

FEB 2 1897

## II.

**Keimzelle und Keimblatt.**

(Nach einem in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu Graz gehaltenem Vortrage.)

Von

Phil. et Med. Dr. **Ludwig Kerschner**,  
Assistenten am anat. Institute in Graz.

Während der Untersuchung der Hydra-Entwicklung drängten sich mir in Folge der Eigenthümlichkeit von deren Eiern, so wie in Folge der Angaben KLEINENBERG'S über die Schicksale der Keimblätter dieses Thieres unwillkürlich die Fragen nach dem morphologischen Werthe des Eies und nach der Werthigkeit und Gleichwerthigkeit der Keimblätter auf. Die Antwort, welche ich mir gebildet hatte, betrachtete ich als zur genannten Untersuchung gehörig, und zögerte daher mit der Veröffentlichung derselben von Jahr zu Jahr, immer wieder von der Hoffnung getrübt, den speciellen Theil meiner Arbeit zur geplanten Vollständigkeit bringen zu können. Ein weiterer Grund, meine Anschauungen nur im engeren Bekanntenkreise zu vertreten, war der Zweifel an dem Werth und der Berechtigung meiner Deduktionen in Anbetracht ihrer Konsequenzen. Der erste Grund bestände wohl gegenwärtig noch weiter. Selbst heute noch, nach sieben Jahren, hindern mich die Ungunst der Verhältnisse, die Seltenheit und außerordentliche Sprödigkeit des Materiales daran, meiner vorläufigen Mittheilung endlich die ausführliche Arbeit folgen zu lassen; auch macht die Mittheilung KOROTNEFF'S, welcher nunmehr meine Angaben, die sich nur auf *H. viridis* bezogen, bestätigt, bezüglich *H. aurantiaca* jedoch auf seinem früheren Standpunkt verharret, eine Nachuntersuchung bei dieser mir bisher unzugänglichen Form nöthig.

Meine Bedenken bezüglich der theoretischen Resultate sind jedoch inzwischen freilich größtentheils geschwunden. Forscher, wie OWEN<sup>1</sup>,

<sup>1</sup> Eine historische Darlegung der schon vorliegenden Anschauungen und eine kritische Sichtung der Meinungsverschiedenheiten in den hier berührten Fragen

JÄGER, WEISMANN, NUSSBAUM, STRASSBURGER, SACHS, VOECHTING; ROLPH, ROUX, HAECKEL, O. und R. HERTWIG, LUDWIG, METSCHNIKOFF, BÜTSCHLI, HATSCHEK, GÖTTE u. A. hatten oder haben seither manchen meiner Gedanken schon ausgesprochen, mancher ist heute bereits überholt. Trotzdem glaube ich durch Veröffentlichung meines ursprünglichen Gedankenganges, der vielleicht allein mein Eigen geblieben ist, dem hier vertretenen Standpunkt dienen zu können und zu sollen; er ist ein neuer Beleg für den aus der Litteratur des letzten Decenniums zu ziehenden Schluss, dass ähnliche Gedanken wie die folgenden unabhängig von einander, auch von verschiedenen Ausgangspunkten aus, rein in Folge des Standes unseres Wissens in den einschlägigen Gebieten entstehen konnten und mussten.

Da der morphologische Werth des Eies entscheidend ist für die Auffassung seiner Produkte, suchte ich vor Allem diesen zu konstatiren. Wiewohl die Einzelligkeit des Hydraeies selbst nicht in Frage gestellt worden war, so verlangte doch die Eigenthümlichkeit seiner Bildung (die Aufnahme aller Ovarialzellen) und die fundamentale Bedeutung entgegengesetzter Angaben bei ähnlichen Objekten eine diesbezügliche Überprüfung. Ja selbst trotz des leicht konstatabaren Zellwerthes des Eies konnte noch die Frage entstehen, ob die Aufnahme von Körperelementen durch das Ei sich nicht im Sinne der DARWIN'schen Pangenesis deuten ließe? Letztere Eigenthümlichkeit musste jedoch in Ansehung des unabhängigen Benehmens der Eizellen im Coelenteratenorganismus, ihrer Wanderungsfähigkeit einfacher als bloße Nahrungsaufnahme gedeutet werden, und forderte jetzt vielmehr zu einem Vergleiche der Eizellen sämmtlicher Lebewesen mit den einzelligen Organismen heraus. Beide besitzen den gleichen Zellwerth, sind physiologisch und in dem entsprechenden Funktionszustande (vor der Fortpflanzung) auch morphologisch vollkommen gleichwerthig und zeigen nun auch sonst noch gleichartige Lebensäußerungen in der Art der Bewegung und Nahrungsaufnahme.

Die Möglichkeit eines Vergleiches der Eizellen mit einzelligen Organismen, der eine tiefere Berechtigung und einen höheren Werth als den eines Bildes hat, ist gerade im Hinblick auf die Räthsel der Fortwürde einerseits weit über den Rahmen eines Vortrages hinausgreifen, andererseits die Schilderung meines eigenen Gedankenganges stören. Bei Nennung dieses Autors will ich jedoch ausnahmsweise daran erinnern, dass derselbe schon im Jahre 1854 (Edinburgh new philosoph. Journ. p. 268) das Substrat der ungeschlechtlichen Entwicklung für ein Überbleibsel des primitiven Dotters, den das Thier bei seiner Bildung aus dem befruchteten Ei in das spätere Leben mit hinübergenommen, ansieht. Dieser Gedanke scheint in Vergessenheit gerathen zu sein. Mir selbst stieß er auch erst spät in LEUCKART's bekanntem Artikel »Zeugung« (WAGNER's Handwörterbuch der Physiologie, IV, p. 965) auf.

pflanzung und Vererbung von Bedeutung. Liegt nämlich, wie wir bei der allgemeinen Gleichheit ihrer Resultate voraussetzen müssen, der Fortpflanzung und Vererbung bei allen Lebewesen ein gleiches Princip zu Grunde, so können wir hoffen, dasselbe zu finden, wenn wir die verhältnismäßig einfachen diesbezüglichen Vorgänge bei den Einzelligen zum Ausgangspunkte wählen und auf dieselben alle sonstigen Erscheinungen zurückzuführen suchen.

Betrachten wir zuerst die Fortpflanzung. Bei den Einzelligen stellt sie sich als eine fortgesetzte Zweitheilung dar. Die endlose Reihe dieser ist zeitweilig durch einen Copulationsakt scheinbar unterbrochen; die auf denselben folgende Generation sehen wir als »geschlechtlich erzeugt« an. Auch bei den Mehrzelligen besteht die Fortpflanzung in einer fortgesetzten Zweitheilung. Auch hier schließt sich an den Copulationsakt (die Befruchtung) eine »geschlechtlich erzeugte« Generation (die beiden ersten Furchungskugeln oder deren Äquivalente) an, die weiteren Generationen entstehen »ungeschlechtlich«.

Der Unterschied zwischen der Fortpflanzung der Einzelligen und Mehrzelligen besteht darin, dass bei ersteren die successive erzeugten Generationen frei und gleichartig bleiben, während sie bei den letzteren verbunden und ungleichartig sind; hier tritt also zur einfachen Fortpflanzung noch die Koloniebildung und der Polymorphismus hinzu. Letzterer ist ganz analog den entsprechenden, aber in Anbetracht der Individualität potenzierten Erscheinungen an den Stöcken (Cormi).

Die Vererbungserscheinungen der einzelligen Wesen — die Gleichheit der Mutter- und Tochterzellen — erscheinen uns, wenn wir von den gesondert aufzuwerfenden Grundproblemen des Wachstums, der Zelltheilung und der Assimilation absehen, leicht erklärlich, und zwar nach dem einleuchtenden Satze: Aus (nahezu) Gleichem entsteht durch den gleichen Process unter (nahezu) gleichen Verhältnissen (nahezu) Gleiches.

