

Viertes Kapitel.

Entwicklungsphysiologische Theorien und Experimente.

1. Die Idioplasmatheorie.

An die in den ersten drei Kapiteln mitgeteilten Ergebnisse ausgedehnter und mühsamer Beobachtungen lassen sich Betrachtungen und Experimente anreihen, durch die man auf den verschiedensten Wegen in das Geheimnis der geschlechtlichen Zeugung und Entwicklung noch tiefer einzudringen versucht hat.

Durch die Erkenntnis, daß Eier und Samenfäden einfache Zellen der Tierarten sind, in deren Geschlechtsorganen sie erzeugt werden, ist zwar die Präformationstheorie in ihrer alten Fassung endgültig beseitigt, nicht aber die wissenschaftliche Frage, deren Lösung sie geben sollte, selbst aufgeklärt worden. Denn wenn auch das Ei nicht der spätere Organismus en miniature ist, wie es die Präformisten lehrten, so muß es doch die wesentlichen Ursachen für seine Entstehung oder, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, die Anlagen für die Hervorbringung einer ganz bestimmten Organismenart besitzen. Mit zwingender Naturnotwendigkeit geht aus jeder Art von Eizelle immer nur ein Organismus der gleichen Art hervor. In dem Stoff der Eizelle überträgt oder vererbt der Mutterorganismus seine Eigenschaften dem Kind. Das Gleiche gilt aber auch von der Substanz des Samenfadens. Denn das Kind erbt, ebenso wie von der Mutter, auch individuelle, spezifische Eigenschaften vom Vater. Am deutlichsten tritt dies bei der Bastardzeugung hervor, bei der Verbindung der Geschlechtsprodukte von Individuen, die wegen Unterschieden in ihrer Organisation von den Systematikern zu verschiedenen Varietäten und Rassen einer Art oder zu verschiedenen Arten und Gattungen gerechnet werden. Wenn ein Bastardprodukt neben den Eigenschaften der Tierart, welcher das Ei angehört, auch die diesem ganz fremden Eigenschaften der zweiten Tierart, die als Männchen bei der Zeugung mitgewirkt hat, oft in seltsamer Kombination zeigt und häufig sogar die letzteren noch schärfer als die ersteren hervortreten läßt, so kann die Übertragung oder die Vererbung nur durch die so unendlich kleine Stoffmasse des Samenfadens geschehen sein. Ei- und Samenzelle repräsentieren also in gleicher Weise die Anlagen für ein neues Individuum. Indem dieses zwischen seinen beiden Erzeugern in seinen Eigenschaften die Mitte hält, muß es als ein Mischprodukt von beiden bezeichnet werden.

Andere Überlegungen ergeben, daß die Anlagesubstanz etwas außerordentlich Kompliziertes sein muß. So viele Millionen verschieden gestalteter Pflanzen- und Tierarten unsere Erde bevölkern, so viele Arten von Keimzellen gibt es, deren jede von der anderen in dem Charakter ihrer Anlagesubstanz etwas verschieden sein muß, da jede den Grund für die besonderen Eigenschaften ihrer Spezies in sich trägt, auch wenn wir von diesen Dingen nichts wahrnehmen können. Ferner erwäge man, um sich einen Begriff von den wunderbaren Eigenschaften der Anlagesubstanz zu machen, wie ein Säugetier in vielen 100 000 Merkmalen von einem Vogel oder von einer Eidechse verschieden ist; man erwäge, daß auch innerhalb einer Tierart die einzelnen Individuen wieder durch geringfügigere Unterschiede voneinander abweichen, und daß alle diese größeren und geringeren zahllosen Merkmale, durch welche sich die Individuen unterscheiden, durch die Keimzellen auf die nachfolgenden Geschlechter vererbt werden!

Durch solche Überlegungen werden wir zu der Annahme gedrängt, daß jede Keimzelle ein hohes Maß von Organisation besitzen muß, welche für jede Organismenart eine verschiedene ist, ferner zu der Annahme, daß diese Organisation auf molekularem oder, um mit NÄGELI zu reden, auf mizellarem Gebiete, daher jenseits der Grenzen des für uns zur Zeit Wahrnehmbaren liegen muß; denn auch mit den stärksten Vergrößerungen sind wir gegenwärtig außerstande, in den Anlagesubstanzen Verschiedenheiten aufzufinden, die uns als Erklärungsgrund für die sich später entwickelnden Artunterschiede dienen könnten.

