkeit seiner Teile beschäftigen. Je tiefer Sie sich aber in das Studium dieser Teile versenken, um so klarer tritt ihre Zusammengehörigkeit, ihre wechselseitige Abhängigkeit, die Übereinstimmung ihrer Bildungsgesetze hervor. Und so ist auch die Natur ein Ganzes, zu dem die Forschung zurückgeführt wird, je tiefer sie sich in die Einzelheiten zu verlieren scheint. . . . Und so stehen wir denn an der Wende des 19. und 20. Jahrhunderts vor der interessanten Erscheinung, daß die immer mehr spezialisierte Forschung in ihren Endresultaten wieder zum Allgemeinen zurückleitet." Wie schön ist diese Prophezeiung in den nächsten Dezennien gerade auf dem Gebiete der Zellforschung und Vererbungslehre in Erfüllung gegangen!

Und ist es nicht abermals ein prophetisches Wort, wenn er im Jahre 1910 in seiner Rektoratsrede sagt: Die Resultate der Erblichkeitsforschung „haben für die Medizin eine große Bedeutung, freilich nicht für den praktischen Arzt des täglichen Lebens, der es sich genügen läßt, wie es im Liede heißt, der ‚sündigen Seele verfallenes Haus zu flicken', wohl aber für den weitschauenden Arzt der Menschheit, dessen Blick über das Wohl und Wehe des einzelnen hinaus sich auf die Zukunft richtet, dessen Ziel die geistige und körperliche Gesundheit künftiger Generationen ist".

Es ist nicht möglich, in diesem Rahmen im einzelnen zu schildern, wie R. Hertwig seine Wissenschaft bereichert hat. Bei aller liebevoller Kleinarbeit hatte er stets das Ganze im Auge. Wohl kein anderer Biologe dieser Zeit hat so wie er bis ins hohe Alter das Gesamtgebiet seines Faches überschaut und richtig beurteilt. Diese Gabe fand ihren Ausdruck in seinem glänzenden Lehrbuch der Zoologie, das er 1891 herausgab und sein Leben lang, durch 15 Auflagen, auf der Höhe hielt; und sie fand ihren Lohn in der unübersehbaren Zahl von Schülern, die ihm aus aller Herren Ländern zuströmten und, auf welches Teilgebiet immer

ihre besonderen Bestrebungen gerichtet waren, von ihm gut beraten, geleitet und gefördert wurden.

Damit komme ich auf einen Punkt, der nach einer anderen Richtung für Hertwigs Wesen bezeichnend ist: sein Verhältnis zu seinen Schülern. Wer mit ernsten Interessen seine Vorlesung, seine Übungen, sein Institut besuchte, der kam in seinen Bann. Er fesselte die Anfänger durch die Klarheit seiner Darstellung und durch die ewig junge Begeisterung, mit der er auch einen Lebensvorgang, den er schon tausendmal gesehen hatte, dem Schüler zeigen und erläutern konnte. Wie oft waren wir Assistenten in den Anfängerkursen beschämt, früher als er mit dem Dienst fertig zu sein, aber es ging nicht anders, denn beim letzten Studenten, der noch anwesend war, saß bestimmt Richard Hertwig. Wenn gar „Befruchtungstag" war, jener Kurs, in dem an lebenden Seeigeleiern das Eindringen der Samenfäden und die Wunder der ersten Entwicklung bis zur fertigen Larve gezeigt wurden, dann war er selbst schon zwei Tage vorher von früh bis spät rastlos an den Vorbereitungen beteiligt, damit in den zwei Stunden alles ablief wie bei einer Parade und kein wichtiges Stadium fehlte und ungesehen blieb. Er fesselte seine älteren Schüler und Mitarbeiter durch sein reges Eingehen auf ihre Gedanken; jede Schulmeisterei lag ihm fern, aber allen offen lag sein großer Schatz an Wissen und Erfahrung. Aus diesem floß der Reichtum an Gedanken und die Vielseitigkeit seiner Anregungen, der es zuzuschreiben ist, daß von seinen Schülern weit über hundert selbst wieder Professoren der Zoologie oder verwandter Fächer geworden sind. Jungen und Alten war er immer bereit zu helfen, nicht nur bei ihren wissenschaftlichen Fragen und Sorgen, sondern auch in ihren menschlichen Anliegen und Nöten. Als er im Jahre 1910 seinen 60. Geburtstag beging und sich zum erstenmal die Schüler aus allen Jahrgängen um ihr Oberhaupt versammelten, und Theodor Boveri, der erste und für alle Zeit der größte unter seinen Jüngern, die stattliche Festschrift überreichte, da war es trotz der großen Zahl derer, die gekommen waren, ein Familienfest. Alle waren geeint durch den Geist der Arbeit, der Freundschaft und des Vertrauens, der von

Hertwigs lebendigem Beispiel ausstrahlte. So ist es geblieben und so wird es bleiben, solange Glieder dieser Gemeinde am Leben sind.