Da wir aber auch bei den Mehrzelligen die — auch nachweisbare — Gleichheit der auf die Formbildung Einfluss nehmenden Verhältnisse bei zwei gleichen, zu gleichen Resultaten führenden Entwicklungsprocessen zugehen müssen, falls wir die willkürliche und unbefriedigende Annahme vermeiden wollen, die Gleichheit des Resultates käme durch den entsprechenden (korrigirenden) Einfluss ungleicher Verhältnisse auf ungleiches Material zu Stande, so bleibt auf für das letztere keine andere Annahme als die von dessen Gleichheit übrig.

Ist diese postulierte Gleichheit des Materiales (der Eizellen) bei den Mehrzelligen im selben Ausmaß vorhanden wie bei den Einzelligen?

Vergleichen wir zur Entscheidung dieser Frage die genealogischen Verhältnisse der Eizellen mehrzelliger Organismen: Schon die Thatsache, dass wir keine andere Zellbildung kennen als die durch Theilung, nöthigt uns die Überzeugung auf, dass jede Eizelle eines Tochterorganismus ein direkter Abkömmling wieder einer Eizelle ist, und zwar der vom Mutterorganismus stammenden etc. Im Gegensatz zu diesem Verhältnis der Descendenz, das uns an jenes der auf einander folgenden Generationen der Einzelligen erinnern muss, stehen die anderen Glieder der Kolonie mit den gleichwerthigen der Mutterkolonie, natürlich in viel loserer Verwandtschaftsbeziehung. Die Leberzelle (oder beliebige Gewebszelle) eines Tochterorganismus stammt nicht von der entsprechenden Leberzelle des mütterlichen Organismus, sondern wieder von einer Eizelle. Den beiden Leberzellen fehlt also im Gegensatz zu den Eizellen und den einzelligen Wesen, trotzdem sie in morphologisch und physiologischer Beziehung vollkommen gleichwerthig sind, dennoch eine wichtige Gleichwerthigkeit: die genealogische.

Wir haben also in der genealogischen Homologie der Eizellen, oder — da auch von den Samenzellen *mutatis mutandis* dasselbe gilt — in derjenigen der Keimzellen eine Eigenschaft kennen gelernt, welche dieselben den einzelligen Wesen noch mehr nähert, andererseits schon einen Anhaltspunkt zur Beantwortung der obigen Frage nach der Gleichheit des Materiales gewonnen. Letztere kann überhaupt nur auf zweifache Art zu Stande kommen: Entweder sie bleibt erhalten wie bei den Einzelligen, wo wir mit einem später zu besprechenden Vorbehalt, die beiden regenerirten Theilstücke einander und der Mutterzelle gleichsetzen können, oder sie muss immer wieder neu entstehen.

Die genealogische Homologie der Keimzellen spricht für die erstere Möglichkeit, indem sie einen ununterbrochenen Zusammenhang der Keimzellen auch bei den Mehrzelligen statuirt. Wenn sich auch die Keimzellen eines Mutter- und Tochterorganismus nicht so verhalten wie Mutter und Kind bei Einzelligen, ihr Zusammenhang vielmehr erst durch viele Generationen vermittelt wird, so bleiben sie deshalb doch Descendenten, und wir können eben so wenig Bedenken tragen, ihnen dieselbe materielle Gleichheit zuzuschreiben, als dem Vertreter einer beliebigen Protozoenart und dessen Nachkommen der so und so vielen Generation.

Gegen die zweite Annahme: die Gleichheit könnte durch Differenzirung verloren gehen und müsste wieder gewonnen werden, spricht vor Allem schon die aus der gewiss sehr complicirten Plasmastruktur der Keimzellen resultirende Schwierigkeit. An eine neuerliche Sammlung der die Eizellen zusammensetzenden Bestandtheile im Sinne

einer »Extrakttheorie«, etwa nach Art der DARWIN'schen Pangenesis, ist schon in Anbetracht der vergänglichen embryonalen Organe, Eihäute, der Regenerationserscheinungen, der Dermoidcysten, der Parthenogenese nicht zu denken.

Aber auch die Annahme einer nur vorübergehenden Veränderung der charakteristischen Zusammensetzung der Keimzellen, einer eingreifenderen Differenzirung, wie sie im Hinblick auf den Mangel einer deutlich und frühzeitig auftretenden Geschlechtsanlage oder mit Hinblick auf das Keimepithel gemacht werden könnte, ist nicht zulässig<sup>1</sup>.

Ich sehe daher keinen Grund, der uns zwingen könnte, die erste einfachere Annahme der zweiten gegenüber fallen zu lassen, um so weniger als bei jener der durch sie ermöglichte Vergleich mit den Einzelligen uns gestattet, die Fortpflanzungs- und Organisationsverhältnisse sämtlicher Lebewesen von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu betrachten.

Was die ersteren anlangt, so können wir gleich dem denkenden Laien das Räthsel der Fortpflanzung in einige Probleme zerfallen: das der Befruchtung, des Entstehens des Lebens, der Massenzunahme, der Übertragung von Eigenschaften (Vererbung). Nicht einmal dann, wenn wir von dem letzten noch das der Formbildung abtrennen wollten, erhielten wir ein den Mehrzelligen eigenthümliches. Alle Fragen, die uns bei den letzteren auftauchen, können wir auf die einfacheren Verhältnisse der Einzelligen zurückführen.

Die Befruchtung ist von diesem Standpunkt aus eine Copulation. Da dieselbe zur Hervorbringung eines neuen Wesens nicht unbedingt nöthig ist, und eine Erklärung der allgemeinen Fortpflanzungs- und Vererbungserscheinungen im Hinblick auf die Parthenogenese und die vegetative Fortpflanzung auch ohne Heranziehung der Thatsachen der Befruchtung angestrebt werden muss, ist sie zum Theil als selbständiges Problem zu betrachten. Nur deshalb, weil sie dort, wo sie vorhanden ist, bei der Übertragung von Charakteren mitspielt, musste sie berührt werden; letztere Wirkung kann in Anbetracht ihres morphologischen Werthes als Copulation nicht Wunder nehmen. Durch diese Bemerkungen will ich den ungeahnten Fortschritt, den unser

<sup>1</sup> Der scheinbar späten Differenzirung der Geschlechtsprodukte — von deren Ursachen auch noch die Rede sein wird — stehen die bekannten schönen und folgenschweren Entdeckungen der Polzellen der Dipteren, der Anlage der Geschlechtsorgane bei *Moina* u. A. entgegen. Die Gestalt des Keimepithels aber kann uns in Anbetracht der Fähigkeit der Einzelligen, ihre Gestalt mannigfach zu ändern, ohne dass sie dadurch diejenige, Ihresgleichen zu erzeugen, verlieren würden, nicht Wunder nehmen; diese Thatsache kehrt sich übrigens auch gegen die frühere Einwendung.

Wissen durch die neuen Untersuchungen über die Vorgänge der Befruchtung, der Kerntheilung, die Bedeutung des Kernes gemacht, durchaus nicht abzuleugnen versuchen; ich gebe eben meinen Standpunkt, auf dem ich vor Jahren stand, möglichst getreu wieder.

Übrigens bin ich noch heute der Ansicht, dass in allen den angezogenen Fragen vor Allem der Zelle ihr Recht werden müsse. Das Verhältnis zwischen Idioplasma und Ernährungsplasma, zwischen Plasma und Kern, der relative Werth beider für die Lebenserscheinungen der Zelle, sind Probleme für sich und können eben so gut durch die Befruchtungserscheinungen als durch jene der Sekretion o. A. erschlossen werden, wenn auch bei ersterem die Verhältnisse für manche Fragestellung besonders günstig liegen.

Das Problem der Entstehung des Lebens besteht für uns überhaupt nicht, da wir der Eizelle in irgend einer Phase ihres Bestehens das Leben eben so wenig absprechen können, als dem entsprechenden Funktionszustand eines einzelligen Wesens.