Mit der Annahme, daß beiderlei Geschlechtszellen in gleicher Weise durch eine hochorganisierte Anlagesubstanz die Eigenschaften beider Eltern auf das neu sich bildende Geschöpf vererben, scheint die Tatsache in einem gewissen Widerspruch zu stehen, daß Eier und Samenfäden an Größe und Gewicht so ungeheuer voneinander abweichen und so ungleiche Beiträge zur Substanzmasse liefern, aus der sich das kindliche Geschöpf entwickelt. So beträgt nach einer Schätzung von THURET das Ei von *Fucus* an Masse so viel, wie 30 000 bis 60 000 Samenfäden derselben Art. Zwischen tierischen Geschlechtsprodukten aber sind die Unterschiede gewöhnlich tausend- und millionenmal größere, z. B. zwischen dem Volum und Gewicht eines Eidotters vom Huhn und des dazu gehörigen Samenelementes. Die Wirkung der vom Vater gelieferten minimalen Substanzmenge müßte sich — so sollte man meinen — gegenüber der Wirkung, die von der unendlichmal größeren Stoffmasse des Eies ausgeht, gar keine Geltung verschaffen können.

Der hier liegende Widerspruch verlangt eine nähere Erklärung; diese ergibt sich aus der Annahme, daß die beiderlei Geschlechtsprodukte aus Substanzen bestehen, die für die Vererbung elterlicher Eigenschaften von sehr ungleichem Wert sind, aus einer Substanz, welche Träger der erblichen Eigenschaften und in Ei- und Samenzelle in äquivalenten Mengen vorhanden ist, und aus einer zweiten Substanz, welche für die Vererbung von Eigenschaften entweder von nur geringer oder gar keiner Bedeutung ist und im Samenfaden fast ganz fehlt, dagegen im Ei, in ungeheurer Menge angehäuft, den oben hervorgehobenen Größenunterschied bedingt. Die erste Substanz hat NÄGELI als *Idioplasm*, die zweite als *Ernährungsplasma* bezeichnet, ohne indessen näher anzugeben, in welchen Bestandteilen von Ei- und Samenzellen wir sie zu suchen haben.

Der aus theoretischen Erwägungen entsprungene, bei NÄGELI in der Luft schwebenden Hypothese läßt sich indessen eine auf Tatsachen

beruhende, feste Basis verleihen, wie zuerst durch OSCAR HERTWIG und E. STRASBURGER nachzuweisen versucht worden ist. — Es gibt in der Tat in der reifen Ei- und Samenzelle eine minimale Menge von Substanz, die den von der Hypothese geforderten Bedingungen entspricht und zugleich die wichtigste und auffälligste Rolle beim Befruchtungsprozeß spielt. Sie ist in dem Ei- und Samenkern, die etwa von gleichem Volum und Gewicht sind, besonders aber in ihrem Chromatin enthalten. Denn die früher (S. 30) mitgeteilten Beobachtungen an *Ascaris megaloccephala* (VAN BENEDEN) haben klar gelehrt, daß sowohl der Samenkern als der Eikern aus zwei Chromosomen besteht, und daß daher jeder von ihnen mit genau äquivalenten Stoffmengen, der eine mit zwei männlichen, der andere mit zwei weiblichen Chromosomen am Aufbau des Keimkerns teilnimmt.

Daß die Zellkerne das Idioplasma oder — wie wir mit einem deutschen Namen auch sagen können — die Anlagesubstanz oder die Erbmasse bergen, dafür sprechen außerdem noch zwei andere sehr wichtige Beobachtungen. Wie schon früher mitgeteilt, spalten sich die zwei männlichen und die zwei weiblichen Chromosomen des Keimkerns der Länge nach in zwei Tochtersegmente, die nach den beiden Polen der Spindel auseinanderweichen und, wenn das Ei sich in zwei Tochterzellen teilt, die Grundlage für ihre Kerne bilden. Den beiden ersten Teilprodukten des Eies wird daher genau die gleiche Menge Chromatin vom Eikern wie vom Samenkern durch den komplizierten Prozeß der Karyokinese zugeführt. Es läßt sich annehmen, daß durch die weiteren Kernteilungen die väterliche und die mütterliche Erbmasse, welche sich durch Wachstum vermehrt, auch später auf die nacheinander entstehenden Zellgenerationen in äquivalenten Mengen verteilt werden.