Der Mittelpunkt von Hertwigs Lehr- und Forschertätigkeit war das Münchener zoologische Institut. Neben diesem hatte er auch die zoologische Staatssammlung zu leiten. Sie allein war ja vorhanden, als er nach München berufen wurde. Er war kein Freund der alten Museumszoologie. Für den „dürren Boden einer geistlosen Systematik" hatte er nichts übrig. Doch lag es ihm fern, die systematische Richtung überhaupt gering zu schätzen, und er mißbilligte es scharf, wenn manche Vertreter der jüngeren experimentellen Biologie auf jene herabsehen wollten. Nicht die systematische Zoologie an sich, sondern nur die Art, wie sie vielfach betrieben wurde, war unwissenschaftlich. In die verstaubten Museen sollte ein frischer Wind hineinblasen. Es spricht für Hertwigs weiten Blick, daß er, obwohl selbst kein Vertreter der systematischen Richtung, diese Notwendigkeit früh erkannte und auch den Weg der Verwirklichung sah. Schon in den neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts suchte er den Straßburger Extraordinarius Ludwig Doederlein für die Münchner Staatssammlung zu gewinnen, damals vergebens. Später betraute er Franz Doflein, nach dessen Wegberufung Carl Zimmer und, als dieser die Leitung des Berliner Museums übernahm, den inzwischen aus Straßburg vertriebenen Doederlein mit der Betreuung der Sammlung, wobei er zwar die Oberleitung behielt, den Genannten aber große Selbständigkeit ließ. Es waren keineswegs nur wissenschaftliche Ziele, die er hiermit verfolgte. Vielmehr wollte er auch durch die Berufung biologisch interessierter Systematiker an der Universität einen systematisch-biologischen Unterricht aufbauen, damit es bei der erhofften Reform des biologischen Unterrichts an den höheren Schulen nicht an entsprechend ausgebildeten Lehrkräften fehle. Schon zur Jahrhundertwende trat er mit allem Nachdruck für einen gründlichen Biologieunterricht an den höheren Lehranstalten ein, mit durchgehend zwei Wochenstunden, und entwarf einen wohldurchdachten Lehrplan, der darauf abzielte, ohne Überbürdung mit Gedächtniskram bei den

Schülern Verständnis zu wecken für die Lebewelt unserer Heimat, die Biologie zu nutzen als eine reiche Quelle geistiger, gemütlicher und künstlerischer Anregung, und in den höheren Klassen über die Bekanntschaft mit der Tierwelt hinzuführen zum Verständnis des eigenen Körpers und der wichtigen Probleme der Fortpflanzung und Vererbung. Man denkt an heute gesprochene Worte, wenn man in einer Abhandlung Hertwigs aus dem Jahre 1904 liest: Die biologischen Unterrichtsstunden in der Schule bieten auch den Vorteil, „daß sie den infolge der Bedingungen des Kulturlebens sich der Natur immer mehr entfremdenden Menschen wieder in die Natur zurückführen, daß sie Liebe für dieselbe wecken und den in diesem Verhältnis gegebenen reichen ästhetischen Bildungsstoff den Menschen zugängig machen".

Ich habe versucht, Ihnen von Hertwigs umfassender beruflicher Tätigkeit ein Bild zu entwerfen. Was sein Leben wahrhaft schön und groß macht, ist, daß er in dieser Tätigkeit nicht unterging. Er bewahrte sich einen offenen Sinn für alle schönen Seiten unseres Kulturlebens und fand die Zeit, vielseitig daran teilzunehmen.