Die Massenzunahme (Wachsthum) erscheint uns im Entwicklungsprocess der Mehrzelligen nur in Folge der bleibenden Verbindung aller von der Eizelle ableitbarer Generationen wunderbar. Jedes Infusor leistet bezüglich des cellulären Wachstums unter ähnlich günstigen Verhältnissen zum mindesten dasselbe wie die Eizelle; bei genauerer Betrachtung gewiss mehr, indem jedes Theilstück die Möglichkeit hat wieder in zwei Theile zu zerfallen, während bei den Mehrzelligen die unbehinderte Fortpflanzungsfähigkeit nicht allen Elementen zukommt. Nur bei den »pathologischen« Geschwülsten z. B. kommt dieses »normale« Wachstumsvermögen wieder zur Geltung!

Was die Übertragung von Eigenschaften einschließlich der Architektonik vom Mutterorganismus auf den Tochterorganismus durch Vermittelung der Eizelle — ob dieselbe nun als Theil eines Wesens oder wie die befruchtete als Abkömmling zweier Wesen anzusehen ist — betrifft, so erklärt sich deren Möglichkeit und Nothwendigkeit schon aus dem oben Gesagten. Eben so wie die Theilstücke eines einzelligen Wesens diesem gleichen, weil sie ja Theilstücke desselben sind, eben so gleicht auch die von einer Eizelle eines mehrzelligen Wesens erzeugte polymorphe Kolonie derjenigen, aus der die Eizelle stammt, darum, weil diese ein unveränderter Theil jener Eizelle ist, aus welcher der Mutterorganismus stammt.

Sehen wir in dem Problem der Vererbung nur die Frage nach dem Kausalnexus zwischen den Eigenschaften zweier Organismen und ihrer Abstammung, dann ist dasselbe bereits gelöst.

Eine solche Lösung vermag aber nicht vollends zu befriedigen

Unter Voraussetzung gleicher Verhältnisse wird für alle Eigenschaften eines Organismus der elterliche verantwortlich gemacht, die Eigenschaften dieses erklären sich wieder aus den Eigenschaften eines anderen u. s. f. Die Frage scheint hierdurch nur auf die lange Bank geschoben, und je weiter zurtück wir kommen, desto unbefriedigender wird die Antwort, die wir erhalten, denn desto unähnlicher sind die Gebilde, die doch der Theorie nach gleich sein sollten.

Dass die Antwort nicht befriedigt, das liegt zunächst darin, dass schon für zwei auf einander folgende Descendenten die Gleichheit aller in dem Axiome, das uns zum Ausgangspunkt gedient, enthaltenen Elemente nicht zutreffen kann. In Bezug auf die Vererbungserscheinungen bei den Mehrzelligen überdies noch in der Komplikation des Fortpflanzungsprocesses und in den mit dieser auftauchenden Fragen. Bei letzteren bleibt uns eben, selbst wenn wir den Grund gleicher Koloniebildung und gleichen Polymorphismus erforscht hätten, noch das Problem des Polymorphismus und der Koloniebildung selbst bestehen.

Die phylogenetische und ontogenetische Koloniebildung muss in den Hüllen, der Zwischensubstanz oder der Molecularstruktur des Eies begründet sein. Für die Nothwendigkeit ihrer Erhaltung werden sich aus dem Folgenden genügende Gründe ergeben; sehen wir von derselben vollständig ab, so entstehen noch die Fragen: Woher die Ungleichheit zweier Descendenten, seien sie nun einzellig oder vielzellig; und woher die Ungleichheit der Theile eines Organismus?

Die Frage der Vererbung, wie sie gewöhnlich gefasst wird, hat sich somit umgekehrt: nicht die Gleichheit, sondern die Ungleichheit zweier zusammenhängender Eikreise, ihrer Theile ist das Erklärungsbedürftige.

Was die erste der früheren Fragen, und zwar den einfacheren Fall, die Ungleichheit der Descendenten bei Einzelligen anlangt, so haben wir, abgesehen von der Verschiedenheit der Verhältnisse, auch bei Gleichheit des Materiales, in dem Grunde der Gleichheit der Theilstücke zugleich jenen ihrer (wenn auch nicht sofort bemerkbaren) Ungleichheit zu suchen. Die fortgesetzte Zweitheilung erfordert eine Regeneration des Materiales durch Assimilation und diese kann nie im Stande sein, die Tochterzellen der Mutterzelle vollkommen gleich zu gestalten. Das Material wird durch die Theilungen »verdünnt« und verändert, und zwar proportional der Zahl derselben, und dies wäre eine »innere« Ursache der Variabilität, während das Medium, die Außenwelt, überhaupt die Verhältnisse außerdem noch »äußere« Ursachen der Veränderung abgeben; freilich ist hierbei zu beachten, dass sich zwischen beiderlei Ursachen keine scharfe Grenze ziehen lässt, da ja

auch die Assimilation, wie jede Lebensäußerung, sich nur als Wechselwirkung der Außenwelt und des Protoplasmas denken lässt.

Bei den Vielzelligen, bei denen ohnehin die große Zahl der Theilungen eine ausgiebige Quelle der Variabilität abgibt, kommt vor Allem die durch die Architektonik selbst gesetzte und durch dieselbe ermöglichte Änderung der Verhältnisse in Betracht.

Was den zweiten Theil der Frage, die Verschiedenheit, den Differenzierungsprocess innerhalb desselben Eikreises anlangt, so könnte die Existenz eines solchen überhaupt gelegnet werden. Die Verschiedenheit der Elemente eines differenzierten vielzelligen Organismus könnte, da sie sich häufig schon in der ersten Generation (nach der ersten Furche) einstellt, nicht als sekundäre Differenzierung, sondern vielmehr als präexistente Differenz aufgefasst werden. Die Bestandtheile, welche die morphologische und physiologische Eigenart der differenzierten Abkömmlinge der Eizelle bedingen (oder deren Muttersubstanzen), könnten in derselben bereits so angeordnet gedacht werden, dass sie mit der Theilung in die entsprechenden Zellkörper gelangen müssen. Die Differenzierung wäre von diesem Standpunkte aus die Scheidung bereits in der Eizelle neben einander bestehender verschiedener Plasmaarten.

Abgesehen von der Schwierigkeit, uns die Zusammensetzung und den Aufbau der Eizelle noch complicirter zu denken, als dies bei jeder anderen Zelle ohnehin schon der Fall sein muss, sprechen die Schicksale der Keimzellen innerhalb des Organismus gegen eine solche Annahme. Dasselbst pflanzen sich dieselben nämlich nur durch reguläre Theilung fort und die Produkte dieser müssen wir als durch und durch gleichartig ansehen. Die »unreifen« Keimzellen verhalten sich zu den reifen, eventuell mit Dotter überladenen, so wie der Hungerzustand eines einzelligen Wesens zu dem vollständig gesättigten.

Dieser verschiedene Funktionszustand der freien Eizellen muss uns als die einzige seither aufgetretene Veränderung, welche auf den Theilungsmodus Einfluss nehmen könnte, die Verschiedenheit der ersten Furchungskugeln erklären: Einzelne von denselben repräsentiren uns den nüchternen, andere den Sättigungszustand des Eies. Eben so wenig nun als wir das Plasma der Eizelle durch das Auftreten des Deutoplasma, das sich ja schon für unsere Hilfsmittel als sekundärer Einschluss zu erkennen giebt, für specifisch verändert halten können, eben so wenig dürfen wir im Plasma der dotterhaltigen und dotterlosen Nachkommen der Eizelle einen qualitativen Unterschied vermuthen. Wir müssen vielmehr in allen, morphologisch noch so verschiedenen Furchungskugeln die qualitative Gleichheit des wirksamen

Plasmas annehmen und die morphologische Verschiedenheit als den Ausdruck eines verschiedenen Funktionszustandes ansehen.

Folgerichtig gilt diese Annahme dann auch für alle weiteren Abkömmlinge des Eies, also schließlich für alle Gewebszellen. Der Grund ihrer Verschiedenheit muss, da abgesehen vom Deutoplasma das Material und der Bildungsprocess (Zweitheilung) gleich sind, in den verschiedenen Verhältnissen gelegen sein. Die verschiedenen Ernährungsverhältnisse (Dottergehalt) haben wir eben berührt. Diese sind aber zugleich die Quelle anderer, die Formbildung beeinflussender Faktoren. Die Anwesenheit des Dotters bestimmt die statischen Verhältnisse der Eizelle, dadurch die Dauer und die Art ihrer Theilung, damit die Architektur des Keimes, bei seinem Verbrauch vielleicht auch noch den Chemismus der Zellen. Die verschiedenen architektonischen Momente bewirken ihrerseits neue Änderungen, indem durch dieselben die einzelnen Elemente in verschiedene Verhältnisse zur Außenwelt und zu einander treten.

