

Organisation oder nach der Beschaffenheit seiner Anlagesubstanz nicht mehr befruchtungsbedürftig ist.

Als nicht spruchreif ist endlich noch die Frage nach den Ursachen zu bezeichnen, durch welche bei den getrennt geschlechtlichen Tieren die Anlagesubstanz bestimmt wird, hier zur weiblichen, dort zur männlichen Form zu werden. Bei vielen Arten geschieht dies nach einem nur in sehr engen Grenzen schwankenden Zahlenverhältnis, beim Menschen z. B. in der Weise, daß nach statistischen Berechnungen auf 100 Mädchen 106,3 Knaben geboren werden. Viele Hypothesen sind bis in die jüngste Zeit auf diesem Gebiete, zumal in bezug auf den Menschen, aufgestellt worden. Eine derselben, zu welcher das Studium der Spermatogenese der Insekten den Anstoß gegeben hat, ist schon auf S. 25 kurz besprochen worden.

3. Beobachtungen und Experimente über die Beziehungen der Anlagesubstanz zur Organisation des ausgebildeten Geschöpfes.

Wenn die Präformationstheorie in ihrer alten Fassung auch als beseitigt anzusehen ist, so hat es doch zu keiner Zeit an Versuchen gefehlt, festzustellen, ob es möglich sei, gesetzmäßige Beziehungen zwischen der Organisation des Keimes am Anfang der Entwicklung und der Organisation des ausgebildeten Geschöpfes ausfindig zu machen. Daß man bei solchen Bestrebungen sein Augenmerk fast ausschließlich der Eizelle zuwandte, läßt sich insofern begreifen, weil sie vorwiegend das Baumaterial für den embryonalen Körper liefert. Von einem umfassenderen Erkenntnisstandpunkt aus betrachtet, muß indessen ein derartiger Versuch von vornherein zum mindesten als ein einseitiger bezeichnet werden; denn wie in der Eizelle, ist auch im Samenfaden die Anlagesubstanz (Idioplasma) enthalten; daher wird die Entwicklung eines geschlechtlich erzeugten Geschöpfes wie von der Eizelle, so auch vom Samenfaden mitbestimmt. Drei verschiedene Theorien sind in den letzten drei Jahrzehnten über die Beziehungen der Anlagesubstanz zur Organisation des ausgebildeten Geschöpfes aufgestellt worden: 1. die Theorie der organbildenden Keimbezirke, 2. die Mosaik- und Keimplasmatheorie und 3. die Theorie der Biogenese.

a) Die Theorie der organbildenden Keimbezirke.

Schon mehreren Beobachtern ist es aufgefallen, daß die ersten Teilebenen, durch die das Ei in zwei, vier und acht Zellen zerfällt, bei einzelnen Tierarten mehr oder minder genau mit den drei Hauptebenen übereinstimmen, welche man durch den Körper der bilateral-symmetrischen Tiere hindurchlegt (Nematoden-, Ascidien-, Amphibieneier). In manchen Fällen stimmt die erste, in anderen Fällen wieder die zweite Teilebene mit der Medianebene des werdenden Embryo annähernd überein. Bei manchen Tierarten ist es sogar möglich, noch vor der ersten Teilung dem Ei anzusehen, wie später der Embryo in ihm orientiert sein wird. So wird die Längsachse von ovalen oder längsgestreckten Eiern auch stets zur Längsachse des Embryo, und zuweilen läßt sich bei ihnen aus kleineren Unterschieden in der Substanzverteilung, in der Pigmentierung und aus anderen Merkmalen bestimmen, an welche Seite der Längsachse das Kopf- und das Schwanzende zu liegen kommen werden, und ferner, welche Flächen des Eies sich zur embryonalen Rücken- und Bauchfläche gestalten werden.

Für das Hühnerei kann man sogar, ohne die Kalkschale zu öffnen, nach einer aus vielen Erfahrungen gezogenen Regel mit großer Wahrscheinlichkeit angeben, was für eine Lage der sich entwickelnde Embryo einnehmen wird. Wenn man ein Ei so vor sich hinlegt, daß der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Eipole verbindende Linie die Keimscheibe in eine dem Beobachter zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des Embryo wird, und in eine vordere, zum Kopfende sich entwickelnde Hälfte. Schon während des Furchungsprozesses zeigen beide Hälften unterscheidende Merkmale. Denn vorn verläuft die Furchung an der Keimscheibe etwas langsamer als hinten. Dort findet man daher größere, hier kleinere und zahlreichere Embryonalzellen.