Von glühender Vaterlandsliebe, litt er schwer unter dem unglücklichen Ausgang des Krieges und den Folgen der Revolution. Doch war es nicht seine Art, klagend zuzusehen. Er entfaltete in jener Zeit eine lebhafte politische Tätigkeit, war ein führendes Mitglied der Vaterlandspartei und übernahm später deren Vorsitz. Obwohl nach dem Ausschluß Deutschlands aus den internationalen Veranstaltungen auch auf wissenschaftlichem Gebiet alle Brücken abgebrochen schienen, zweifelte er nicht an einer kommenden Verständigung und war bemüht, ihr in dem Bereich, der dem Einfluß seiner Persönlichkeit offen stand, den Weg zu bereiten. In einem umfangreichen Briefwechsel mit ausländischen Fachgenossen in Italien und Frankreich, Holland und Schweden, in Amerika, in Griechenland, Rumänien und anderen Staaten suchte er die Behauptung von Deutschlands Schuld am Kriege und weit verbreitete Greuelmeldungen mit der ihm eigenen Gründlichkeit

zu widerlegen und Mißverständnisse zu beseitigen. Teilweise ist es ihm schon damals gelungen. Sein Ziel und sein Wunsch war — wie er in einem Brief an Prof. Caullery in Paris sagte — daß wieder „die Vertreter der Wissenschaft von allen Nationen in alter Weise . . . bei aller Bewahrung ihrer nationalen Einstellung freundschaftlichst zu gemeinsamer Arbeit zusammentreten würden". Darüber hinaus trug er in sich den festen Glauben an Deutschlands Zukunft. Nur dachte er nicht an eine rasche Wandlung. Daß er das Ende äußerer Demütigung und inneren Parteihaders, daß er den Beginn eines wirtschaftlichen Aufstieges unter zielbewußter Führung noch erlebte, kam wie ein lichter Schein über den ernsten Abend seines Lebens.

VERZEICHNIS DER VERÖFFENTLICHUNGEN VON R. v. HERTWIG

1. Beiträge zur Kenntnis des Baues der Ascidien. Eine akademische Preisschrift, Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 7, 1871
2. Die lymphoiden Drüsen auf der Oberfläche des Störherzens. Inauguraldissertation. Bonn 1872
3. Über Mikrogromia socialis, eine Colonie bildende Monothalamie des süßen Wassers. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 10, SupplHeft, 1874
4. (Gemeinsam mit Lesser): Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 10, SupplHeft, 1874
5. Beiträge zur Kenntnis der Acineten. Habilitationsschrift, Leipzig 1875
6. Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morpholog. Jahrb., Bd. 2, 1876
7. Bemerkungen zur Organisation und systematischen Stellung der Foraminiferen. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 10, 1876
8. Zur Histologie der Radiolarien. Leipzig 1876
9. Über den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 11, 1877
10. (Gemeinsam mit Oscar Hertwig): Über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 11, 1877
11. Studien über Rhizopoden. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 11, 1877
12. Über Leptodiscus medusoides, eine neue den Noctilucen verwandte Flagellate. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 11, 1877
13. (Gemeinsam mit Oscar Hertwig): Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878
14. (Gemeinsam mit Oscar Hertwig): Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878
15. (Gemeinsam mit Oscar Hertwig): Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems. Jena 1879
16. Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879
17. Über den Bau der Ctenophoren. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 14, 1880
18. Der Zoologe am Meer. Sammlung gemeinverständlicher wissenschaftlicher Vorträge, Heft 371. Berlin, Verlag Habel, 1881
19. Über das Auge der Planarien. SitzBer. d. Jenaischen Ges. f. Med. u. Naturwiss. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 14, SupplHeft, 1881
20. Über die Anlage der Keimblätter bei den Insekten. SitzBer. d. Jenaischen Ges. f. Med. u. Naturwiss. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 14, SupplHeft, 1881
21. (Gemeinsam mit Oscar Hertwig): Die Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 15, 1882
22. Die Actinien der Challengerexpedition. Jena 1882
23. Gedächtnisrede auf Charles Darwin. Schriften der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft, Bd. 24, 1883
24. Über die Kernteilung bei Actinosphaerium Eichhorni. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 17, 1884