In letzterer Beziehung möchte ich hier nur nebenbei auf den formbildenden Einfluss der Wachsthumshemmung aufmerksam machen. Abgesehen von den Geschwülsten lehren uns schon zahlreiche Beispiele der normalen Anatomie und Entwicklungsgeschichte die Richtigkeit des Satzes, dass Wachsthum und Differenzirung im umgekehrten Verhältnisse stehen. Dass eine Wachsthumshemmung in jedem vielzelligen Organismus wirklich vorhanden ist, zeigt uns schon die Form der Epithelzellen.

Ist die Verschiedenheit der Gewebszellen als der morphologische Ausdruck eines durch verschiedene Verhältnisse hervorgerufenen verschiedenen Funktionszustandes der Keimzellen anzusehen, dann ist auch bei gleicher Verschiedenheit der Verhältnisse in der nächsten Ontogenese die gleiche Verschiedenheit sämtlicher Zellen erklärlich. So wird also nicht nur die Übertragung der Charaktere sämtlicher systematischer Einheiten vom Typus bis zur Art — die Vererbung niederer Grade — sondern auch jene individueller Charaktere, die Portraitähnlichkeit, verständlich. Freilich muss uns die Portraitähnlichkeit der Anencephalen und mancher Kretins verschiedener Rassen, und die der Doppelgänger und Berufsgenossen zur Vorsicht mahnen, das Material den Verhältnissen gegenüber nicht zu überschätzen.

Auf der anderen Seite jedoch folgt aus dieser Auffassung, dass eine jede auch nur vorübergehende Eigenschaft irgend einer Körperzelle in der Keimzelle begründet sein muss. Ich streife hier die gegenwärtig lebhaft diskutierte Frage nach der Erblichkeit der erworbenen Eigenschaften, ohne näher auf dieselbe eingehen zu können. Nach obiger

Auffassung der Fortpflanzung muss ich mich ganz auf WEISMANN'S Seite stellen.

Die augenfälligen Änderungen der Organismen, die wir als erworbene Eigenschaften bezeichnen, betreffen die Körperzellen. Zwischen den Differenzierungsprocessen dieser im elterlichen und kindlichen Organismus besteht aber wegen des Mangels genealogischer Homologie bei den Körperzellen trotz des Parallelismus kein direkter Kausalnexus. Die Beeinflussung des späteren Processes durch den früheren ist demnach nicht möglich. Die Beziehung zwischen beiden wird nur durch den Zusammenhang der Keimzellen vermittelt. Eine jede erbliche Änderung muss daher von vorn herein in den Keimzellen begründet sein, und braucht nicht erst auf die Keimzellen übertragen zu werden, um in der nächsten Generation wieder zu erscheinen. Eine Änderung kann bedingt sein durch Änderung des Materiales, des Materiales und der Verhältnisse, der Verhältnisse allein. Selbst in den beiden letzten Fällen muss im Material, der Keimzelle, wenigstens die Fähigkeit zur veränderten Reaktion auf die Änderung der Verhältnisse gegeben sein; von der Gleichheit oder Ungleichheit der letzteren wird es dann abhängen, ob eine Eigenschaft in der nächsten Generation wieder auftreten muss oder nicht.

Die primäre Änderung der Keimzellen, die hauptsächlich von der trophischen und topischen Abhängigkeit dieser von den Körperzellen bedingt sein mag, kann uns erst in der nächsten Generation an deren Körperzellen deutlich werden und erscheint uns als von letzteren erworben.

Nur dann, wenn die Änderung der Keimzellen durch gleichzeitige, entsprechende Änderung der Körperzellen bedingt oder von ihr begleitet ist (»konstitutionelle« Veränderungen; Melanismus u. A. ?) könnten wir von Übertragung erworbener Eigenschaften in ähnlichem Sinne wie bisher sprechen.

Auch die vegetative Fortpflanzung verliert auf Grund dieser Anschauung das Räthselhafte. Die Pflanzenzelle wahrt, vielleicht in Folge ihrer Cellulosehülle und der besonderen Ernährungsart, einen Grad von Selbständigkeit und Indifferenz, der jenem der Keimzellen gleichkommt. Ein gewisser Grad von Differenzirung ist ja ohnedies mit der Fertilität ganz gut verträglich, wie die Vielgestaltigkeit der Keimzellen und der Einzelligen beweist. In ähnlicher Weise werden uns die Regenerationserscheinungen begreiflich.

Aus der Verschiedenheit der Körperzellen, die nach der obigen Auffassung eben so wenig überraschen kann, als die mit der Theilung nothwendig verbundene Verschiedenheit der Keimzellen selbst, resul-

tirt die Verschiedenheit der auf einander folgenden vielzelligen Descendenten.

Substituiren wir statt der Begriffe Mutter und Kind die der Stammart und Art, in unseren früheren Betrachtungen, dann werden uns auch die Thatsachen der Phylogense verständlicher. Auf Grund des Zusammenhanges der Keimzellen muss nämlich zwischen Phylogense und Ontogenese eine ähnliche Beziehung bestehen, wie zwischen zwei auf einander folgenden Ontogenesen, und diese erklärt uns die bestehen gebliebene Gleichheit beider. Die während der Phylogense auftretende Verschiedenheit jedoch wird uns aus der großen Zahl der Ontogenesen und die hierdurch bedingte Änderung des Materiales ferner durch die Änderung der Verhältnisse begreiflich.

Jede Ontogenese muss nach Maßgabe der Gleichheit des Materiales und der Verhältnisse, also immerhin mit der Möglichkeit einzelner für die Architektonik Anfangs irrelevanter Änderungen (Dotteraufnahme zum Beispiel) die Ontogenesen der Vorfahren wiederholen. Die phylogenetischen Stadien, die Stadien phylogenetischer Ontogenesen, sind überdies erprobte Lösungen architektonischer Probleme, die nicht leicht umgangen werden können. Erst auf Grund derselben entstehen viel weniger stabilisirte, labilere Bauverhältnisse, und in ihnen die Möglichkeit weiterer Änderung.

Die von uns bei wenigen Ontogenesen vernachlässigte Differenz steigert sich bei einer größeren Zahl derselben allmählich zum Artunterschied.

Bei der hypothetischen, phylogenetischen und der thatsächlich bestehenden ontogenetischen Entwicklungsreihe ist das Endglied dasselbe; die Anfangsglieder, der einzellige Vorfahr und das Ei, sind, wenn auch nicht gleich, so doch ähnlich. Die Zwischenglieder müssen demnach zum mindesten ähnlich sein; daher die Berechtigung und der Werth der phylogenetischen Methode.

Der Hauptunterschied beider Reihen besteht in dem verschiedenen zeitlichen Verlauf des zum mindesten ähnlichen Differenzirungsprocesses; da wir den Grund dieses Unterschiedes oder wenigstens eine Disposition zur Zulassung des eigentlichen Grundes (der Verhältnisse?), schon in den Ausgangspunkten der beiden Prozesse suchen müssen, so könnten wir als einen (gezüchteten) Unterschied der beiden Gebilde selbst, die Fähigkeit einer rascheren Differenzirung ansehen.

Entschlagen wir uns der teleologischen Anschauungsweise, die in der Larve z. B. nicht das selbständige Wesen, das sie auch abgesehen von der Pädogenese und Larvenknospung ist, sieht, sondern einen unfertigen Vertreter der Art, dann ist ja die Ontogenese thatsächlich nichts

Anderes als eine rasch ablaufende Phylogenese. Eben so wie die Bildung einer jeden Gewebszelle in jeder Ontogenese nach Maßgabe der Gleichheit des Materials und der Verhältnisse immer wieder von Neuem vor sich geht, eben so ist auch die Bildung des ganzen Individuums, der Art, der Klasse, des Typus eine beständige Neubildung, Schöpfung.