Aus derartigen Wahrnehmungen und an sie geknüpften Betrachtungen ist die Auffassung entsprungen, daß „es auf dem Wege rückläufiger Verfolgung gelingen müsse, am befruchteten oder selbst am unbefruchteten Ei, also in einer Periode mangelnder, morphologischer Gliederung, den Ort für die Anlage eines jeden Organs räumlich zu bestimmen“, daß es also organbildende Keimbezirke geben müsse.

Mit dieser Vorstellung verbinden Wilson und einige andere Forscher noch die weitere Annahme, daß in den organbildenden Keimbezirken des Eies besondere formative oder „morphoplasmatische“ Stoffe enthalten sind.

Indessen will mir scheinen, daß ein großer Teil der Tatsachen, welche zum Prinzip der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben, sich in einer anderen, einfacheren Weise erklären lassen.

Wie schon auf S. 3, 6 und 35 dargelegt wurde, setzt sich die reife Eizelle, besonders wenn sie eine beträchtliche Größe erreicht, aus verschiedenartigen Substanzen von ungleichem spezifischem Gewicht und von sehr verschiedenem Wert für die Lebensprozesse, aus Protoplasma und aus Dottereinschlüssen, zusammen. Schon während ihres Wachstums im Eierstock, hauptsächlich aber während der letzten Stadien der Reife und der Befruchtung werden die verschiedenen Substanzen, sowohl nach ihrer Schwere als auch nach anderen Verhältnissen im Eiraume ungleich und in einer für die einzelnen Tierklassen charakteristischen Weise verteilt. Die Eizellen erhalten dadurch eine für die einzelnen Tierklassen eigentümliche Organisation. Unter anderem spricht sich diese auch in der schon früher (S. 7) beschriebenen polaren Differenzierung aus. Polar differenzierte Eier müssen, da ihr Schwerpunkt exzentrisch zu liegen kommt, sofern nicht andere Momente der Schwerkraft entgegenwirken, eine feste Ruhelage im Raume einzunehmen suchen und ihre aus leichterer Substanz bestehende Fläche (die animale Polseite) nach oben, die entgegengesetzte, schwerere (vegetative) Fläche nach unten richten.

Außer dieser polaren Differenzierung bildet sich bei manchen Eizellen zugleich noch eine bilateral-symmetrische Organisation aus: die Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischem Wert verteilen sich gleichmäßig zu beiden Seiten einer Symmetrieebene. Da die Symmetrieebene sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen wird, kommt ihr auch noch die Bedeutung einer Gleichgewichtsebene zu. Alles das sind Eigenschaften, wie sie ebensogut an jeder anderen Zelle, die sich mit Nährmaterialien reich versorgt, eintreten können.

Die in der Form des Eies und in der Differenzierung seines Inhaltes gegebenen Verhältnisse üben nun auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprozessen, am meisten aber auf

die ersten Stadien, einen sehr eingreifenden, gewissermaßen richtenden Einfluß aus.

Erstens bestimmen sie die mit einem hohen Grad von Gesetzmäßigkeit auftretenden Richtungen der ersten Teilebenen der Eizelle. So bildet sich z. B. in einem ovalen Ei die erste Teilebene nach Regeln, die auf S. 35 entwickelt wurden, fast ausnahmslos senkrecht und rechtwinkelig zur Längsachse aus und entspricht so einer Querebene des späteren embryonalen Körpers; die zweite Teilebene aber, welche die erste wieder rechtwinkelig schneiden muß, fällt mit der Medianebene annähernd zusammen. Bei einer kugeligen, aber bilateral-symmetrisch organisierten Eizelle wird bei der Teilung die Kernspindel gewöhnlich so eingestellt, daß die erste Teilebene mit der Symmetrieebene zusammenfällt.