Die zweite Beobachtung betrifft die so eigentümlichen Reifungsvorgänge der Ei- und Samenzelle, durch die, wie wir uns früher ausdrückten, eine Reduktion der Chromatinmasse auf die Hälfte eines Normalkerns herbeigeführt wird. Wir sahen hierin für den Befruchtungsprozeß eine Vorbereitung, durch welche verhindert werden soll, daß nicht bei jeder neuen Zeugung eine fortgesetzte Summierung zweier Erbmassen stattfindet. „Wenn bei jeder Fortpflanzung durch Befruchtung“, bemerkt NÄGELI, „das Volumen des irgendwie beschaffenen Idioplasma sich verdoppelte, so würden nach nicht sehr zahlreichen Generationen die Idioplasmakörper so sehr anwachsen, daß sie selbst einzeln nicht mehr in einem Spermatozoon Platz fänden.“

In dieser Weise erhalten eine Reihe sehr auffälliger Tatsachen, welche beim Studium des Zeugungsprozesses gewonnen worden sind, durch die Hypothese, daß die Erbmasse in den Kernen der Geschlechtszellen eingeschlossen ist, ihre einheitliche Erklärung.

Wenn Ei- und Samenzellen äquivalente Mengen von Idioplasma besitzen, so muß die gewaltige Größe der Eier auf einer Ansammlung nicht idioplasmatischer Substanzen beruhen. Daß zu diesen in erster Reihe die im Ei aufgespeicherten Reservestoffe gehören, die später als Nährmaterialien allmählich aufgebraucht werden, dürfte wohl von keiner Seite angefochten werden.

Indessen läßt sich noch die Frage aufwerfen, wie es kommt, daß sich zwischen den im Befruchtungsakt zusammentretenden zwei Zellen

so auffällige Unterschiede in ihrer Größe und Form ausgebildet haben? Hier dürfte folgendes zur Orientierung dienen. Bei der Bildung eines entwicklungsfähigen Keimes, der durch Vereinigung zweier Zellen entsteht, kommen zwei Momente in Betracht, die miteinander konkurrieren und in einem Gegensatz zueinander stehen. Erstens müssen die Zellen, deren Erbmassen sich zu einer gemischten Anlagesubstanz vereinigen, selber in der Lage sein, sich aufzusuchen und zu verbinden. Zweitens aber ist es auch von Wichtigkeit, daß, wenn sich der Entwicklungsprozeß eines Organismus in einem kurz bemessenen Zeitraum abspielen soll, gleich von Anfang an viel entwicklungsfähige Substanz vorhanden ist und nicht erst auf dem zeitraubenden Umwege der Ernährung von den sich bildenden und differenzierenden Embryonalzellen selbst herbeigeschafft zu werden braucht. Um dem ersten Zweck zu genügen, müssen die Geschlechtszellen beweglich und daher aktiv sein; für den zweiten Zweck dagegen müssen sie entwicklungsfähige Substanz ansammeln, sie müssen daher an Größe zunehmen, was naturgemäß eine Beeinträchtigung ihrer Beweglichkeit zur Folge hat. Die Natur hat beide Zwecke erreicht, indem sie Eigenschaften, die in einem Körper unvereinbar, weil gegensätzlich zueinander sind, nach dem Prinzip der Arbeitsteilung auf die beiden zum Befruchtungsakt sich verbindenden Zellen verteilt hat. Sie hat die eine Zelle beweglich, aktiv, befruchtend, d. h. männlich, die andere Zelle dagegen passiv und empfangend, d. h. weiblich, gemacht. Die weibliche Zelle hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen zu sorgen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasma bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprozesse erforderlich sind. Sie hat daher im Eierstock Dottermaterial, Reservestoffe für die Zukunft, in sich aufgespeichert und ist dementsprechend groß und unbeweglich geworden. Hiermit hängt es auch zusammen, wie schon auf S. 23 kurz angedeutet wurde, daß bei den Reduktionsteilungen nur eine Tochterzelle, das Reifei, alles Dottermaterial erhält, während die drei Polzellen ganz rudimentäre Zellen geworden sind. Da nun aber zum Zustandekommen eines Entwicklungsprozesses noch die Vereinigung mit einer zweiten Zelle eines anderen Individuums erforderlich ist, ruhende Körper sich aber nicht vereinigen können, so hat sich zur Lösung dieser zweiten Aufgabe der männliche Elementarteil entsprechend verändert. Er hat sich zum Zweck der Fortbewegung, und um die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle zu ermöglichen, in einen kontraktile Faden umgebildet und, je vollkommener er seiner Aufgabe angepaßt ist, um so mehr aller Substanzen vollständig erledigt, welche, wie z. B. das Dottermaterial oder selbst das Protoplasma, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat er zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgibt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmäßigste ist.

