

Da alle Furchungszellen gleich groß sind und bei jeder Teilung die einzelnen Zellen sich im Ei verschieben und aneinander hingleiten, so war es mir unmöglich die Furchung weiter zu verfolgen. Wie ich schon früher erwähnt habe, führt sie schließlich zur Bildung einer Blastula, welche aus sehr zahlreichen gleich großen Zellen besteht und eine etwas exzentrische dem Hinterende genäherte Furchungshöhle aufweist. Die Furchungshöhle ist schon auf dem 8. Zellenstadium zu sehen, wenn das Ei nicht gepresst wird.

Ferner konnte ich, meinen ersten Angaben entgegen, feststellen, dass der Embryo schon vor Verlassen der Eihaut Blutzellen gebildet hat.

Das Sprengen der Eihülle geschieht unter kräftigen Kontraktionen des Leibes und bohrenden Bewegungen der Zähne.

Beim eben ausgeschlüpften Jungen sind die Extremitätendrüsen relativ viel größer als beim erwachsenen Tier. Sie füllen nahezu die Hälfte der Extremität aus. Sie entstehen aus dem größten Teil der Cölomsäckchen. Die Extremitätendrüsen münden zwischen den Klauen durch eine deutliche Oeffnung aus und zeigen in ihrem Innern deutliche Sekretstränge. Die Entwicklung von der Befruchtung bis zum Ausschlüpfen nahm bei Zimmertemperatur von 17° etwa 12 Tage in Anspruch. Die Befruchtung vollzieht sich je nach der Temperatur in einem Zeitraum von 1 bis 2 Stunden. Die Furchung ist etwa nach 36 Stunden beendet.

Natürlich verläuft die Entwicklung im Freien weit langsamer und soll nach früheren Angaben etwa 20 Tage in Anspruch nehmen.

Endlich ließ sich feststellen, dass *Macrobiotus Macronyx* nach Austrocknen nicht wieder auflebt, wie die terrestren Bärtierenformen. Entsprechende Versuche mit den Eiern habe ich noch nicht gemacht.

Heidelberg, den 8. Mai 1895.

Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie.

Von Dr. **Franz v. Wagner**,

Privatdozent an der Universität Straßburg i. E.

In dem ersten Hefte ¹⁾ seiner „Zeit- und Streitfragen der Biologie“, sowie in der ersten Abhandlung ²⁾ seiner „Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte“ erörtert O. Hert-

1) Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie. Jena, G. Fischer, 1894.

2) Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Arch. für mikr. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 44, pag. 285. 1895.

wig gegen die bezüglichlichen Auffassungen Weismanns polemisierend das Verhältnis der inneren Ursachen und äußeren Bedingungen der individuellen Entwicklung und knüpft daran die Aufstellung einer eigenen epigenetischen Entwicklungstheorie, für welche die Gleichstellung der Bedingungen als äußerer Ursachen der Entwicklung mit den inneren Ursachen derselben charakteristisch ist. Da ich späterhin in einem anderen Zusammenhange auf die diesem Gegenstande zu Grunde liegende Frage, ob die Ontogenie eine Epigenese oder eine Evolution darstelle, ausführlicher eingehen zu können hoffe, beschränke ich mich im Folgenden auf eine kurze¹⁾ Besprechung einiger in den angezogenen Darlegungen O. Hertwig's enthaltener Ausführungen, die mir einer sofortigen Richtigstellung dringend zu bedürfen scheinen.

1.

Um seine Ansicht über den Anteil, welcher den Ursachen und den Bedingungen der embryonalen Entwicklung an dieser zukommen soll, darzuthun und damit die gegenseitige Bedeutung Beider klar zu stellen, bedient sich O. Hertwig zweier frei gewählter Beispiele, durch deren Analyse die von diesem Forscher vertretene Auffassung des ontogenetischen Entwicklungsprozesses bewiesen werden soll. So viel ich sehen kann, liegt dem dabei zu Tage tretenden Gedankengange O. Hertwig's ein Fehler zu Grunde, der für die beabsichtigte Beweisführung verhängnisvoll ist.