In ähnlicher Weise ist zweitens die Form der Eizelle und die verschiedenartige Differenzierung ihres Inhaltes auch bestimmend für besondere Merkmale späterer Embryonalstadien wie der Keimblase usw. Denn während des Furchungsprozesses sind die einzigen Stoffteilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Teilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung auseinanderdrücken, als ob sie sich wie die gleichnamigen Pole zweier Magnete gegenseitig abstießen. Hiervon abgesehen, wird durch die Zerlegung der großen Eizelle in immer kleiner werdende Tochterzellen die von vornherein gegebene räumliche Verteilung der Stoffteile von verschiedener Schwere und von verschiedenem Wert im ganzen wenig geändert. Daher sind die nach unten gelagerten Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien reicher an Dottermaterial, die nach oben gelegenen dagegen reicher an Protoplasma. Damit hängt gleichzeitig noch ein Unterschied in ihrer Größe zusammen, da protoplasmareiche Zellen sich rascher teilen als protoplasmaärmere; infolgedessen müssen sich verschiedene Bezirke ungleich groß und mit verschiedener Geschwindigkeit sich vermehrender Zellen ausbilden.

Wenn nun durch die ersten Entwicklungsprozesse weder die Form des Eies noch auch durch die Zerlegung in immer zahlreichere Zellen die ursprünglich gegebene, ungleiche Verteilung ihrer verschiedenen Substanzen verändert wird, so muß das unbefruchtete Ei und die aus ihr hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Übereinstimmungen aufweisen. Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase; ein kugelig polar differenziertes und eventuell bilateral-symmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe Symmetrie- und Gleichgewichtsebene besitzen; denn für dieses Verhältnis ist es gleichgültig, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen großen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler Zellen verteilt sind. Die Form der Keimblase und die ihr vom Ei überkommene, ungleiche Massenverteilung ihrer Substanzen muß naturgemäß auch wieder auf die nächstanschließenden Entwicklungsstadien von Einfluß sein, so daß es nicht wundernehmen kann, wenn auch diese sich in einem gewissen Grade gemäß der ersten Organisation der Eizelle im Eiraum orientiert zeigen. Hierdurch erklären sich auf die einfachste und naturgemäße Weise die Erscheinungen, die zu der Aufstellung des Prinzips der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben. Sie lassen sich somit nicht mehr als Beweis für die An-

schauung verwerten, daß schon im ungeteilten Ei die Organisation des Embryo in „organbildenden Keimbezirken“ angelegt ist. Gegen diese Vorstellung lassen sich auch noch manche andere Einwände geltend machen. Man kann mit fein zugespitzter Nadel die befruchtete Eizelle mancher Tiere anstechen, so daß ein Teil ihres Inhaltes ausläuft; man kann bei großen Eiern (Frosch, Axolotl) auch Umlagerungen des Inhalts herbeiführen; es entwickelt sich doch in vielen Fällen ein normaler Embryo, was nicht möglich wäre, wenn das Ei in organbildende Bezirke differenziert wäre. Endlich ist auch nicht zu vergessen, daß ebensogut wie das Ei, auch der äußerlich so verschieden beschaffene Samenfaden die Anlage für das aus beiden entstehende Geschöpf repräsentiert; da ihm aber jedes Dottermaterial fehlt, läßt er natürlich auch keine „organbildenden Keimbezirke“ erkennen.

Aus alledem ergibt sich die Gültigkeit des Lehrsatzes: Das unentwickelte Ei hat keine andere Organisation als die einer Zelle; es ist von der Organisation des aus ihm entstehenden vielzelligen Tierkörpers ebenso verschieden, wie jede andere Zelle des fertigen Tieres. Zellenorganisation und Organisation des vielzelligen Tieres sind keine vergleichbaren Bildungen.

b) Die Mosaiktheorie.

