

# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

**Dr. K. Goebel** und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einzusenden zu wollen.

---

**Bd. XXIX.**

**1. September 1909.**

**N<sup>o</sup> 17.**

---

Inhalt: Becher, Zentroepigenese? (Fortsetzung). — Agassiz, Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. — Prowazek, Bemerkung zu der „Autogamy“ von *Bodo lacertae*.

---

## Zentroepigenese?

Bemerkungen zu einigen Problemen der allgemeinen  
Entwicklungsgeschichte.

Von **Dr. Siegfried Becher**,

Privatdozent der Zoologie an der Universität Gießen.

(Fortsetzung.)

Um noch klarer zu machen, dass Roux in der Anerkennung der vorwiegend abhängigen Gestaltung bei Regeneration keine Inkonsequenz beging, sondern einen wirklichen typischen Unterschied erkannt hat, gestatte man mir folgenden Vergleich: Ein Mensch sucht ein Ziel zu erreichen, einmal auf einem bekannten, ein anderesmal auf unbekanntem Wege. Der bekannte Pfad ist vielleicht täglich gegangen worden. Er ist dem Menschen geläufig, gewohnt, wie die Ontogenese, die zu dem Ziel des fertigen Organismus führt, dem spezifischen Plasma der betreffenden Art. Der bekannte Weg wird sicherer zurückgelegt, ohne dass ein Achten auf jeden Kreuzweg, auf jede Unebenheit des Bodens notwendig wäre. Ein Beobachter würde einen wesentlichen Einfluss der Umgebung auf den Gang des Menschen kaum beobachten können. Im interessantesten Gespräch, bei weltentrückender Träumerei, macht der Mensch den Weg mit fast gleicher Sicherheit. Unser Beobachter muss also annehmen, dass die wesentlichen Ursachen, die die Erreichung des

Zieles auf diesem Wege gestatten, in dem Wanderer selbst liegen müssen. Wie anders gestaltet sich das Bild, wenn derselbe Mensch dasselbe Ziel — durch irgendeinen Grund veranlasst — auf anderem Wege suchen muss. Jeder Eindruck der Umgebung wird beachtet, jeder unbequeme Stein, jede Wurzel auf dem neuen Pfad bilden Ursachen besonderer Bewegungen. Ein freier Durchblick im Wald gibt den Anlass, eine bestimmte Wegabzweigung einzuschlagen, an anderer Stelle wirkt ein angebrachter Wegweiser in derselben Weise. Eine zu starke Steigung veranlasst zum Beschreiten eines Umweges u. s. f. Unser Beobachter wird in diesem Falle, wo der Mensch demselben Ziele auf unbekanntem Wege zustrebt, ohne Zweifel finden, dass der Weg, der eingeschlagen wird und die Erreichung des Zieles in tausendfältiger Weise von äußeren Einflüssen abhängig sind. In diesem Falle, der eine Analogie zur atypischen Entwicklung und zur Regeneration bildet, erhalten wir also ein Analogon zur größeren Bedeutung abhängiger Differenzierung.

Auch im ersten Falle haben die Eigentümlichkeiten des Weges, seine Krümmungen, Steigungen etc. ihren Einfluss gehabt. Aber dieser Einfluss ist kein auffallender. Die durch lange Gewohnheit erzeugten Eindrücke und gewonnenen Fähigkeiten geben dem ganzen einen automatischen, vorwiegend von innen bedingten Charakter. So scheint uns auch in der Ontogenese die Abhängigkeit von (in diesem Sinne) „äußeren“ Einflüssen, die korrelative Differenzierung wohl vorhanden und von Bedeutung, aber die Reaktionen auf dieselben sind so prompt und so sehr von anderen in den betreffenden Teilen des Organismus liegenden Faktoren mitbestimmt, dass wir mehr den Eindruck von bloßen „Auslösungen“ als von neu gestaltenden Ursachen erhalten. Unter anormalen Bedingungen erscheinen solche Einflüsse in viel höherem Maße als neu gestaltende Ursache. Kurz und grob ausgedrückt: Der normal-ontogenetisch sich entwickelnde Organismus gleicht dem Wanderer, der den Weg kennt und somit wesentlich in seinen größeren und zum Teil auch in geringfügigeren Bewegungen durch sich selbst bestimmt wird. Der regenerierende Körperteil ist dem Fremden zu vergleichen, der, wie es zunächst scheint, nur durch Wegweiser geleitet wird, und in unselbständiger, „abhängiger“ Weise sein Ziel erreicht.