Um dies nachzuweisen, ist es notwendig, die Beispiele O. Hertwigs und die an dieselben geknüpften theoretischen Deduktionen dieses Forschers hier wiederzugeben. Ich will, um jedes Missverständnis auszuschließen, die eigenen Worte O. Hertwig's anführen²⁾.

„Wir lassen 4 befruchtete Eier von *Rana fusca* sich gleichzeitig bei verschiedenen Temperaturen entwickeln, das eine bei -1° C., das zweite bei $+5^{\circ}$, das dritte bei $+15^{\circ}$ und das vierte bei $+25^{\circ}$. Vergleichen wir am dritten Tage die 4 Eier, so ist das erste noch ungeteilt, das zweite hat sich wahrscheinlich bis zur Keimblase entwickelt, das dritte zeigt schon die Medullarwülste deutlich hervortretend, das vierte ist schon ein Embryo, an welchem die Axenorgane, Medullarrohr, Chorda, Ursegmente gebildet sind und das Kopfende sich vom Rumpfteil absetzt. Somit sind aus den 4 befruchteten und gleichzeitig während dreier Tage in Entwicklung begriffenen Eiern 4 ganz verschiedene Entwicklungsprodukte hervorgegangen, die allerdings für den Kenner der Froschentwicklung zu einander in einem Abhängig-

1) Deshalb unterlasse ich in dem vorliegenden Artikel auch weitere Bezugnahmen auf die Literatur und halte mich ausschließlich an die beiden genannten Arbeiten O. Hertwig's.

2) Cf. Arch. f. mikr. Anat. Entw., l. c., pag. 329 ff.

keitsverhältnis stehen als Stufen eines Entwicklungsprozesses, die der Reihe nach durchlaufen werden müssen und nur bei unserem Experiment in Folge der ungleichen Erwärmung mit ungleicher Geschwindigkeit von den einzelnen Eiern durchlaufen worden sind. In welchem Faktor ist nun die eigentliche Ursache (*Causa efficiens*) dafür zu suchen, dass aus den 4 Froscheiern in jedem einzelnen Fall etwas Anderes geworden ist. Wie ich die Sache dargestellt habe, wird Niemand um die Antwort verlegen sein und die Antwort wird ohne Zaudern lauten, dass die ungleiche Wärmezufuhr die *Causa efficiens* ist, welche für die ungleiche Entwicklung der vier Froscheier verantwortlich zu machen ist und sie erklärt.

Als zweites Beispiel nehmen wir 2 befruchtete Froscheier und 2 frisch abgelegte Hühnereier und setzen von jeder Art eines einer Temperatur von 15° C. und je eines einer Temperatur von 38° C. aus. Wenn wir jetzt nach 3 Tagen zusehen, so hat bei der ersten Versuchsbedingung das Froschei sich bis zu dem Hervortreten der Medullarwülste entwickelt, das Hühnerei ist unverändert geblieben, im zweiten Fall dagegen hat sich das Hühnerei schon zu einem kleinen Embryo mit pulsierendem Herz umgewandelt, während das Froschei zwar in Zellen zerlegt, aber abgestorben ist und Zerfallserscheinungen zeigt. Suchen wir auch bei diesem Experiment die Ursache dafür zu ergründen, dass die unter denselben Bedingungen befindlichen Eier sich so ungleich entwickelt haben, dass das Froschei einen Embryo liefert, wo das Hühnerei unentwickelt bleibt und umgekehrt, so wird auch jetzt Niemand mit der Erklärung zaudern: Die eigentliche Ursache ist in der verschiedenen Organisation oder Anlage der beiden Eier zu suchen.

