

komplizierter Muskelfortsatz u. dergl. m. Auch der Verlust des Deckels fehlt so wenig wie bei marinen Formen, er ist bei den Helicinen eingetreten, die somit in gewissem Sinne bereits eine höhere Stufe des Landlebens erreicht haben. Sie haben dafür einen anderen Trockenschutz erworben, die Verengerung der Mündung durch ein System kräftig vorspringender Lamellen, wie wir es bei den vielleicht altertümlichsten Stylommatophoren, den Eutodontiden, in ähnlicher Weise reich entwickelt finden.

Es liegt wohl kaum Veranlassung für mich vor, mich mit dem Einwande zu befassen, dass die Erwerbung des Deckels unnötig gewesen wäre, weil die Pulmonaten keinen haben. Er wäre nicht höher zu bewerten, als wenn man der Schale ihre Bedeutung als Schutzorgan absprechen wolle, weil es auch Nacktschnecken giebt. Eines schickt sich nicht für alle; und eine Nacktschnecke ist nicht aus dem Meere aufs Land gekommen. Zudem hat eine der ältesten Gruppen, die Clausilien, in ihrem vom Fußrücken abgesonderten Schließknöchelchen eine konvergente, analoge Bildung erworben.

Habe ich nötig, zum Schluss auf die Konsequenz hinzuweisen, dass ich, im ganzen Zusammenhang dieser Arbeit, mit den Pleurotomarien auch die den Spinnen so nahestehenden Xiphosuren vom Lande zurückgewandert sein lasse, mit ihnen die *Palaeostraca*, ja die Krebse schlechthin? Früher folgerte ich es aus morphologischen Gründen, jetzt kommen erfreulicherweise die zoogeographischen dazu.

Uebrigens hoffe ich, mit diesen Blättern, die bei dem weitschichtigen Material und den verschlungenen Pfaden der Tierverbreitung schwerlich schon jeden Nagel in die richtige Stelle eingetrieben haben, zur Diskussion anzuregen, die zur Klärung einer der interessantesten Seiten der Biologie beitragen möge.

[120]

Theodor Boveri, Das Problem der Befruchtung.

Jena, Gustav Fischer.

Der Begriff der Befruchtung hat sich nicht aus Forscherarbeit, sondern aus den Vorstellungen, die sich mit dem Wort Befruchtung verbinden, entwickelt. Dieselben sind so alt, als Menschen über sich nachdenken. Die wissenschaftliche Arbeit fügte die Erkenntnis zu, dass das Zusammenwirken zweier Geschlechter bei der Erzeugung eines neuen Individuums, das man ursprünglich als eine Eigentümlichkeit des Menschen und der höchsten Tiere ansah, durch die ganze organische Natur verwirklicht ist.

O. Hertwig vermochte zuerst im Jahre 1875, nach manchen wichtigen Vorarbeiten anderer Forscher, festzustellen, was beim Zusammentreffen des Samens mit den Eiern vorgeht. Wie fast im ganzen Tierreich, so wurden auch die Samenelemente der Seeigel für parasitische Organismen gehalten. Nach Schilderung der bekannten Befruchtungsvorgänge bei Zutritt eines

„Spermatozoen“ zum Ei gelangt Boveri aus der Thatsache, dass das Ei eine Zelle ist, der fertige Organismus ein Komplex zahlloser Zellen, zu dem Ergebnis, dass die Grundlage der Embryonalentwicklung eine Zellenvermehrung sein muss. Die fortgesetzte Zellteilung liefert nicht einen regellosen Haufen gleichartiger Zellen, sondern das Ei einer jeden Tierart ist so beschaffen, dass die von ihm abstammenden Zellen auf jedem Stadium ganz bestimmte, untereinander verschiedene Qualitäten und eine entsprechende Stellung zueinander haben. Der fertige Organismus ist nicht etwa das umgewandelte und gewachsene Ei, sondern ein geordneter Komplex zahlloser Nachkommen des Eies, von denen wieder einzelne als Eier und Samenfäden den Kreislauf von neuem beginnen. Der Vorgang der Befruchtung besteht in der Vereinigung zweier höchst ungleicher Zellen, einer weiblichen und einer männlichen zu einer Zelle, die den Ausgangspunkt für ein neues Individuum darstellt.