So sehr unser Vergleich auch hinken mag, so sehr er auch vielleicht auf eine mnemische Theorie oder auf die psychobiologische Richtung zugeschnitten erscheinen mag, so scheint er uns doch darin zu treffen, dass unter nicht normalen Verhältnissen die Abhängigkeit der Entwicklung deutlicher werden muss als unter den normalen. Die normale Zusammensetzung des Seewassers ist für die normale Entwicklung durchaus notwendig, aber dieser Faktor spielt die bescheidene Rolle einer Entwicklungsbedingung. Man ändert die chemische Zusammensetzung, und ein dem Koch-

salzgehalt ganz entsprechender Faktor wird hier im anormalen Geschehen die Ursache einer eklatanten Wirkung. Die Beachtung solcher Tatsachen scheint mir für das richtige Verständnis des Verhältnisses von Selbstgestaltung und abhängiger Differenzierung bei Ontogenese und Regeneration von großer Bedeutung.

Selbstverständlich kann uns diese Verteidigung einer Behauptung Roux' keineswegs veranlassen, mit den Präformisten weiter zu gehen, als es die Tatsachen notwendig machen. Wie bereits bemerkt, halten wir die Annahme einer Selbstdifferenzierung durch allmähliche Aufteilung der verschiedenen Erbanlagen bei fortwährend qualitativer Zellteilung für unzulässig. Dagegen spricht nicht nur die verschiedene Zahl von Teilungen, die bei gleicher Zellgröße der verschiedenen Größe der einzelnen Individuen zugrunde liegen muss (Argument von Roux cfr. 1907, S. 144—145), sondern vor allem die Komplikation der Nebemidioplasmahypothese. Die Ersatzdeterminanten der Teile eines Armquerschnittes müssten alle zueinander passen (1907, S. 152), und alle Querschnitte eines Regenwurmes oder einer *Hydra* müssten die Ersatzdeterminanten der allerverschiedensten Art enthalten (1907, S. 155 und 156). Bedenkt man ferner die fast völlige Totipotenz selbst kleiner Stücke von Planarien, so scheint es richtiger, alle Zellen mit dem gesamten Idoplasma ausgerüstet zu denken. Dabei fällt die durch keine Beobachtungen gestützte Annahme erbungleicher Kernteilung weg, und Ursachen, die die Regenerationsfähigkeiten (bei voller Erbausrüstung) hindern, sind in der Einwirkung spezieller Funktion der Gewebe ja auch dann in genügender Zahl und Bedeutung vorhanden.

Damit nehmen wir Abschied von der Prüfung der Gründe, die Rignano gegen die Präformation vorbringt. Wir glauben, dass unsere Betrachtung gelehrt hat, dass diese Gründe einer Zwischenhypothese gegenüber nicht stichhaltig sind.

Auch die Argumente, die Rignano gegen die strengen Epigenetiker vorbringt, verlieren ihre Beweiskraft, wenn man sich nicht auf die ausschließlich korrelative Abhängigkeit aller Differenzierung versteift; z. B. die halben Froschembryonen Roux' (1907, S. 121—124) und 1908, S. 247). Diese beweisen, dass die Entwicklung einer Körperhälfte in hohem Grade von der anderen unabhängig ist. Aber sie beweisen nicht die absolute Unabhängigkeit. Es bleiben nach dem Abtöten einer der ersten Furchungszellen die Dotterlagerung und die Abplattung an der Berührungsfläche erhalten, und solche auch nach der Tötung der einen Furchungszelle bleibenden Bedingungen sind der Grund dafür, dass sich nicht ein ganzer sondern nur ein Halbembryo entwickelt. Man mag diese Bedingungen als äußerliche, rein grobmechanische bezeichnen, aber sie sind immerhin vorhanden und zeigen, dass selbst die Differenzierung der linken und rechten Körperhälfte nicht ganz „unabhängiger“ Natur

sind. Und diese Abhängigkeit der einen Körperseite von der anderen würde um so deutlicher hervortreten, je mehr man die Gestaltung kleiner an der Medianebene liegender Teile ins Auge fasste.