Aus den für die 2 Beispiele gegebenen, verschiedenartigen Erklärungen lässt sich leicht ein Widerspruch, wenigstens dem Anschein nach, herauskonstruieren. Man könnte uns vorhalten, dass wir dafür, dass das befruchtete, in einer Temperatur von 15° C. befindliche Froschei sich in 3 Tagen zu einem Embryo mit Medullarwülsten entwickelt hat, einmal die Erwärmung auf 15° C., das andere Mal dagegen die Organisation der Eizelle als die „*Causa efficiens*“ angegeben hätten, das eine Mal also einen äusseren, das andere Mal einen inneren Grund; man könnte uns weiterhin fragen, welche von den beiden Ursachen nun in Wahrheit die wirkliche Ursache sei?“ — — —

„Zwei Disputanten können sich, je nach der Art und Weise, wie sie den Vergleich einrichten und die Frage formulieren, bald den äusseren, bald den inneren Grund als den eigentlichen Grund des Geschehens entgegen halten, hier die Wärme oder die Ernährungseinflüsse, dort die Organisation der Eizellen.

Der hierin liegende Widerspruch ist eben nur ein scheinbarer und

leicht zu lösender. Da jeder Entwicklungsprozess seinem Wesen nach, wie oben schon ausgeführt wurde, auf inneren und äußeren Ursachen beruht, so hat jede Veränderung, die an einer Anlage eintritt, stets in beiden ihren Grund und ist aus beiden zu erklären. Bei einer allgemeinen und erschöpfenden Untersuchung eines Entwicklungsprozesses ist es daher ebenso falsch, wenn ich den Grund in das Ei, als wenn ich ihn außerhalb desselben verlegen wollte, da der ganze oder volle Grund stets in beiden ruht.

Anders liegt die Sache, wenn ich im konkreten, der Beurteilung vorliegenden Fall den einen oder anderen Grund als eine für die Urteilsbildung nicht erforderliche Größe bei Seite setzen kann. Die inneren Ursachen kommen nicht in Betracht, wenn ich den Grund für die Verschiedenheiten der bei ungleichen Temperaturen ungleich entwickelten Froscheier wissen will; denn ich mache hier mit Recht die auf anderen Erfahrungen beruhende Voraussetzung, dass die zum Versuch benutzten Froscheier ein gleichartiges Material mit durchaus gleicher Temperatur auch gleich entwickelt haben würden. Folglich können die später zur Erscheinung kommenden Verschiedenheiten nur durch die ungleiche Erwärmung in die Eier hineingetragen sein.

Und umgekehrt kann ich in dem Experiment, in welchem Frosch- und Hühnereier bei gleicher Temperatur gezüchtet wurden, bei den sich zeigenden Verschiedenheiten den äußeren Grund unberücksichtigt lassen, weil die Versuchsbedingungen genau die gleichen sind; der Erklärungsgrund ist dann allein im Ei zu suchen.“

Diese Beweisführung ist unzutreffend, weil die beiden Beispiele O. Hertwig's tatsächlich genau dasselbe bezeugen und dazu gerade das Gegenteil von dem, was dieser Forscher damit beweisen wollte.

Wenn die Eier des Frosches bei verschiedenen Temperaturstufen sich untereinander ebenso verschieden verhalten wie diese und die Eier des Hühnchens bei gleicher Wärme, so folgt aus diesen Befunden doch nur für eine oberflächliche Betrachtungsweise, dass im ersteren Fall die Temperatur, im letzteren dagegen die Eizelle selbst die Ursache dieses Verhaltens abgebe, denn, sowie man der Sache auf den Grund geht, erkennt man alsbald, dass der ursächliche Zusammenhang der differenten Erscheinungen in jenen Beispielen ein anderer ist.

Das Ei des Frosches und das Ei des Hühnchens bedürfen wie alle tierischen Keimzellen zu ihrer Entwicklung gewisser äusserer Bedingungen, zu welchen auch diejenigen eines bestimmten Temperaturstandes gehört. Halten wir uns, da uns hier nur dieser Faktor interessiert und da ja, was von diesem gilt, auch für die übrigen Bedingungen zutrifft, zunächst nur an die Wärme. Jedermann weiss, dass jedes tierische Ei zu seiner Entwicklung einer bestimmten Tem-