Während nach dem „Prinzip der organbildenden Keimbezirke“ die Anlagen in dem Protoplasmakörper der Eizelle räumlich verteilt sein sollen, geht die Mosaik- und Keimplasmatheorie von der auf S. 50 erörterten Annahme aus, daß die Kerne der Ei- und Samenzelle die Träger der Anlagesubstanz sind, und daß diese im Laufe des Entwicklungsprozesses qualitativ ungleich auf die späteren Zellen verteilt werde und hierdurch ihre Verschiedenheiten hervorrufe. Die Auseinanderlegung des Idioplasmata in ungleichwertige Anlagekomplexe soll schon mit den ersten Teilungen der Eizelle ihren Anfang nehmen. Demgemäß wird die Übereinstimmung, welche die drei ersten Furchungsebenen mancher Eier und die drei Hauptebenen des Körpers der bilateral-symmetrischen Tiere in ihrer Richtung mehr oder minder zeigen, dahin interpretiert, daß durch die ersten Kernteilungen sowohl die verschiedenen Bildungsmaterialien, als auch die differenzierenden und gestaltenden Kräfte für die einzelnen Körperregionen voneinander gesondert worden seien. Wenn man nach der ersten oder zweiten Teilung eine Zelle zerstört, so können nach der Mosaiktheorie die übrig bleibenden sich nur zu einem bestimmten Stück des Embryo entwickeln, da sie nur mit Stoff und Kraft zur Erzeugung eines Teilstückes infolge qualitativ ungleicher Kernteilung ausgestattet und so von vornherein nur für eine ganz bestimmte Aufgabe im Entwicklungsplan spezifiziert sind. Bei Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln muß aus dem überlebenden Rest eine linke oder eine rechte Körperhälfte (Hemiembryo lateralis), bei Zerstörung der zwei vorderen oder der zwei hinteren Teilstücke des Vierzellenstadiums muß sich eine Schwanzhälfte oder eine Kopfhälfte entwickeln (Hemiembryo posterior und anterior) usw. So wird denn der Entwicklungsprozeß der einzelnen Regionen und Organe des Körpers, wie der Name der Theorie besagt, zu einer Mosaikarbeit; jede Furchungszelle entwickelt sich unabhängig von der anderen vermöge besonderer, nur ihr zukommender Eigenschaften und Kräfte zu dem, was sie wird.

c) Die Theorie der Biogenesis.

Gegen die Mosaiktheorie läßt sich ein schwerwiegender Einwand schon von rein theoretischen Gesichtspunkten aus erheben. Teilung einer Zelle ist Fortpflanzung eines Organismus. Auf dem Wege der Fortpflanzung aber werden, wie das ganze Organismenreich lehrt, die Eigenschaften der Art von einer Generation auf die andere mit großer Zähigkeit überliefert. Eine heterogene Zeugung, wie man einmal glaubte, d. h. eine Zeugung, bei welcher eine Art unvermittelt plötzlich eine von ihr ganz verschiedene Art hervorbringt, kommt in der ganzen Natur nicht vor. Also kann bei der Teilung einer Zelle ihre Anlagesubstanz und, wenn diese im Kern enthalten ist, die Kernsubstanz nur erbgleich geteilt werden. Eine erbungleiche Teilung, wie sie von der Mosaik- und Keimplasmatheorie angenommen wird, ist eine den Tatsachen der Zeugung zuwiderlaufende Annahme.

Zu ungunsten der Mosaiktheorie scheinen mir ferner noch zwei Reihen von Experimenten zu sprechen. Einmal kann man durch äußere Eingriffe, durch Kompression des Eies in verschiedenen Richtungen seine Form und hierdurch auch den Furchungsprozeß derart abändern, daß die Teilebenen ganz andere Richtungen als beim normalen Entwicklungsverlauf einschlagen. Infolgedessen werden auch bei jeder Teilung die neu entstandenen Tochterkerne mit ganz verschiedenen Raumteilen von Dottersubstanz in Verbindung gebracht. Trotzdem entstehen auch aus solchen Eiern normale Embryonen mit regelrecht gelagerten Organen; dies würde nicht möglich sein, wenn die Mosaiktheorie recht hätte, daß durch den Furchungsprozeß die einzelnen Embryonalzellen mit qualitativ verschiedenen Kernsubstanzen infolge erbungleicher Teilung ausgerüstet und dadurch zu bestimmten Aufgaben schon im voraus bestimmt oder spezifiziert würden. Denn aus einem „durcheinandergewürfelten Material von Kernen“ müßten nach jener Theorie die absonderlichsten Mißbildungen hervorgehen.