25. Erythropsis agilis, eine neue Protozoe. Morpholog. Jahrb., Bd. 10, 1885
26. Ist Erythropsis agilis eine losgerissene Spastostyla Sertulariarum? Zoolog. Anzeiger, 8. Jahrg., 1885
27. (Gemeinsam mit Oscar Hertwig): Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 19, 1886
28. Über den Einfluß von Chloralhydrat auf die inneren Befruchtungserscheinungen. Anat. Anzeiger, 1. Jahrg., 1886
29. Über die Abänderung der inneren Befruchtungsvorgänge. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 2, 1886
30. Gedächtnisrede auf Carl Theodor von Siebold. Verlag d. k. B. Akademie d. Wissensch., München 1886
31. Über Polyspermie. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 2, 1886
32. (Gemeinsam mit Oscar Hertwig): Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 20, 1887
33. Über Kernteilung bei Infusorien. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 3, 1887
34. Weitere Versuche über Bastardierung und Polyspermie. SitzBer. Ges. Morph. Phys. München, Bd. 4, 1888
35. Über Kernstruktur und ihre Bedeutung für Zellteilung und Befruchtung. SitzBer. Ges. Morph. Phys. München, Bd. 4, 1888
36. Über die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne (von Ei- und Samenkern) bei den Seeigeln. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 4, 1888
37. Report on the Actiniaria. (The Voyage of H. M. S. Challenger) Zoology, Vol. 26, Part. 73, 1888
38. Supplementary report on Challenger Actiniae. Report Challenger, Vol. 28, Part. 77, 1888
39. Über die Conjugation der Infusorien. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd 5, 1889
40. Über die Conjugation der Infusorien. Abh. d. k. B. Akademie d. Wissensch., II. Cl., XVII. Bd., I. Abt., München 1889
41. Lehrbuch der Zoologie. Jena, 1. Tl., 1891
42. Lehrbuch der Zoologie. Jena, 2. Tl., 1892
43. Über Befruchtung und Conjugation. Verhandl. d. deutschen Zoolog. Ges., 1892
44. Zoologie und vergleichende Anatomie, in: Lexis, Die deutschen Universitäten, Bd. 2, Berlin 1893
45. Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl. Jena 1893
46. Lehrbuch der Zoologie, 3. Aufl. Jena 1894
47. Entwicklung der Trichinen nach Untersuchungen von Graham. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 11, 1895
48. Über die Entwicklung der Trichinen. Münchn. Med. Wschr., 1895, Nr. 21
49. Über Centrosoma und Centralspindel. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd.11, 1895
50. Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kernteilung und der geschlechtlichen Differenzierung. Festschr. f. Gegenbaur, Leipzig, Bd. 2, 1896
51. Über Befruchtung bei Rhizopoden. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 12, 1896

52. Über Karyokinese bei Actinosphaerium. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 13, 1897
53. Lehrbuch der Zoologie. 4. Aufl., Jena 1897
54. Über die Bedeutung der Nucleolen. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 14, 1898
55. Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. d. k. B. Akademie d. Wissensch., II. Cl., XIX. Bd., 3. Abt., München 1898
56. Über die Umgestaltungen des Centrosoma während der Encystierung von Actinosphaerium Eichhorni. Proc. 4. Intern. Congress Z., 1899
57. Über Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris. Festschr. f. Kupffer. Verlag G. Fischer, Jena 1899
58. Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 15, 1899
59. Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 15, 1899
60. Über physiologische Degenerationen bei Protozoen. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 16, 1900
61. Lehrbuch der Zoologie. 5. Aufl., Jena 1900
62. Ansprachen bei der Naturforscherversammlung in Hamburg. Verh. d. Ges. Deutscher Naturforscher und Ärzte, Hamburg 1901
63. A Manual of Zoology. New York 1902
64. Protozoen und Zelltheorie. Verh. Ges. D. Naturf. u. Ärzte, 73. Vers., 2. Tl., 1. Hälfte, 1902
65. Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. SitzBer. Akad. d. Wissensch., München, Bd. 32, 1902
66. Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. SitzBer. Ges. Morph. Phys. München, Bd. 18, 1903
67. Über Correlation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biolog. Zentralbl., Bd. 23, 1903
68. Lehrbuch der Zoologie. 6. Aufl., Jena 1903
69. Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni, nebst Bemerkungen zur Ätiologie der Geschwülste. Denkschr. Med. Nat. Ges., Jena, Bd. 11, 1904
70. Über Conjugation von Dileptus gigas. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, Bd. 20, 1904
71. Neuere Angriffe gegen den Darwinismus. D. Med. Wschr., 30. Jahrg., 1904
72. Zur Frage der Organisation des zoologischen Unterrichts an den höheren Schulen. Natur und Schule, Bd. III, 1904
73. Erfordernisse der Vorbildung der Mittelschulen für das Studium der Zoologie. In: Beiträge zur Frage des naturwissenschaftlichen Unterrichts an den höheren Schulen. Jena 1904
74. Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 15. Vers., 1905
75. Lehrbuch der Zoologie, 7. Aufl., Jena 1905
76. Eireife, Befruchtung und Furchungsprozeß. Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere. Jena 1906