peratur des umgebenden Mediums bedarf; ist diese Bedingung nicht erfüllt, so kann die Entwicklung, wenn die Wärmedifferenz nach der negativen wie positiven Richtung sehr enge Schranken nicht übersteigt, gegenüber dem normalen Geschehen verlangsamt oder beschleunigt werden; sobald aber jene Schranken überschritten werden, ist die Entwicklung selbst aufgehoben oder doch für die Folge sozusagen entgleist, d. h. den normalen Bahnen entrückt. Das heisst doch, dass die Entwicklung der tierischen Keime hinsichtlich ihres Wärmebedürfnisses von einer genau fixierten Temperaturhöhe — dem Optimum — und nur von diesem abhängig ist. Dass aber diese Entwicklung bei all den verschiedenen Tierarten sich ausnahmslos immer nur — wieder allgemein gesprochen — unter fest bestimmten Bedingungen normal zu vollziehen vermag, kann nur eine konstante Ursache, die vom Keime aus wirksam ist, also eine innere Ursache haben, und nicht in den wandelbaren Verhältnissen der Außenwelt begründet sein. Die Ursache der in den Beispielen O. Hertwig's zu beobachtenden Verschiedenheiten der Entwicklungsvorgänge ist demnach in beiden Fällen dieselbe und eine innere, in der Keinzelle gelegene, und nicht, wie O. Hertwig deduciert, einmal in der Temperatur und das andere Mal in der Organisation des Eies gegeben.

Diejenigen, welche wie O. Hertwig auf experimentellem Wege durch künstliche Abänderung der äußeren Entwicklungsbedingungen die Ursächlichkeit der Letzteren für die Embryonalentwicklung erweisen wollen, sind in einem seltsamen Irrtum befangen; sie missdeuten in einseitiger Richtung ihre Ergebnisse. Es entgeht ihnen vollständig, dass das Produkt einer solchen abgeänderten Entwicklung, mag es wie immer beschaffen sein, doch niemals ein lebens- und fortpflanzungsfähiger Organismus ist und damit gerade dessen entbehrt, was das normale Entwicklungsprodukt auszeichnet. Deshalb darf man dieses auch nicht mit dem künstlich erzeugten und früher oder später eben wegen seiner Anormalität absterbenden Gebilde ohne Weiteres in Vergleich setzen, als ob sie gleichwertige Bildungen wären. Um zu beweisen, dass die äußeren Bedingungen der Embryonalentwicklung Ursachen derselben seien, müsste man im Stande sein, durch künstliche Abänderung der äußeren Verhältnisse einen lebens- und fortpflanzungsfähigen Organismus hervorzubringen, der zudem von dem Bau des sonst unter normalen Bedingungen von der betreffenden Eizelle erzeugten Lebewesens irgendwie — selbstredend nicht teratologisch — verschieden wäre. Davon kann nach den bisherigen bezüglichlichen Erfahrungen keine Rede sein, und ich glaube

auch nicht, dass eine ernstliche Hoffnung besteht, derartiges künftighin verwirklichen zu können. Gerade hierin liegt aber das wesentliche, weil entscheidende Moment für die kausale Beurteilung der individuellen Entwicklung: Weil nur ganz bestimmte und keine anderen Bedingungen für jede einzelne Art von Keimzellen zum normalen Ablauf der Entwicklung erforderlich sind, ist aufs Klarste dargethan, dass jede dieser Entwicklungen speziell für ihre Bedingungen und diese allein eingerichtet ist. Eine solche Einrichtung kann aber folgerichtig nur vom Ausgangspunkt der individuellen Entwicklung, also vom Keime her verursacht sein. Darauf beruht ja die Einheitlichkeit in der Reaktionsweise der tierischen Keime bei der künstlichen Entwicklung unter abgeänderten äußeren Bedingungen. Immer sind es dieselben Erscheinungen, Abweichungen von dem normalen embryonalen Geschehen, die, so verschiedenartig sie auch im Einzelnen sein mögen, doch darin übereinstimmen, dass sie als Störungen dieses Geschehens sich darstellen, welche dem Entwicklungsprodukt seinen normalen Charakter nehmen und einen teratologischen verleihen.