Bekanntlich sind die Epigenetiker um eine Erklärung der Vorgänge bei „Mosaikern“ nicht verlegen gewesen. Es gibt eben kaum so strenge Formen der epigenetischen Hypothese, dass sie jede Selbstdifferenzierung leugneten. Wenn man sich unsere obigen Ausführungen darüber vergegenwärtigt, dass die Selbstgestaltung größerer Körperteile auf abhängiger Gestaltung seiner kleineren und besonders der kleinsten Elemente beruhen kann, wird die Verträglichkeit jener von Rignano angeführten Experimente Roux' mit einer Vermittlungshypothese ohne weiteres einleuchtend.

Noch deutlicher zeigt sich die Fruchtbarkeit solcher Erörterungen gegenüber einem anderen Beispiel Rignano's (1907, S. 124), das ebenfalls von Roux übernommen ist. Wenn man Tritonen alle vier Beine abschneidet, so findet trotzdem Regeneration statt. Also kann die Gestaltung der Organe der einen Seite nicht von Einflüssen der entsprechenden Teile der anderen Körperhälfte korrelativ beeinflusst worden sein. Das ist natürlich richtig; beweist aber doch nichts gegen die Bedeutung korrelativer Wirkungen anderer, weniger entfernter Teile des Organismus. Es ist im Grunde genommen immer dieselbe Betrachtung, die man auch den folgenden gegen die Epigenese angeführten Einwänden entgegenhalten kann.

Zitieren wir z. B. mit Rignano (1907, S. 125) folgende Worte Roux<sup>11)</sup>. „Wie sich diese (epigenetischen) Auffassungen O. Hertwig's mit den von mir beobachteten Anachronismen in der Entwicklung der Keimblätter oder gar mit dem Fehlen des unteren Blattes (*Anentoblastia*) bei wesentlich normaler Anlage der Teile der beiden anderen Blätter und mit der Bildung der halben Embryonen vertragen, kann wohl dem eigenen Urteil der Leser überlassen werden. Denn wenn so große Teile in der Entwicklung zurückbleiben oder gar fehlen können, ohne dass die andern Teile dadurch in ihrer Entwicklung gestört werden, so folgt mit Sicherheit, dass die Entwicklung dieser letzteren nicht an die Wechselwirkung mit den fehlenden Teilen gebunden ist, dass sie also nicht durch die Wechselwirkung aller Teile des Ganzen sich vollzieht.“ Wir unsererseits können es dem Leser überlassen, diese an und für sich treffenden Darlegungen in ihrem Verhältnis zu einer Zwischenhypothese zu beurteilen, zu einer Epigenese, die nicht eine Wechselwirkung aller Teile behauptet, sondern diese Wechselwirkung auf die Fälle beschränkt, in denen das Experiment sie wahrscheinlich macht, und in denen die nachbarliche Lage der Zellen und Gewebe

11) W. Roux, Über Mosaikarbeit u. s. w. Anat. Hefte S. 320. Gesammelte Abhandl. II, S. 859.

oder innere Sekretion und andere Mittel eine solche Wechselwirkung ermöglichen.

Das Auftreten von kopflosen oder fast nur aus einem Kopfe (Cephalidie) bestehenden Missbildungen bedarf keiner neuen Bemerkung (1907, S. 125 und 126). Von größerem Interesse ist dagegen eine Betrachtung der Doppelbildungen mit „doppelter Symmetrie der Organanlagen“ (Roux). Bei solchen Doppelbildungen können an der Vereinigungsebene bei jedem der Teile verschieden große Stücke fehlen, ohne dass die typische Differenzierung der übrigen Teile dadurch gehindert worden wäre. In dieser mittleren Symmetrieebene können aber ferner verhältnismäßig kleine Organe, wie z. B. Augen, zusammenstoßen und dabei kann eine Kornea oder Linse mit dem Umriss einer 8 auftreten, und das spricht in der Tat dafür, dass selbst solche Teile sich verhältnismäßig sehr selbstständig entwickeln. Aber auch damit ist die hohe Bedeutung korrelativer Differenzierungsprozesse nicht unwahrscheinlich gemacht; denn selbst wenn in den einzelnen Werkstätten des Organismus die Differenzierung in durchaus epigenetischer Weise entstände, so könnten jene einzelnen Betriebe im großen Werk des Organismus doch sehr selbstständig voneinander arbeiten.