77. Über die Methode zoologischer Forschung. Verh. d. Deutschen Zool. Ges., 16. Vers., 1906
78. Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verh. d. D. Zool. Ges., 16. Vers., 1906
79. Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Biol. Zentralbl., Bd. 26, 1906
80. Fritz Schaudinn. Münchn. Med. Wschr., 1906, Nr. 30
81. Über die Ursache des Todes. Beilage zur Allgemeinen Zeitung, 1906, Nr. 288 und 289
82. Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. III. Verh. d. deutschen Zool. Ges., 1907
83. Lehrbuch der Zoologie, 8. Aufl., Jena 1907
84. Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. SitzBer. Ges. Morph. Phys., München, 1907
85. Über neue Probleme der Zellenlehre. Archiv f. Zellforschung, Bd. 1, 1908
86. Über die Bedeutung der Stationen der Süßwasserbiologie. Intern. Revue d. ges. Hydrobiologie u. Hydrographie, Bd. 1, 1908
87. Zum Gedächtnis des hundertjährigen Geburtstages Charles Darwins. Beilage d. Münchner Neuesten Nachr., München, 1909, Nr. 3839, 3840
88. Fünfzig Jahre Darwinismus. Die Umschau, 1909, Heft 7 und 8
89. Lehrbuch der Zoologie, 9. Aufl., Jena 1910
90. Die Deutsche Zoologie und die modernen biologischen Forschungseinrichtungen. Intern. Wschr. f. Wissensch., Kunst und Technik, 4. Jahrg., 1910, Nr. 34
91. Über kausale Erklärung der tierischen Organisation. Rektoratsrede, München 1910 (Verlag Wolf & Sohn)
92. Biologie und Unterricht. Intern. Wschr. f. Wissensch., Kunst u. Technik, Juli 1911
93. Einleitung in die Abstammungslehre. Die Abstammungslehre, Jena 1911
94. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biolog. Zentralbl., Bd. 32, 1912
95. Lehrbuch der Zoologie. 10. Aufl., Jena 1912
96. Die einzelligen Organismen. Die Kultur der Gegenwart, Tl. III, Abt. IV, 2, 1913
97. Experimentelle Biologie und das Sexualitätsproblem. Intern. Wschr. f. Wissensch., Kunst u. Technik, Dez. 1913
98. Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. Biolog. Zentralbl., Bd. 34, 1914
99. Die Abstammungslehre. Die Kultur der Gegenwart, Tl. III, Abt. IV, 4, 1914
100. Theodor Boveri. Münchn. Med. Wschr., 1915, Nr. 48
101. Lehrbuch der Zoologie, 11. Aufl., Jena 1916
102. Theodor Boveri. Jahrb. d. k. B. Akad. d. Wissensch., 1916
103. Bemerkungen zu dem Aufsatz Heikertinger: Das Scheinproblem von der Zweckmäßigkeit im Organischen. Biolog. Zentralbl., Bd. 37, 1917
104. Vortrag für die deutschen Kriegsgefangenen in der Schweiz. Gedruckt in der deutschen Internierten-Druckerei, Bern, Optingenstr. 52, 1918
105. Lehrbuch der Zoologie, 12. Aufl., Jena 1919
106. Ernst Haeckel. Deutsches Biogr. Jahrbuch, 1919
107. Die Einkernigkeit bei den Acantharien. Archiv f. mikrosk. Anatomie (Festschr. f. Oscar Hertwig), 1920

108. Über den Einfluß der Überreife der Eier auf das Geschlechtsverhältnis von Fröschen und Schmetterlingen. SitzBer. d. Bayer. Akad. d. Wissensch., math.-physik. Klasse, 1921
109. Franz von Leydig. Rede bei der Gedenkfeier der Universität Bonn. Verlag Ludwig Röhrscheid, Bonn 1922
110. Lehrbuch der Zoologie, 13. Aufl., Jena 1922
111. Einfluß der Überreife der Geschlechtszellen auf das Geschlecht von Lymantria dispar. SitzBer. d. B. Akad. d. Wissensch., math.-physik. Klasse, Jahrg. 1923, München 1924
112. Lehrbuch der Zoologie, 14. Aufl., Jena, 1924
113. Über experimentelle Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. SitzBer. d. Bayer. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Abt., 1925
114. Abstammungslehre und neuere Biologie. Jena 1927
115. Über die Kernverhältnisse der Acanthometren. Archiv f. Protistenk., Bd. 71, 1930
116. Lehrbuch der Zoologie, 15. Aufl., Jena 1931
117. Über den Bau der Peripyleen. Abh. d. Bayer. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Abt., 1932, Heft 12
118. Ernst Haeckel zum Gedächtnis. SitzBer. d. Ges. f. Morph. u. Phys., München Jahrg. 43, 1934
119. Über den Bau der Peripyleen, 2. Tl. Abh. d. Bayer. Akad. d. Wissensch., math.-naturw. Abt., 1937, Heft 41.