Die verschiedenen Autoren fassten den Vorgang der Befruchtung immer als eine Bewirkung auf. Boveri fasst diese Auffassung in den Satz zusammen: „Was bringt die Samenzelle in die Eizelle hinein, um die Entwicklungsfähigkeit herzustellen?“

Die Zahl der Möglichkeiten zur Beantwortung der Frage ist groß, die Erfahrungen schränken jedoch diese Fülle auf einen ganz kleinen Kreis ein. Die sich bei Insekten und verwandten Gliederfüßlern ohne Befruchtung, d. h. parthenogenetisch entwickelnden Eier beweisen, dass es nicht notwendig zur Natur des Eies, zum Zwecke der Entwicklung einer Ergänzung bedarf. Zweitens gibt es Eier, die befruchtet werden, die aber, wenn nicht befruchtet, sich doch entwickeln, wie das bei der Biene seit langem bekannt ist, mithin fehlt denselben ohne Befruchtung nichts Essentielles. Drittens bewies Loeb vor zwei Jahren, dass Seeigeler künstlich zu parthenogenetischer Entwicklung gebracht werden können. Aus allen diesen Thatsachen geht hervor, dass das Wesen der Tier- und Pflanzenspecies in dem Ei allein vollkommen enthalten ist.

Nach Erläuterung der wichtigsten Vorgänge bei der Kernteilung gelangt der Autor zu der Ansicht, dass die minutiöse Verteilung des Chromatins, auf die sich nach dem Gesagten die Kernteilung reduziert, durch einen Apparat bewirkt wird, dessen fertiger Zustand mit seiner fast mathematischen Regelmäßigkeit schon den ersten Beobachtern auffiel, dessen Entstehung und Wirkungsweise aber erst seit dem Jahre 1877 bekannt ist. Bis vor kurzem erschien es, als ob die Centrosomenbildungen wären, die nur durch Erbschaft von einer Zellengeneration auf die andere übergehen können. Die neuesten Untersuchungen lassen jedoch kaum einen Zweifel, dass sich Centrosomen unter gewissen Umständen neu im Protoplasma bilden können, wobei es allerdings noch fraglich ist, ob eine solche Neubildung auch im normalen Verlauf irgendwo vorkommt. Durch Teilung des Centrosoms werden zwei Centren geschaffen, deren jedes die eine Hälfte eines jeden Kernelements um sich abgrenzt. Das Centrosoma ist demnach als das Teilungs- oder Fortpflanzungsorgan der Zelle zu bezeichnen. Die Frage nach der Herkunft der beiden Centrosome lässt sich nach Boveri dahin beantworten, dass sie durch Zweiteilung eines Centrosoms entstehen, welches an dem eingedrungenen Spermatozoon in der Region des Mittelstücks auftritt. Aus den Erscheinungen der Ueberfruchtung, aus welchen hervorgeht, dass, wenn bei geschwächtem Ei

mehrere Spermatozoen eingedrungen sind, sich jedes davon so verhält, als wenn es das einzige wäre, lässt sich aufs klarste beweisen, dass die Konfiguration des Teilungsapparats ausschließlich eine Funktion des Spermatozoon ist, während das Ei auf seine Konstitution gar keinen Einfluss hat. Aus Eiern, in denen infolge des Eintritts zweier oder mehrerer Spermatozoen mehrpolige Figuren entstehen, wird niemals ein normaler Organismus, sondern es führt die Teilung zur Bildung eines Zellenhaufens oder einer Zellenblase, ohne dass die Entwicklung weiter geht. Dagegen entsteht im umgekehrten Fall, wo unter gewissen abnormen Bedingungen zwei Eier miteinander verschmolzen sind und ein Spermatozoon hinzutritt, eine typische zweipolige Teilungsfigur und schließlich ein normaler Bienenembryo. Es ist demnach unzweifelhaft, dass es die gleichzeitige Wirkung von mehr als zwei Polen ist, worauf bei der Ueberfruchtung die schädliche Wirkung beruht. Boveri stellte im Jahre 1887 eine Theorie der Befruchtung auf, welche lautet: „Das reife Ei besitzt alle zur Entwicklung notwendigen Organe und Qualitäten, nur sein Centrosoma, welches die Teilung einleiten könnte, ist rückgebildet oder in einen Zustand von Inaktivität verfallen. Das Spermatozoon umgekehrt ist mit einem solchen Gebilde ausgestaltet, ihm fehlt aber das Protoplasma, in welchem dieses Teilungsorgan seine Thätigkeit zu entfalten imstande wäre. Durch die Verschmelzung beider Zellen im Befruchtungsakt werden alle für die Entwicklung nötigen Zellenorgane zusammengeführt; das Ei erhält ein Centrosoma, das nun durch seine Teilung die Embryonalentwicklung einleitet.“ Boveri sieht das uralte physiologische Problem der Befruchtung im wesentlichen als gelöst an. Die Unfähigkeit des Eies, sich selbständig zu entwickeln, beruht auf einer Unfähigkeit zur Teilung, während das Spermatozoon diesen Mangel durch Einpflanzung eines neuen Teilungscentrums behebt. Die Befruchtung ist damit auf die Physiologie der Zellteilung zurückgeführt und damit im Prinzip erklärt. Es lässt sich diese Erkenntnis aber nicht verallgemeinern, da sie für die Tierwelt, wenn auch vielleicht hier nicht ganz allgemein, Gültigkeit hat, für die überwiegende Zahl der Pflanzen aber nicht, da ihnen Centrosomen fehlen. Die Thatsache, dass der Unterschied zwischen männlicher und weiblicher Keimzelle gar nicht in der ganzen Organismenwelt der gleiche ist, führt zur Frage: Warum ist überhaupt ein solcher Gegensatz vorhanden, was bedeutet er?