Auf die Fragen, wie viel wir bei den verschiedenen Arten der Differenzirung auf Rechnung des Materiales, wie viel auf jene der Verhältnisse zu setzen haben, wie die Wirksamkeit beider zu denken sei etc., wage ich gar nicht einzugehen. Das Eine möchte ich nur zu bedenken geben, dass wir selbst im complicirtesten Organismus den Einzelligen gegenüber keine principiell neue Eigenschaft aufzufinden vermögen. Gewiss scheint mir, dass wir, wenigstens vorläufig, zur Erklärung des Materiales und der Vererbung die Phylogenie, zu jener der Verhältnisse und der Anpassung die Entwicklungsmechanik brauchen. Da aber bei dem nur willkürlich zu begrenzenden Entwicklungsprocess keine nur ihm eigenthümlichen Kräfte thätig sind, das Problem der Differenzirung vielmehr auch allen Wissensgebieten, welche sich mit der Zelle, ihren Wandlungen und den Ursachen dieser beschäftigen, gemein ist, so könnten und sollten auch diese die Entwicklungsmechanik unterstützen. Dies gilt vorzüglich von der vergleichenden, experimentellen und pathologischen Histologie.

Wozu aber die ganze Differenzirung? oder, was leistet der vielzellige Organismus, welcher mit all dem Aufwand von Zeit und Material zu Stande kam? — Die Erhaltung seiner selbst, und dadurch die der Art; da aber letztere durch die Keimzellen vermittelt wird, ist seine wichtigste Leistung die Erhaltung der Keimzellen! Dass dem wirklich so ist, kann uns jede biologische und manche morphologische Thatsache lehren, besonders schön z. B. die regressive Metamorphose der parasitischen Crustaceen, von deren Organen nicht viel mehr übrig bleibt als die Keimdrüsen.

Die Keimzellen der Einzelligen sind identisch mit dem Bion, sie erhalten sich selbst. Wenn nun die Hauptleistung des vielzelligen Organismus die Erhaltung der Keimzellen ist, dann müssen wir, um ihn verstehen zu lernen, zu ergründen suchen, wieso er die Leistungsfähigkeit seiner Keimzellen sichert. Hierzu ist nöthig: die Erhaltung ihres Lebens durch die mannigfachen Schutz- und Ernährungsapparate. Ferner die Erhaltung ihrer Indifferenz und Fortpflanzungsfähigkeit; an diese werden bei der Bildung eines neuen Organismus um so höhere Anforderungen gestellt, je complicirter er ist. Umgekehrt muss daher der Anspruch des Mutterorganismus auf die Mitbetheiligung der Keimzellen an der Gesamtleistung ein immer geringerer werden,

bis es schließlich ganz aufgegeben wird. Die Indifferenz der Keimzellen steht im umgekehrten Verhältnis zur Differenzirung des Organismus. Dem entsprechend finden wir in der »aufsteigenden« Thierreihe einen immer weiter gehenden Abschluss der Keimzellen von dem verändernden Einfluss der Außenwelt, eine immer weiter schreitende Versenkung in die Tiefe, wie dies später nochmals berührt werden soll.

Dieser Forderung widerstreitet freilich eine gerade entgegengesetzte, die nach der absoluten Selbständigkeit und dem zur unbeschränkten Fortpflanzung nöthigen Raum. Letzterer muss, falls er den Keimzellen nicht innerhalb des Mutterorganismus geboten wird, durch Lösung aus dessen Verbande erreichbar bleiben. Dasselbe gilt von der Ermöglichung der Copulation, die, wie es scheint, mit der Fortpflanzungsfähigkeit der Eizelle doch in sehr innigem Zusammenhang steht. Als Kompromiss zwischen diesen widerstreitenden Forderungen werden uns viele anatomische und biologische Thatsachen bei Thier und Pflanze verständlich.

Wiewohl bei der letzteren wegen der großen Indifferenz sämtlicher Zellen und der endständigen Anlage der Keimzellen die Verhältnisse zumeist einfacher liegen, kommt es auch hier zu ähnlichen Komplikationen wie im thierischen Organismus: Blütenfärbung desselben, Einrichtungen zur Ermöglichung und Verhinderung der Befruchtung, Früchte, Flugorgane der Samen etc.

Da die Erhaltung der Art ermöglicht ist, so lange einzelnen, ja nur einem Individuum die Indifferenz erhalten bleibt und die Möglichkeit unbehinderter Fortpflanzung geboten wird, so können alle die übrigen zu Gunsten der auserlesenen geopfert und nur zu deren Erhaltung verwendet werden. Ist dies einmal geschehen, dann kann das Theilungsbestreben der ersteren für den Gesamtorganismus und damit die Keimzellen sogar gefährlich werden (Geschwülste). So wird die Wachsthumshemmung, der die Körperzellen nach Herstellung eines Gleichgewichtes unterliegen, für die Keimzellen und die Art sogar zur Bedingung eines sicheren Fortbestandes. Übrigens ist ja die Ernährung und Erhaltung steriler Gewebszellen vom Standpunkt der Keimzellen ein nothwendiges Übel, das möglichst beschränkt werden muss. Bei dieser Auffassung wird uns das Gesetz der Sparsamkeit einigermaßen verständlich.

Die differenzirten Körperzellen können wir also dem Obigen gemäß als durch mechanische Verhältnisse an der Fortpflanzung gehinderte, in gewissem Sinne degenerirte, nothwendigerweise geduldete Individuen des Zellstaates ansehen. Die Keimzellen selbst sind die eigent-

lichen, ewigen, einzelligen Wesen, gleichgültig welche Individualitätsstufe das sie schützende und nährenden Individuum einnimmt<sup>1</sup>.

Bei dieser Auffassung der Organismen entfällt auch die Frage nach den Ursachen des »Fortschritts«, welche, ein Rest anthropocentrischer Anschauungsweise, auch heute noch vielfach als »Problem der Vervollkommnung« aufrecht erhalten wird, oder gar im Gewande einer »Tendenz« zur Erklärung der Formverschiedenheit der Lebewesen herangezogen wird.

Der »Fortschritt«, die Erlangung einer »höheren Organisationsstufe«, ist gleichbedeutend mit dem Weiterschreiten der Differenzierung; diese fällt aber bei den Mehrzelligen mit der Einschränkung der Fertilität der Elemente zusammen.

Diese Einschränkung geschieht dadurch, dass nur ein Theil der Abkömmlinge des Eies zur Anlage der Geschlechtsorgane wird, dass ferner selbst von diesen eventuell ein Theil zu den Leitungswegen, zur Follikel-, zur Dotterbildung, zu Ernährungs- und Schutzorganen der Keimzellen, kurz zum Aufbau des Organismus verbraucht wird. Die Sterilität ergreift, und das ist der »Fortschritt«, der Reihe nach sämtliche Individualitätsstufen von der Plastide an bis zur Person: dadurch entsteht endlich der Thierstock, der Thierstaat. Mit der Komplikation des Organismus erhalten wir eine periodische, eine »pathologische« Reduktion der fertilen Elemente. Die Kurzlebigkeit der Person richtet eine Unzahl noch lebensfähiger an sie geketteter Individuen zu Grunde, wenn auch hier und da die Keimzellen — durch die Knospung — auf verschiedene Individuen vertheilt werden und so gewissermaßen dafür Sorge getragen wird, dass deren Weiterbestand nicht von einer einzigen unzuverlässigen Person abhängt. Der Untergang der freien Keimzellen ist nicht nur von diesem Standpunkt aus zu betrachten, schließt sich vielmehr näher dem Untergange der Einzelligen im Kampfe ums Dasein an.

Auf Grund dieser Auffassung könnten wir sogar einen mathematischen Ausdruck für den Fortschritt finden.