Oben wurden bereits einige Regenerationserscheinungen am abgeschnittenen Kaulquappenschwanz bzw. bei Born's Verwachsungsversuchen von Amphibienlarven als Dokumente epigenetischer Differenzierung erwähnt. Die in Betracht kommenden Erscheinungen zeigten sich bei genauer Beobachtung der nach vorn an der Schnittfläche des abgetrennten Schwanzes auftretenden Neubildung und beim Studium des Verhaltens der Organe an den Verwachsungsstellen bei Born's Experimenten. Auffälliger aber sind bei diesen Versuchen die Tatsachen, die umgekehrt die Bedeutung der Selbstdifferenzierung erweisen. Nach Vulpian's und Born's Angaben fährt auch der abgetrennte Kaulquappenschwanz fort, sich in typischer Weise weiter zu differenzieren. Und ebenso wurden die an einen ganz fremden Ort transplantierten Teile (etwa ein Kopf) in ihrer normalen Weiterentwicklung nicht gestört. Rignano scheint daher im Recht zu sein, wenn er Born's Experimente sowohl mit der Präformations- wie mit der Epigenesistheorie in Widerspruch findet (cfr. 1907, S. 128—132 und 1908, S. 247). Aber sollte es nicht besser sein, die Sache so auszudrücken, dass diese Versuche teilweise der einen und zum anderen Teil der anderen Hypothese Recht geben? Wenn man Präformation und Epigenese als starre kontradiktorische Gegensätze ansieht, so wird in der Tat durch Born's Ergebnisse, die mit keinem dieser unnachgiebigen Gegensätze übereinstimmen, eine ganz neue dritte Hypothese gefordert. Aber gerade diese Versuche zeigen doch, dass trotz der Selbstdifferenzierung großer Teile an demselben Organismus korre-

lativ bedingte Bildungsprozesse stattfinden, und so können wir wohl behaupten, dass diese (wie ja auch manche andere) Erfahrungen nicht sowohl Präformation und Epigenese beseitigen, sondern vielmehr zu ihrer Vereinigung, zu einer Vermittlung drängen.

Endlich sollen die Präformisten nach Rignano den Epigenesisten entgegenhalten können (1907, S. 132—133), dass sie das Aufhören der Entwicklung nicht so gut erklären, wie es etwa die Annahme einer Verteilung der Determinanten vermag; diese Determinantenverteilung muss ja selbstverständlich einmal ihr Ende erreichen. Aber dem lässt sich entgegenhalten, dass das Ende der Entwicklung auf der anderen Seite auch kein so scharf bestimmtes Ereignis sei, wie es eine extreme Präformation glauben macht. Außerdem wird dieser Einwurf gegenüber einer Epigenese, die eine größere Zahl von determinierenden Elementen annimmt, die z. T. nacheinander aktiviert werden, hinfällig. Damit soll nicht bestritten werden, dass die vielfach vorgebrachte Erklärung der Beendigung der Ontogenese durch Herstellung eines Gleichgewichtes etwas unbestimmt ist. Weshalb, so fragt Rignano weiter, verharren denn die Organismen nicht auf ontogenetischen Stadien, die doch phylogenetische Gleichgewichtsstadien rekapitulieren? Aber auch der Epigenetiker kann demgegenüber erwidern, dass jene phylogenetischen Stadien doch auch, wenn auch langsam, sich umgewandelt haben, und dass der promptere Eintritt dieser Umwandlungen während der Ontogenese eben nur eine Folge der allgemeinen ontogenetischen Abkürzung und Beschleunigung sei. Darauf könnte Rignano fragen, wo denn jetzt die Ursachen für jene Umwandlungen lägen, die früher in funktionellen (z. T. äußeren) Ursachen gegeben waren? Wenn man nicht alle Umwandlungen auf innere Ursachen (die sich mit dem Bau in der Ontogenese wiederholen könnten) zurückführen will, so muss man in der Tat annehmen, dass jene äußeren Ursachen im Organismus in irgendeiner Weise reproduzierbar oder wenigstens nutzbar sind. Damit nähert man sich allerdings außerordentlich einer mnemischen Entwicklungstheorie, wenn auch nicht notwendig der Rignano'schen Form. Übrigens ändert sich für manche Epigenetiker (z. B. O. Hertwig) dieses Problem dadurch, dass sie die Richtigkeit des biogenetischen Gesetzes bestreiten. —

Unsere Betrachtung der von Rignano gegen Präformation und Epigenese vorgebrachten Gründe dürfte in der Ansicht bestätigen, dass diese entgegengesetzten entwicklungstheoretischen Ansichten einzeln, wenn sie „konsequent“ gefasst werden, zur Erklärung allerdings nicht hinreichen, dass jedoch die Tatsachen auf eine Vermittlungshypothese hinweisen und vor allem, dass eine solche Vermittlungshypothese von Rignano's Einwänden nicht getroffen wird, auch dann nicht, wenn sie keinen zentropigenetischen Charakter trägt.