Noch überzeugender sind die Ergebnisse einer zweiten Reihe von Experimenten. Durch verschiedene Eingriffe sind die ersten Teilstücke von Eiern geeigneter Tierarten (Echinodermen, Ascidien, Medusen, Amphioxus, Amphibien) entweder ganz oder wenigstens teilweise voneinander getrennt und nach der Trennung für sich weiter gezüchtet worden. Und siehe da, jedes Teilstück entwickelt sich in derselben Weise weiter, wie das ganze Ei sich entwickelt haben würde; nach Ablauf des Furchungsprozesses entsteht eine normale Keimblase, aus dieser eine Gastrula, und aus dieser gehen wieder die folgenden Embryonalformen hervor, die, abgesehen von ihrer geringeren Größe, vollkommen den einzelnen Entwicklungsstadien des ganzen Eies gleichen. So zeigt uns Fig. 43 vier nur durch ihre Größe unterschiedene Gastrulae vom Amphioxus. Von ihnen hat A aus einem ganzen Ei, B aus einer durch Schütteln getrennten Hälfte des Zweizellenstadiums, C aus einem Viertelstück und D nur aus einem Achtelstück des ganzen Eies seinen Ursprung genommen. Sogar bei so hoch organisierten Geschöpfen, wie den Amphibien, ist es gelungen, durch mechanische Trennung der beiden ersten Furchungskugeln zwei vollkommen normale Larven aus einem Ei zu züchten.

Zuweilen kommt es auch vor, daß durch den Eingriff die Teilstücke nicht vollkommen voneinander isoliert werden. Aus solchen

Macheltwürmer

Regulationskeim

Eiern entstehen dann Doppel- und Mehrfachmißbildungen, d. h. zwei oder drei Embryonen, welche an dieser oder jener Stelle ihrer Körper bald in größerer, bald in geringerer Ausdehnung wie die bekannten siamesischen Zwillinge zusammenhängen. Auch beim Frosch- und Tritonei sind durch einen derartigen Eingriff Monstra mit zwei Köpfen und doppelten Herzen, während der hintere Rumpfteil und der Schwanz einfach sind, erhalten worden.

Die eben angeführten Experimente verlieren in den Augen mancher Forscher ihre Tragweite, weil es einige Tierklassen mit Eiern gibt, welche ein entgegengesetztes Verhalten dem Experimentator darbieten. Als solche sind die Eier der Ctenophoren, der Mollusken, der Anneliden besonders hervorzuheben. Wenn man bei ihnen auf dem ersten oder zweiten Furchungsstadium eine Zelle entfernt oder abtötet, so liefert

der sich weiter entwickelnde Rest nicht, wie es bei Amphioxus und den Echinodermen der Fall war, eine normale, nur kleinere Larve, sondern ein mißgebildetes, weil unvollständiges Entwicklungsprodukt, dem bestimmte charakteristische Organteile fehlen. Entsprechend ihrem verschiedenen Verhalten gegenüber experimentellen Eingriffen hat man

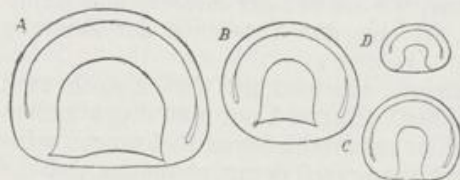


Fig. 43. Normale und Teilgastrulae von Amphioxus. Nach WILSON.

A Aus dem ganzen Ei; B aus einer einzigen, künstlich isolierten Zelle des zweigeteilten, C des viergeteilten, D des achtgeteilten Eies gezüchtete Gastrula.

daher die Eier in zwei Gruppen eingeteilt und die einen Mosaik-eier (Ctenophoren, Mollusken, Anneliden usw.), die anderen Regulationseier (Echinodermen, Medusen, Amphioxus, Amphibien usw.) genannt.

In den Mosaik-eiern sieht man vielfach auch jetzt noch eine wichtige Stütze für die Mosaiktheorie und für die Theorie der organbildenden Keimbezirke.

Eine Erklärung, welche in prinzipieller Weise von der Theorie der organbildenden Keimbezirke und von der Mosaik- und Keimplasmatheorie abweicht, habe ich in meiner „Theorie der Biogenese“ zu geben versucht. Dieselbe habe ich in meinem Lehrbuch der allgemeinen Biologie (4. Aufl., 1912) näher auseinandergesetzt. Wer sich für diese schwierigen und fundamentalen Fragen tiefer interessiert, findet sie daselbst, besonders in den Kapiteln XVII—XXVII ausführlicher besprochen und kritisch erörtert.

Mosaik-eier

- 1 Mollusken
- 2 Echinodermen
- 3 Anneliden
- 4 Amphibien
- 5 Amphioxus