Bei den Einzelligen findet keine Reduktion der fertilen Elemente

<sup>1</sup> Diese gegensätzliche Stellung der Körperzellen und Keimzellen sehen wir an der Existenz der Kastraten auf der einen, der freien Keimzellen auf der anderen Seite verwirklicht. Der besonderen Bedeutung der letzteren tragen wir wohl auch schon durch die Bezeichnung des fertilen Bienenweibchens als »Königin« Rechnung, werfen aber trotzdem noch immer die Keimlager mit »Drüsen« und die Keimzellen als »Sekrete« mit Exkretten zusammen. Dies könnte vermieden werden. In der Botanik wiederum sollte für die gleichwerthigen Keimlager und Keimzellen eine einheitliche, womöglich mit den Bezeichnungen der Zoologie übereinstimmende Namengebung eingeführt werden.

statt. Aus jeder Zelle — von dem bei der Copulation stattfindenden Verlust wollen wir hier absehen — entstehen deren zwei.

Bei den Vielzelligen ist der absolute Verlust an Keimmaterial, die Zahl der zur Erhaltung der Keimzellen geopfertten Generationen; sie ist gegeben, wenn wir die erste Anlage der Geschlechtsorgane kennen. Bei *Moina* z. B. ist eine unter 17 Furchungskugeln die Genitalzelle. Sehen wir von allen anderen Verlusten ab, so ist bei dieser noch dazu sehr frühzeitigen Anlage der Geschlechtsorgane (die mit der Parthenogenese zusammenhängen dürfte) 16/17 der gesuchte absolute Verlust.

Die einmal entstandenen Species bleiben so lange selbst oder in ihren Reproduktionen erhalten, als sie nicht zerstört werden. Da kein Interesse für die Erhaltung ihrer speciellen Organisationsform vorliegt — weder auf ihrer Seite noch auf Seite der Natur —, so bleiben sie so lange bestehen, als sie bestehen müssen. Ihre Unverwüstlichkeit beruht auf den allgemeinen Eigenschaften des Protoplasmas: dem Teilungsbedürfnis (und dessen Folge der Vererbung) und der Formbarkeit (Anpassungsfähigkeit). Einzelne Formen mit einer besonderen Art dieser anscheinend aktiven Anpassungsfähigkeit, werden durch die natürliche Zuchtwahl ausgelesen (passive Anpassung). Jede Körperzelle macht während jeder Ontogenese diese Anpassung von Neuem durch, da wohl die vergängliche Person für eine Zeit bestehen bleibt, aber nur die Keimzellen gezüchtet werden können. Die Zuchtwahl ist eine indirekte; die Person ist ein Prüfstein, ein Beleg für die verschiedenartigen einseitigen Leistungen, die Anpassungsfähigkeit der gezüchteten Keimzellen. Es wird nicht eine Person gezüchtet, welche erst wieder dazu sehen müsste, wie sie die gleichen Keimzellen, deren Produkte der natürlichen Zuchtwahl wieder Stand halten könnten, hervorbringen soll, sondern eine Keimzelle, deren gleichgebliebene Theile *ceteris paribus* den gleichen Entwicklungsprocess durchmachen müssen.

Bei objektiver Vergleichung der verschiedenen Lebensformen müssen wir also nach alle dem zugestehen, dass ein jeder Organismus, der bis zu einem gegebenen Momente im Kampfe ums Dasein bestehen geblieben, was seine mögliche Endleistung anlangt, gleichwerthig ist. Bei Zuerkennung eines verschiedenen Werthes müssten wir gerade umgekehrt den Stamm des Einzelligen für den widerstandsfähigeren und daher den stärkeren erklären, da er im Stande war, seine Ursprünglichkeit unter Verhältnissen zu erhalten, die uns, die Nachkommen ähnlicher Vorfahren u. A. zwangen, nach Auswerthung sämtlicher Mittel des eigenen complicirten Organismus die Kräfte der belebten und der lebloser Natur zu Hilfe zu nehmen, um den sehr

zweifelhaften Kampf mit den verachteten »niedrigsten« Organismen wagen zu können.

Diese Auffassung der Keimzelle muss sich nicht nur am fertigen Individuum, sondern auch an dessen Entwicklungsstadien und Theilen dieser bewahrheiten.

Betrachten wir den Embryo mit Rücksicht auf das Ei, so ist derselbe ein Fortpflanzungsprodukt, betrachten wir ihn im Hinblick auf die erfahrungsgemäß aus demselben hervorgehende Form, so ist er ein Fortpflanzungskörper der Keimzelle. Ersteres ist durch die Nöthigung (»das Bestreben«) der Keimzelle zu fortgesetzter Theilung hervorgegangen, in Letzterem besteht dieses Bestreben in jedem Elemente noch weiter.

Nach dem oben Gesagten müssen wir jedoch ein jedes Entwicklungsstadium überdies noch im phylogenetischen Sinne zu deuten versuchen.

Von diesem Standpunkte aus entsprechen die ersten Entwicklungsstadien einer Kolonie von einzelligen Wesen, welche um so mehr den oben aufgestellten Forderungen bezüglich der Keimzellen entsprechen muss. Das Problem, wie der nothwendige Schutz und die Trennung aus dem Verbande zu vereinen sei, müssen wir schon in den ersten Organisationsstufen und den ihnen entsprechenden ontogenetischen Stadien gelöst vorfinden. Die Lösung aus dem Verbande ist den Elementen eines Zellfadens oder einer ebenen Zellfläche, zumal bei ihrer relativen Selbständigkeit, welche sie durch ihre Hüllen, ihre Schutzvorrichtungen, besitzen, ermöglicht. Bei der uns gewöhnlich vorliegenden Form, der Kugelfläche jedoch, die aus nackten, schutzlosen, einander direkt beeinflussenden Elementen besteht, könnte bei vollständiger Gleichheit der Elemente, also bei gleichem Horizontaldruck bis zu einer bestimmten Grenze wohl ein gleichmäßiges Wachstum der Fläche erfolgen, aber keine Lösung irgend eines Elementes aus dem Verbande, sei es zur Erlangung des Schutzes oder der Freiheit.

Zur Ermöglichung der Trennung muss das Gleichgewicht, das die Elemente zusammenhält, an irgend einer Stelle gestört werden. Am leichtesten geschieht dies durch Massenzunahme einzelner Elemente. In den obigen Fällen, beim Zellfaden und der ebenen Zellfläche, braucht eine solche die Architektonik nicht sofort zu stören, da bei der Weite der Hülle (Zellsaft) den Elementen bezüglich ihres Volumens ein ziemlich weiter Spielraum gegeben ist.

Bei der Hohlkugel (einem Doppelgewölbe) können wir schon ohne Zuhilfenahme der Gewölbekonstruktion den mechanischen Grund der Entoblastbildung ahnen: Der Dotterreichthum, welchem in der Phylo-

genese der bessere Ernährungszustand entspricht, verzögert die Raschheit der Theilungen und verringert den Raumanspruch bei der Oberflächenbildung. Die im Wachstum voraneilenden dotterärmeren Zellen überwuchern die dotterreichen oder drängen dieselben in Folge des vermehrten Horizontaldruckes, sei es an einzelnen Stellen oder im ganzen Bereich der ursprünglichen Gleichgewichtslinie einzeln, beziehungsweise ganz in das Innere. Schon aus diesem Grunde halte ich mich für berechtigt, einerseits in der frühzeitigen quantitativen Verschiedenheit der Glieder einer Zellkolonie einen wichtigen Grund ihrer späteren Differenzirung zu sehen, andererseits die inäquale Furchung, und sei sie noch so unauffällig, für eine Bedingung der Entoblastbildung zu halten.

Die so gebildeten, oder richtiger in solche Verhältnisse gebrachten, besser ernährten und geschützten Elemente können allen an die Keimzellen gestellten Anforderungen entsprechen. Desshalb können wir sie, zumal im Hinblick auf die *Volvocinen*, die *Protospongia* und andere niedere Organismen entweder direkt als solche oder als deren ontogenetischen und phylogenetischen Mutterboden betrachten.