Für die Richtigkeit unserer Auffassung sprechen vor allen Dingen die Verhältnisse im Pflanzenreiche. Man findet niederste Pflanzen, bei denen die beiden kopulierenden Geschlechtszellen ganz gleichartig, nämlich klein und beweglich, sind, und andere verwandte Arten, bei denen sich eine allmählich erfolgende Differenzierung in der Weise beobachten läßt, daß die eine Zelle größer, dotterreicher und unbeweglich, die andere dagegen kleiner und beweglicher wird. Hiermit hängt dann in selbstverständlicher Weise zusammen, daß jetzt das ruhende Ei von der schwärmenden Zelle aufgesucht werden muß. Von den so

geschlechtlich differenzierten Zellelementen können wir die Ausdrücke „männlich und weiblich“ auf die in ihnen enthaltenen Kerne übertragen, auch wenn sie an Masse ihre Substanz einander äquivalent sind. Nur dürfen wir unter der Bezeichnung „männlicher und weiblicher Kern“ nichts anderes verstehen als einen Kern, der von einer männlichen oder von einer weiblichen Zelle abstammt.

2. Geschlechtliche Zeugung und Parthenogenese.

Daß die geschlechtliche Zeugung bei der Erhaltung des organischen Lebens eine sehr große Rolle spielt, läßt sich schon aus ihrer außerordentlich weiten Verbreitung im ganzen Organismenreich schließen. Denn selbst im Lebenszyklus niederster einzelliger Organismen, bei Infusorien, Rhizopoden, Gregarinen, Coccidien, bei niedersten Algen und Pilzen wird sie durch gründliche Untersuchungen immer häufiger nachgewiesen. Worin indessen ihre wesentliche Bedeutung besteht, welche Vorteile sie vor der ungeschlechtlichen Zeugung darbietet, bleibt nach wie vor in tiefes Dunkel gehüllt. Aus gewissen Erscheinungen der Inzucht und der Bastardbefruchtung, verglichen mit der Normalbefruchtung, scheint hervorzugehen, daß das Zeugungsprodukt am besten gedeiht, wenn die zeugenden Individuen und infolgedessen auch ihre Geschlechtszellen unbedeutend in ihrer Konstitution oder Organisation voneinander verschieden sind. Mit DARWIN könnte man dann den Nutzen der Befruchtung in der „Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Elemente unbedeutend verschiedener Individuen“ erblicken oder mit SPENCER den „Hauptzweck der geschlechtlichen Zeugung darin suchen, eine neue Entwicklung durch Zerstörung des annähernden Gleichgewichts herbeizuführen, auf welchem die Moleküle der elterlichen Organismen angekommen sind“. Doch solche Erklärungen sind so unbestimmter und allgemeiner Art, daß sie keine besondere Befriedigung gewähren.

Ebenso müssen wir die Antwort auf eine Frage schuldig bleiben, warum in manchen Tierstämmen die geschlechtliche Zeugung für die Erhaltung des Lebens zu einer absoluten Notwendigkeit geworden ist, während in anderen wieder geschlechtliche und ungeschlechtliche Zeugungsweise nebeneinander oder miteinander alternierend auftreten und in manchen Fällen sogar ungeschlechtliche Zeugung allein ausreicht. Besonders rätselhaft aber ist das Vorkommen der Jungferzeugung oder Parthenogenese im Stamm so hochorganisierter Tiere wie der Arthropoden. Als Parthenogenese wird die Erscheinung verstanden, daß Eizellen, auch ohne befruchtet worden zu sein, sich zu neuen Geschöpfen zu entwickeln imstande sind. Sie ist bei Aphiden, bei Bienen, bei manchen Krebsarten usw. beobachtet worden. Von großem Interesse ist hierbei ein Unterschied, der sich zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern wahrnehmen läßt, wenn auch durch ihn nicht erklärt wird, wodurch in manchen Tierabteilungen die Eier die Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung erworben haben. Gewöhnlich nämlich wird bei ihnen nur eine Polzelle gebildet. Die Bildung der zweiten Polzelle, durch welche bei befruchtungsbedürftigen Eiern die Reduktion der Anlagesubstanz auf die Hälfte bewirkt wird, unterbleibt. Bei der Parthenogenese hat ja eine Reduktion, die eine nachfolgende Befruchtung gewissermaßen voraussetzt, keinen Zweck mehr, und sie unterbleibt, weil das Ei nach seiner