Dieses lässt sich am besten auf dem Wege der Vergleichung klarstellen: Schon lange kennt man bei einzelligen Tieren und Pflanzen Paarungsvorgänge, die man als Konjugation bezeichnet. Die gleichmäßige Vermehrung derselben durch Zweiteilung wird in gewissen Intervallen durch eine Konjugationsperiode unterbrochen. Die vorhandenen Individuen, die alle gleich sind, legen sich paarweise aneinander, und jedes Paar verschmilzt zu einem Individuum, d. i. zu einer Zelle. Diese durch die Konjugation gebildeten Individuen vermehren sich dann wieder durch Teilung. Die Konjugation bietet also ganz Aehnliches wie die Befruchtung. Dass es sich hier wirklich um die gleichen Vorgänge wie bei der Befruchtung handelt, wird durch ganz allmähliche Uebergänge zwischen beiden Arten von Zellenvereinigung bewiesen, wie z. B. die Vermehrung von *Pandorina morum* und von *Endorina elegans* zeigen. Bei dem letzteren repräsentiert jedes Individuum der weiblichen Kolonie ein Ei, jedes der männlichen ein Spermatozoon. Bei *Volvox* tritt aber schon

als höhere Stufe der Gegensatz zwischen den allein konjugationsfähigen Keimzellen und den reinen Körperzellen auf.

Die Konjugation einzelliger Wesen lehrt, dass der geschlechtliche Gegensatz nichts Prinzipielles sein kann und dass der Vereinigung zweier Zellen hier die Beziehung zu dem Anfang einer „Entwicklung“ fehlt. Die Bedeutung dieser Paarung führt man vielfach auf eine Verjüngung zurück, doch hält diese Ansicht bei genauerer Prüfung nicht stand. Nach Boveri ist folgende Ansicht hier ebenfalls berechtigt: „Die zu einem regulären Gebrauch gewordene Konjugation kann, ähnlich wie wir dies bei der Befruchtung finden, zu einer besonderen Umbildung der nach einer bestimmten Generationenzahl auftretenden Individuen geführt haben, wodurch dieselben gewissermaßen zu Hälften gemacht werden, welche erst durch Verschmelzung mit einer ähnlichen Hälfte wieder ein reguläres Ganze werden.“

Da es Organismen giebt, bei denen unbegrenzte Vermehrung ohne Paarung möglich ist, so ist die letztere demnach nicht eine unumgängliche Notwendigkeit zum Bestand des organischen Lebens, womit die Verjüngungstheorie hinfällig wird. Es bleibt nur die Annahme übrig, dass die Verbindung individueller Eigenschaften, die durch die Verschmelzung zweier Zellen erreicht wird, irgendwie einen Nutzen gewährt, wenn wir auch einstweilen dahingestellt sein lassen, welchen. Das Ziel der Paarung muss in der Vereinigung der Eigenschaften zweier Individuen in einem Individuum, also ganz allgemein in einer Qualitätenwirkung gesehen werden.

Es entsteht hieraus die Frage, ob die Besonderheiten der geschlechtlichen Fortpflanzung: „der Gegensatz männlicher und weiblicher Keimzellen und die Beziehung zur Entstehung eines neuen Individuums, aus den Bedürfnissen der Qualitätenmischung erklärbar sind“.

Sollen zwei einzellige Organismen ihre Eigenschaften mischen, so brauchen sie einfach zu verschmelzen, sollen zwei vielzellige Organismen ihre Eigenschaften mischen, so geht das nicht so einfach. Mischen kann sich Organisches nur im Zustand der Zelle. Daher ist bei allen höheren Organismen die Mischung an die Fortpflanzung geknüpft.