Es müssten zwingende Gründe sein, die uns nöthigen könnten, anzunehmen, dass nach Ausbildung einer geschützten, besser ernährten Schicht die Keimzellen nicht dieser, sondern einer anderen, dem Ektoblast entstammen. Viel eher werden wir nach dem Obigen den letzteren als eine für das Fortpflanzungsgeschäft gänzlich verloren gegangene Schicht ansehen können, die nunmehr den Schutz, die Beziehungen zur Außenwelt zu vermitteln hat, und die fertil gebliebenen Elemente der Nöthigung enthebt, selbst Differenzirungen zum eigenen Schutze, zur Bewegung etc. einzugehen. Die Erhöhung der Leistung, die nunmehr nothwendig gewordene Miternährung der schützenden Hülle, wurde für die inneren Zellen (in der Phylogenese) vielleicht dadurch aufgewogen, dass sie sich ihrer Aufgabe nunmehr intensiver hingeben konnten, überdies durch die Änderung der Architektonik auch in die Lage versetzt waren, andere, ihnen früher unzugängliche Nahrungsmittel zu bewältigen.

Wir betrachteten oben zwei Möglichkeiten der Bildung eines inneren Zellkomplexes: die Einwanderung und die Einstülpung. Bei der Bedeutung, die diese Prozesse für die einzelnen phylogenetischen Theorien besitzen, drängt sich unwillkürlich die Frage auf, ob es denn nöthig sei, die eine oder die andere als die einzige phylogenetische Bildungsart der inneren Zellschicht anzusehen? Die Natur dürfte wohl alle Arten und Unterarten, die wir überhaupt erdenken können, versucht haben! Sie brauchten auch, wenn sie nach einander entstan-

den sind, nicht eine aus der anderen hervorgegangen zu sein. Als die älteste könnte ich mir am ehesten die denken, dass die Differenzirung der ursprünglich vollkommen gleichwerthigen Glieder der kugeligen Kolonie an beliebigen Stellen (an der ganzen Peripherie: »Delamination«?) erfolgte, später auf einen, den unteren Pol beschränkt wurde; dann könnte sich aus der gesonderten Einwanderung der neben einander gelegenen Elemente die gleichzeitige Einstülpung entwickelt haben.

Wie dem auch immer sei, die Einwanderung der Entoblastzellen vom unteren Pole aus halte ich schon deshalb für eine, wenn auch nicht direkte phylogenetische Art der Entoblastbildung, weil dieselbe bei einer so ursprünglichen Form, wie die Hydra es ist, vorliegt; sie für eine sekundäre, etwa mit dem Dotterreichthum des Eies zusammenhängende Bildungsart zu halten, ist Angesichts ihres Vorkommens bei pelagischen Hydroideneiern nicht möglich. Die stärkere Dotteraufnahme von Seiten des Hydraeies, die, wie überall, mit dem Aufgeben des freien Lebens in Zusammenhang zu bringen ist, erweist sich hier als bis zu einem gewissen Grade irrelevant für das Bestehenbleiben des phylogenetischen Processes.

Die Lösung aus dem Verbande geht am einfachsten bei der gleichzeitigen Bildung einer inneren Oberfläche durch die Gastrulation vor sich. Wenn die Keimzellen von dieser nicht abrücken, können sie ohne Weiteres wieder ins Freie gelangen, während bei anderen Arten der Entoblastbildung eine vorübergehende oder bleibende Durchbrechung des Ektoblasts, eine eigene Hohlraumbildung etc. nöthig wird. Diese zweckmäßige Einfachheit des Gastrulabaues dürfte zur Erklärung ihrer großen Verbreitung herangezogen werden können.

Die erste phylogenetische, zuerst nur vorübergehende, später stabil bleibende Differenzirung innerhalb einer Kolonie von sonst gleichwerthigen einzelligen Organismen denke ich mir also als ein Auftreten erstens von Individuen, die ihre volle Fortpflanzungsfähigkeit dadurch erhalten konnten, dass sie den hierzu nöthigen Raum, überdies noch Schutz gewannen; und zweitens von solchen, die durch mechanische Verhältnisse, später auch noch durch einseitige Ausbildung an der Fortpflanzung gehindert waren.

Diese Scheidung bringt die gleichzeitige Bildung zweier Organe mit sich: Das eine, das sich nunmehr ähnlich wie das Follikelepithel verhält, ist das Schutz- und Bewegungsorgan für jene Individuen der Kolonie geworden, die fortan allein ihre ganze Ursprünglichkeit, vor Allem die unbeschränkte Fortpflanzungsfähigkeit beibehielten — die Keimzellen. Und diese sind im physiologischen — wenn auch Anfangs

nicht im tectologischen Sinne — das zweite gleichzeitig gebildete Organ. Das letztere ist auch das einzige, das in jeder Beziehung einem Organ aller mehrzelligen, thierischen und pflanzlichen Organismen möglichst gleichwerthig bleibt, überdies allen Einzelligen ohne Weiteres vergleichbar ist.

Wir haben somit, falls die obige phylogenetische Spekulation richtig ist, einen Ausgangspunkt für die Vergleichung sämtlicher Entwicklungsvorgänge gewonnen, der dem morphologischen, physiologischen, phylogenetischen, kurz jedem berechtigten Standpunkt Rechnung trägt. Um denselben zu finden, hätten wir übrigens diesen großen Umweg ersparen können. Stillschweigend geben wir ja dadurch, dass wir die Entwicklungsprocesse zweier verschiedenen Kreisen angehöriger Organismen vergleichen, dadurch, dass wir eine vergleichende Entwicklungsgeschichte für möglich halten, die Homologie aller Eizellen zu. Sind aber die Eizellen zweier oder sämtlicher Thiere gleichwerthig, dann sind es auch deren Mutterzellen, die Mutterzellen dieser, kurz, der Mutterboden der Eier, schließlich die Keimblätter, aus denen sie hervorgegangen; wären jedoch, wie dies besonders bei den Hydroiden schon vielfach behauptet worden, die Keimblätter, aus denen sich die Keimzellen herleiten, bei ganz nahen Verwandten nicht dieselben, nicht gleichwerthig, dann könnten es auch deren Bestandtheile und Abkömmlinge, also auch die Eier nicht sein, und wir müssten darauf verzichten, sie selbst und die Entwicklungsprocesse, welche mit ihnen einsetzen, in dem bisherigen Sinne zu vergleichen.

Hier liegt ein Widerspruch vor, der auch durch die Annahme eines diphyletischen Ursprunges oder die einer Wanderung der Keimzellen nicht aufgehoben wird.

Die einfachste Lösung desselben bestände darin, dass sich die Keimzellen durch neuere Untersuchungen auf dasselbe Keimblatt, den Entoblast, zurückführen ließen. Bei der mir aus eigener Erfahrung bekannten Schwierigkeit der diesbezüglichen Untersuchung und der Wanderungsfähigkeit der Keimzellen sind Täuschungen nicht zu vermeiden.

Wäre trotzdem die Zurückführung der Keimzellen auf das Entoderm nicht möglich, so könnte wenigstens ich selbst keinen Augenblick Bedenken tragen, meine subjektive Überzeugung von der Gleichwerthigkeit der beiden primären Keimblätter in der Thierreihe aufzugeben.

Ich will im Folgenden noch kurz darlegen, wie ich mir das Verhältnis der Blätter zu einander auf Grund obiger Anschauungen denke:

Eine so vollständige Gleichwerthigkeit in der ganzen Organismenreihe, in allen Stadien der Entwicklung, von jedem Standpunkte, wie wir

sie den Keimzellen zuschreiben mussten, ist für die anderen Bestandtheile der mehrzelligen Organismen gar nicht denkbar. Die funktionelle Bedeutung der Keimzellen liegt in der Erhaltung eines bleibenden Zustandes. Die Körperzellen gewinnen eine solche erst durch und in einem Process. Sie wechseln ihren morphologischen und physiologischen Werth und damit auch ihre Vergleichbarkeit. Dieselbe könnte nun aber im selben Wechsel der verglichenen Zellen (Schichten) begründet sein. Dies ist innerhalb der engeren systematischen Kategorien auch der Fall.

Dort jedoch, wo uns Anlagen von Organsystemen begegnen, die wir beim zweiten Vergleichsobjekte gar nicht finden können, weil sie das erwachsene Thier nicht besitzt, da scheint es, als ob wir auf eine volle Gleichwerthigkeit der Schichten vollkommen verzichten müssten.