Man unterschätzt keineswegs die fundamentale Bedeutung der von Roux begründeten und in erfreulichem Aufschwunge begriffenen Entwicklungsmechanik, wenn man Folgerungen entgegentritt, welche aus den entwicklungsmechanischen Experimentalresultaten gar nicht gezogen werden können. Die Entwicklungsmechanik hat die Aufgabe, die Ursachenfolge in den succedierenden Formveränderungen des embryonalen Geschehens aufzuzeigen und bedient sich zu diesem Zwecke der experimentellen Methode. Durch zweckentsprechende Variation der äußeren Bedingungen und die dadurch erzielte Abänderung größerer oder kleinerer Abschnitte der Embryonalentwicklung sucht die Entwicklungsmechanik die Ursachen des Entwicklungsprozesses zu ergründen, d. h. diesen Letzteren auf die Potenzen in letzter Linie der Keimzellen zurückzuführen, und bezeugt damit deutlich, daß ihr jene äußeren Verhältnisse, die sie willkürlich bestimmt, eben nur Bedingungen und nicht Ursachen der Entwicklung sind. Was wäre auch damit für die kausale Beurteilung der ontogenetischen Vorgänge gewonnen, wenn man sich darauf beschränkte, festzustellen, daß in diesem Medium die normale Entwicklung so, in einem anderen anders abgeändert werde und dabei noch übersähe, dass in beiden Fällen die Entwicklungsprodukte lebensunfähig sind? Die Experimente sind nur notwendige Hilfsmittel, um die innere Mechanik des Geschehens, das sind eben die Ursachen desselben, erkennen zu lernen. Aus der besonderen Art, wie die Keimzellen und Embryonalstadien auf veränderte äußere Umstände reagieren, sucht die Entwicklungsmechanik über die diesen innewohnenden Fähigkeiten ins Klare zu kommen, um aus dieser Einsicht die Erkenntnis des normalen Ge-

schehens zu gewinnen. Es ist ein verhängnisvoller Irrtum, zu meinen, dass solche Experimente die Ursächlichkeit der äusseren Bedingungen für die normale Differenzierung des werdenden Embryo erwiesen, thatsächlich beweisen sie nur, dass die Keimzellen und Embryonalstufen genau so wie die fertigen Tierformen plastische Bildungen sind, die vermöge ihrer inneren Organisation auf verschiedene äussere Reize in verschiedener, eben durch ihre Organisation bedingter Weise reagieren, wobei die Adaption an bestimmte äussere Bedingungen so groß ist, dass schon bei verhältnismäßig geringer Abänderung dieser Bedingungen, mithin zu erheblicher Variation der äusseren Reize ihr molekulares Gefüge zerstört wird und ihre Lebensfähigkeit erlischt. Das ist ein Ergebnis, das man auch, ohne sich allzu großer Kühnheit schuldig zu machen, hätte a priori konstruieren können, jedenfalls aber eines so umfassenden Aufwandes von Scharfsinn und Experimentierkunst nicht bedurft hätte.

Die Thatsachen der Ontogenie sind die einzige Erkenntnisquelle für das kausale Verständnis der Embryonalentwicklung, so weit es sich um die Möglichkeit unmittelbarer Wahrnehmung handelt. Dabei darf jedoch nicht vergessen werden, dass die Keimzellen keineswegs ein Erstes und Ursprüngliches, sondern selbst schon ein Abgeleitetes, historisch auf stammesgeschichtlichem Wege Gewordenes sind: Ihre Qualität ist durch die durchlaufene phylogenetische Entwicklung bestimmt. Wenn wir in der Keimesgeschichte des Hühnchens ein Embryonalstadium auftreten sehen, in welchem deutliche Kiemenspalten ausgebildet sind, so wird Niemand im Zweifel sein, dass diese Embryonalstufe eine mechanische und gesetzmäßige Folge der ihr vorausgegangenen darstellt. Dass aber die Ursachenfolge in der ontogenetischen Entwicklung des Hühnchens immer so verläuft, dass sie notwendig die angezogene Entwicklungsphase zur Entstehung bringt, beziehen wir, und zwar kausal, denn sonst wäre das Verfahren sinnlos, auf eine Vorfahrenform in der stammesgeschichtlichen Entwicklung dieser Tierart, die in der Keimesgeschichte derselben die charakteristische Embryonalform verursacht. Da nun die Keimzellen die Träger der Vererbung sind, so kann jene Vorfahrenform nur dadurch ihre ursächliche Bedeutung für die individuelle Entwicklung unseres Hühnchens gewonnen haben, dass durch sie die Keimzellen ihrer Descendenten — gleichviel wie wir uns dies verwirklicht denken wollen — so beeinflusst wurden, dass dadurch das Embryonalstadium mit Kiemenspalten verursacht war. Was von dem einen Merkmal der Embryonalentwicklung gilt, trifft aber auch für alle anderen zu, es gilt von der ganzen Keimesgeschichte jeder Tierart. Verallgemeinern wir daher den ursächlichen Zusammenhang in unserem Beispiel zwischen Stammform, Keim und Ontogenie, so ergibt sich, dass die Keimzellen die Ursachenträger der Onto-