### Homogene oder präformistische Keimsubstanz.

Auch dieser Gegensatz wird von Rignano in ähnlicher Weise behandelt, wie derjenige von Präformation und Epigenese. Freilich ist manches, was gegen präformistische Erbsubstanz gesagt werden kann, schon im vorhergehenden Abschnitt erwähnt worden; denn Rignano hatte nicht den reinen Gegensatz von Selbstdifferenzierung und abhängiger Gestaltung betrachtet, sondern gleich einen Evolutionismus mit präformistischen Keimen zur Kritik herangezogen (s. 1907, S. 120). Auch zwischen den Annahmen homogener Keimsubstanz und präformistischer Erbmasse sind, wie wir sahen, Zwischenformen möglich. Nun gilt es auch hier zu prüfen, ob die letzteren denselben Einwürfen ausgesetzt sind, die Rignano gegen die Extreme erheben kann.

Gegen die Hypothese präformistischer Keime lässt sich einwenden, dass es fast undenkbar sei, für alle Differenzen von Zellen im Organismus, für alle kleinsten erblich übertragbaren Eigentümlichkeiten einen besonderen Repräsentanten in den Geschlechtszellen annehmen. Schwieriger noch scheint es, sich eine Vorstellung davon zu machen, wie ein Instinkt im Keimplasma durch eine oder mehrere Determinanten vertreten sein soll (1907, S. 164). Mag man diese Schwierigkeiten für entscheidend halten oder nicht, jedenfalls bestehen sie für eine Zwischenhypothese, die weniger Determinanten annimmt und einen beträchtlichen Teil der Mannigfaltigkeit durch Epigenese erklärt, in geringerem Maße. Auch die Vererbung von Instinkten, die bestimmte komplizierte Reaktionsweisen des Organismus darstellen, wird bei der Mitwirkung epigenetischer Gestaltung vielleicht verständlicher.

Einer der schwerwiegendsten Gründe, die man gegen die Annahme präformistischer Keime vorbringen kann, ist der, dass man sich dieselben in festem Bau vorstellen müsse (1907, S. 166—167; 1908, S. 249—250). Wenigstens hält Weismann diese Annahme für unumgänglich, um die Vererbung der Zebrastrreifung, eines gesägten Blattrandes od. dgl. zu erklären. Schwarze und weiße Determinanten allein können nicht die regelmäßige Abwechslung erklären, und Sägepangene kann es nicht geben. Die Annahme einer bestimmten Orientierung der Determinanten zueinander macht aber insofern Schwierigkeiten, weil man sich schwer vorstellen kann, wie ein nach drei Dimensionen verschiedenes System (von Pangenen) sich in zwei gleiche Teile etwa in den Geschlechtszellen teilen soll. Jedenfalls muss man hier wieder mit Hilfsannahmen, wie „Affinität“ der einzelnen Elemente nachhelfen. Das ist — etwas grob ausgedrückt — ungefähr so vorzustellen, als wenn eine Dampfmaschine sich dadurch in zwei Tochtermaschinen teilen könnte, dass zunächst jeder Teil sich spaltete und dass alsdann durch

Affinität der Kolben in den neuen Zylinder spränge, sowie Stangen- und Räderwerk die richtige Lage annähmen.

Bleibt nun diese Schwierigkeit bei Anerkennung epigenetischer Bildung von Mannigfaltigkeit? Wir glauben, dass man dasjenige, was Weismann durch die bestimmte Anordnung der Determinanten erklären will, im Prinzip durch die verschiedenen Bedingungen, denen gleiche Pangene ausgesetzt sind, ersetzen kann. Im einzelnen freilich wird es außerordentliche Schwierigkeiten bieten, etwa die Lokalisation schwarzer Streifen auf der Haut auf regelmäßig abwechselnde, auslösende Bedingungen zurückzuführen. Aber mit jener Annahme ist doch auch im besten Falle nur eine Verschiebung der Schwierigkeit erreicht; denn damit versteckt man das Problem in die Zellteilung, die hier die rätselhafte Fähigkeit zu richtiger Verteilung der verschiedenen Eigentümlichkeiten besitzen muss.