Schon die inneren Schichten der Gastrula eines zweiseichtigen Coelenteraten und der eines Echinoderms z. B. könnten wir nicht recht vergleichen, da das Entoderm der letzteren eine Anlage mehr enthält, nach Ablösung der Urdarmdivertikel aber die von letzteren übernommene Masse und Fähigkeit weniger besitzt.

Wenn wir in den Theilen des Embryo nichts weiter sehen wollten als die prädestinirte Anlage der Organe des fertigen Organismus, dann könnten wir zwischen ersteren auch keine innigere Beziehung statuiren als zwischen den letzteren. Die Schlüsse der vergleichenden Entwicklungsgeschichte wären dann von jenen der vergleichenden Anatomie abhängig.

Falls wir jedoch jeden Entwicklungszustand als das betrachten, was er im Augenblicke ist, dann können wir uns auch der Thatsache nicht verschließen, dass es embryologische Species giebt, die wir bei objektiver Betrachtung der Reihe nach mit den entsprechenden »ausgebildeten Individuen« ein und derselben systematischen höheren Einheit einverleiben müssen und bezüglich ihrer Theile vergleichen können.

Auf Grund der Evolutionstheorie müssen wir ja auch zu diesem Schlusse gelangen. Wenn wir die anfänglich gewiss unbestreitbare Gleichwerthigkeit einer Anlage des mütterlichen und des kindlichen Organismus, letztere durch die phylogenetische Reihe zurückverfolgend, weiterhin prüfen könnten, so würden wir dieselbe trotz der nur geringfügigen, sich unmerklich einschleichenden Unterschiede immer geringer finden. Dieser Wechsel der Werthigkeit kann uns aber bei einem Process, wie es die Stammesentwicklung ist, nicht Wunder nehmen.

Ein ähnlicher Wechsel findet bei der Ontogenese statt.

Die Differenzirung der Elemente bei derselben besteht ja nach dem früher Gesagten nicht in der Ausbildung einer von Grund aus neuen Eigenschaft, sondern vielmehr in der Unterdrückung verschiedener

anderer Fähigkeiten der indifferenten Zelle zu Gunsten der einseitigen Entwicklung einer einzelnen; die Änderung kommt erst während der Ontogenese allmählich zu Stande.

Wir können kein Bedenken tragen, bei zwei parallelen Processen den parallelen Wechsel des morphologischen und physiologischen Werthes von deren Substraten in einen kausalen Zusammenhang zu bringen. Nur auf Grund einer phylogenetischen Theorie und der obigen Anschauung von der Differenzirung, ist ein Vergleich der Anlagen der so different gebauten Organismen möglich.

Kehren wir zu unserem früheren Beispiel, der Gastrula eines zweischichtigen Coelenteraten und eines Echinoderms zurück. Die äußere Schicht beider, den Ektoblast, haben wir als eine für die Fortpflanzung aufgegebene sterile, dem Schutze der fertilen Elemente gewidmete Schicht angesehen und können dieselbe von diesem Standpunkte aus bei gleicher Mächtigkeit auch homologisiren. In der inneren Schicht, dem Entoblast, sahen wir den Mutterboden der Keimzellen — den Gonoblast. Unter letzterem verstehe ich jene Schicht, deren sämtliche Elemente zu Keimzellen werden können. Könnte, was für die jetzt lebenden zweischichtigen Coelenteraten nicht ausgeschlossen ist, für die entsprechenden phylogenetischen Stadien aber angenommen werden muss, eine jede Entoderm-(Entoblast-)Zelle zu einer Keimzelle werden, dann fiel hier der morphologische Begriff des Entoblasts mit dem physiologischen des Gonoblasts, der mit Bezug auf das gesamte Individuum zugleich Trophoblast ist, zusammen. Würden aber, wie es den Anschein hat, schon in der Ontogenese der zweischichtigen Coelenteraten die Keimzellen auf bestimmte Stellen beschränkt, so hätten wir hier einen Übergang zu den dreischichtigen Organismen. Bei diesen giebt der Gonoblast schon während der Ontogenese die bisher erhaltene Kontinuität mit dem Trophoblast auf: In der Gastrula eines Echinoderms, der Sagitta, des Amphioxus, kurz, der eines Enterocoeliers, ist wohl der ganze primäre Entoblast (vor Abschnürung der Urdarmdivertikel) direkt dem Entoblast zweischichtiger Coelenteraten vergleichbar; er ist von unserem Standpunkt aus physiologisch, in seiner Gesamtheit Gonoblast. Im weiteren Verlaufe der Ontogenese jedoch geht einem Theile desselben, dem sekundären Entoblast, die Indifferenz verloren, er wird bloßer Trophoblast, während die fertilen Elemente sich als Mesoblast abschnüren und allein die Funktion des Gonoblasts übernehmen. Der sekundäre Entoblast der dreischichtigen Thiere ist eben so wie der Mesoblast eine neue Bildung, ohne volle Gleichwerthigkeit bei zweischichtigen. Nur beide zusammen sind dem Entoblast der Coelenteraten homolog.

Eben so wie wir bei der Entoblastbildung zwei Möglichkeiten sahen, wie die schutzbedürftigen Elemente in die primäre Leibeshöhle hineingelangen können: die Einstülpung einer epithelialen Lamelle oder die Einwanderung einzelner Elemente, eben so finden wir dieselben auch bei der Mesodermbildung verwirklicht im Auftreten des Mesoblastes oder Mesenchyms.

Und gerade wie bei der Einwanderung der Entoblastzellen eine Bildung der Gastralhöhle durch Spaltbildung auftritt, so entsteht bei der Mesenchymbildung der zweite Hohlraum, in welchen sich die Keimzellen zurückziehen, die sekundäre Leibeshöhle, als Schistocoel.

Die fernere Einschränkung des Gonoblasts bei der Organanlage will ich hier nicht weiter verfolgen. Ich glaube, das Vorgebrachte genügt, um zu zeigen, wie ich mir das Verhältnis von Keimzelle und Keimblatt vorstelle.

Erhaltung der Indifferenz der Keimzellen ist die Endleistung jeder Differenzirung, also auch derjenigen der Keimblätter.

Möge auch der Mesoblast und das Mesoderm ihren ursprünglichen rein entoblastischen Ursprung und damit die volle Gleichwerthigkeit verloren haben, für den Gonoblast dürfte sich beides nachweisen lassen.

Gewiss ist vorläufig dies eine, dass wir einen sicheren, wenn auch mühsamen und langwierigen Weg offen haben, für die Keimblätter und Organanlagen eine eben so sichere Homologie aufzufinden, wie es jene der Keimzellen selbst ist, nämlich die Klarstellung des Verhältnisses aller anderen Organanlagen zur Anlage der Keimzellen.

Hiermit ist uns ferner auch die Möglichkeit geboten, die Zulässigkeit einer entwicklungsgeschichtlichen Hypothese zu prüfen. Die Verwerthbarkeit dieser Methode für die vergleichende Entwicklungsgeschichte könnte wegen der hohen Anforderungen fraglich erscheinen. Letztere mussten jedoch auch schon früher an eine vollständige entwicklungsgeschichtliche Untersuchung gestellt werden. Ein Entwicklungsprocess begreift ja in sich den ganzen Kreis von Keimzelle zu Keimzelle. Nach den dargelegten Anschauungen zumal ist die scheinbare Entwicklung der Keimzellen, der eigentlichen Wesen, zum mindesten eben so wichtig als die wirkliche Entwicklung ihrer Hülle.

Wollte ich zum Schluss diese Skizze meiner Anschauungen nochmals zusammenfassen, so könnte ich dies nicht kürzer und besser thun, als in dem bewusst an bekannte Muster angelehnten, nur absichtlich misszuverstehenden Satze: *Omne vivum, omnis cellula — ovum.*

Graz, im April 1887.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut zu Graz](#)

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Kerschner Ludwig

Artikel/Article: [Keimzelle und Keimblatt. 53-74](#)