genie sind, weil sie es kraft ihrer historischen Genese mit Notwendigkeit sein müssen, denn sie stellen, wenn ich mich so ausdrücken darf, die Ursachendepots der Stammesgeschichte der Tiere dar. Damit ist auch der Nachweis erbracht, dass das embryonale Geschehen nur von inneren Ursachen, der Keimesbeschaffenheit bestimmt werden kann und daraus folgt wieder, dass in kausaler Beziehung die Ontogenie niemals eine Epigenese, sondern nur eine Evolution darstellen kann. Und für die formale Gestaltung des embryonalen Geschehens wird dem entsprechend dieselbe Auffassung am Platze sein. Mit Recht bemerkt Roux ¹⁾, in dieser Hinsicht, dass „Vorgänge, welche der formalen Betrachtung als Epigenesis sich darstellen, in Wirklichkeit vorwiegend oder rein Evolutionen sein können.“

Die Ursachen der Ontogenie liegen demnach im Keime, und nur zu ihrer Umsetzung in Geschehen, das sich uns als Wachstum, überhaupt Formveränderung im weitesten Sinne kundgibt, bedarf es äußerer Umstände, der Bedingungen. In beiden Beispielen O. Hertwigs bewirkt daher die Verschiedenartigkeit des Verhaltens einerseits der Froscheier untereinander, andererseits des Froscheies im Verhältnis zum Ei des Hühnchens der Wärme gegenüber dieselbe Ursache, die Qualität der Keimzellen, und diese ist kein äußerer, sondern ein innerer Faktor. Dass die Ursachen der Embryonalentwicklung allein im Keime liegen, jene also für diese im Voraus fixiert erscheinen, darauf deutet schon die Verschiedenartigkeit im Bau der tierischen Eizellen hin. Da können wir wahrnehmen, dass z. B. die Ausstattung der Keime mit Nahrungsdotter mit der Qualität der nachfolgenden Embryonalentwicklung ursächlich verkettet ist. Oder ist es ein Zufall, dass das Ei der Säuger so dotterarm und das der Vögel so dotterreich ist? Es kann gar kein Zweifel bestehen, dass erstere Thatsache mit der intrauterinen Ernährung des Embryos, die letztere mit der besonderen Entwicklungsweise des Embryo innerhalb der festen Eischalen zusammenhängt, ein Zusammenhang, der, wenn er einen Sinn haben soll, doch nur ursächlicher Art sein kann. Und was folgt daraus mit Notwendigkeit Anderes, als dass — mindestens im Dottergehalt — der Bau des Keimes für die folgende Entwicklung im Voraus eingerichtet ist?

1) Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschr. f. Biol., Bd. 21, 1885 (Citirt nach O. Hertwig's Angabe, da mir die Originalarbeit unzugänglich war.

(Schluss folgt.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [15](#)

Autor(en)/Author(s): Wagner-Kremsthal Franz Ritter von

Artikel/Article: [Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's
Entwicklungstheorie. 777-784](#)