Folgende Bedingungen sind nötig, damit zwei Keimzellen von zwei verschiedenen Individuen einem neuen Organismus Entstehung geben:

1. „Es muss verhindert sein, dass die einzelne Keimzelle sich spontan entwickelt, sie muss eine Hemmung besitzen, die erst durch den anderen Teil gehoben wird;

2. die beiderlei Keimzellen müssen zusammentreffen, sie müssen sich finden;

3. sie müssen miteinander eine gewisse Menge von Protoplasma und Nährsubstanz aufbringen, die zum ersten Aufbau des Embryo dienen.“

Das Spermatozoon ist ohne weiteres durch seinen Mangel an Protoplasma gehemmt; die Eizelle besitzt mit dem Protoplasma und seinen Einlagerungen alle Entwicklungsqualitäten, ihr fehlt nur der Antrieb, das Centrosoma. Dieser beiderseitiger Mangel ist kein prinzipieller, keine senile Entartung, sondern ein Verzicht. Die Keimzellen wollen sich nicht allein entwickeln. Die Samenzelle ist auch eine Fortpflanzungszelle, ihrem innersten Wesen nach der Eizelle gleichwertig. Wie diese durch das Spermatozoon, so wird auch das Spermatozoon durch das Ei zur Ent-

wicklungsfähigkeit ergänzt. So verschieden die männlichen und weiblichen Keimzellen sind, in einem sind sie doch gleich, in ihrer Kernsubstanz. In diesen väterlichen und mütterlichen Kernelementen müssen wohl die dirigierenden Kräfte liegen, welche dem neuen Organismus neben den Merkmalen der Species die individuellen Eigenschaften der beiden Eltern kombiniert aufprägen. Und diese Kombination der Kernsubstanzen als der Qualitätenträger wäre also das Ziel aller Paarung vom Infusionstierchen bis zum Menschen.

Nach Boveri ist die Beantwortung der Frage: Was soll die Mischung? so gut wie ausgeschlossen, da er nicht glaubt, dass sie je gelingen wird. Die exakte Lösung wäre nur auf experimentellem Wege möglich. Alles, was wir von den organischen Wesen wissen, führt zu der Ueberzeugung, dass die höheren aus niederen durch allmähliche Umbildung entstanden sind, und die ganze organische Welt erscheint uns durch langsame Fortschritte aus primitivstem Urzustand zu höchster Komplikation aufgestiegen. Ungelöst ist nur die Frage, welche Kräfte dies bewirken konnten. Einer dieser Faktoren beim Fortschritt des Organischen scheint, darin stimmt Boveri mit Weismann überein, in den Folgen der Individuenmischung gegeben zu sein. Und wenn dies richtig ist, so wäre hier eine Wirkung erkannt, die wohl im Verhältnis steht zu der unermesslichen Rolle, welche die Zellenpaarung in der Welt spielt. — Der Aufsatz giebt im wesentlichen den Inhalt eines Vortrages wieder, den der Verfasser am 23. September des vorigen Jahres in der ersten allgemeinen Sitzung der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg gehalten hat. Boveri giebt dadurch eine dankenswerte klare Zusammenstellung der wissenschaftlichen Ergebnisse über das Problem der Befruchtung, welche die Forschung bis dahin gesammelt hat.

Da dieser Gegenstand von anderen Seiten wiederholt von verschiedenen Gesichtspunkten aus behandelt wurde, ist es von um so größerem Interesse, wenn ein erfahrener Zoologe sich mit der bezeichneten Aufgabe beschäftigt. Boveri fügt seiner Abhandlung noch einen Auhang bei, welcher sich die Klarstellung der Bedeutung der Loeb'schen Ergebnisse für das Befruchtungproblem zum Ziel gesetzt hat. [37]

Dr. Alexander Sokolowsky (Charlottenburg).

Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie.

Von Dr. **F. Mares**,

Professor der Physiologie an der böhmischen Universität zu Prag.

1. Robert Mayer ging bei der Begründung des energetischen Erhaltungsprinzips von physiologischen Betrachtungen aus, beschränkte sich jedoch in seiner ersten Abhandlung auf den Nachweis dieses Prinzips in der unbelebten Natur. Das Anorganische ist ihm zur Hauptsache geworden, er suchte vom Terrain der physikalischen Wissenschaft aus im Gebiete der Physiologie festen Fuß zu fassen. Denn wäre die Sache, sagt er, von physikalischer Seite nicht haltbar, so wären die plausibelsten physiologischen Ideen, die man darauf

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Sokolowsky Alexander

Artikel/Article: [Theodor Boveri, Das Problem der Befruchtung. 278-282](#)