Die Zwischenhypothese kann große Schwierigkeiten, die sich bei der erbgleichen Teilung der Geschlechtszellen, wie bei der erbungleichen der somatischen Zellen ergeben, dadurch umgehen, dass sie die Lokalisation der Verschiedenheiten nicht auf ein festes System der Determinantenordnung, sondern auf die sich während der Ontogenese ergebenden bestimmt verteilten Auslösungsreize zurückführt.

Die Tatsache, dass Weismann eine bestimmte Anordnung der Pangene gegenüber De Vries anzunehmen genötigt ist, scheint uns damit zusammenzuhängen, dass der erstgenannte Forscher die epigenetische Gestaltung möglichst ausschließt, der letztgenannte ihr große Bedeutung zuschreibt. —

---

Wie Rignano's Einwände gegen präformistische Keime nur die extremen Formen der Theorie treffen, so besitzen auch seine Gründe gegen die Hypothese nichtpräformistischer Keimsubstanz nur für die Annahme völliger Homogenität der Erbmasse volle Beweiskraft. Der wirklich zwingende Grund, der gegen die homogene Natur der Erbsubstanz angeführt werden kann, liegt in der Tatsache der „particulate inheritance“. Kleinste Teile des Körpers, ein Grübchen im Kinn oder in der Wange, ein Muttermal u. s. w. können unabhängig variieren und vererbt werden. Bei einem Kind, das im allgemeinen ganz dem Vater gleicht, kann doch allein das Ohrläppchen, das dicke Lid des Auges und Ähnliches ganz an die Mutter erinnern. Galton und Weismann sind im Recht, wenn sie darin triftige Gründe für eine besondere Repräsentation auch so unbedeutender Eigentümlichkeiten in der Erbsubstanz sehen. Indessen muss auf der anderen Seite hervorgehoben werden, dass die gesonderte Vererbbarkeit so geringfügiger Merkmale vielfach

übertrieben wird. Oft wird in solchen Fällen eine bestimmte Wachstumstendenz od. dgl. vererbt und diese oder eine ähnliche allgemeinere Eigentümlichkeit treten in einem scheinbar selbständigen Merkmal nur besonders deutlich in Erscheinung. So wird sich z. B. nicht mancher Forscher veranlasst sehen, besondere Determinanten eines Doppelkinnes oder einer Falte am Munde anzunehmen. Solche auffallende scharf charakterisierte Eigentümlichkeiten sind, wie leicht ersichtlich, die Folge von allgemeinen Gewebeeigenschaften, von Neigung zu subkutaner Fettbildung oder von Lagebeziehungen verschiedener Teile. Wenn man z. B. menschliche Gesichter daraufhin betrachtet, so wird man finden, dass dieselben nicht aus bunt zusammengewürfelten Augen-, Nasen-, Mundformen bestehen, sondern dass sich fast immer ein gewisses Zueinanderpassen, eine gegenseitige Bedingtheit der Teile zu erkennen gibt. Bei einer Stumpfnase ist häufig auch die Mitte der Oberlippe nach oben gezogen. Die Nasenmundwinkelfalte bietet ein anderes keiner weiteren Ausführung bedürftiges Beispiel für solche Beziehungen. Wenn man in die Mannigfaltigkeit und Feinheit solcher Beziehungen genügenden Einblick hätte, so würde, glaube ich, auch das Beispiel des Grübchens im Kinn für eine gemäßigte Epigenese nicht mehr unerklärbar bleiben.

Man wird mir entgegenhalten, dass auch ein einfacher etwa weißer Fleck des Pelzes, eine warzenartige Stelle der Haut vererbbar wären. Nun ist ja wiederum zunächst ohne weiteres zuzugeben, dass ein ausgesprochener Präformismus solche Tatsachen in nächstliegender Weise erklärt. Aber andererseits ist auch hier zu beachten, dass die Vererbung solcher Eigentümlichkeiten gewöhnlich keine scharfe ist. Ein weißer Fleck auf dem Kopf einer Hauskatze mag sich auf ein Junges übertragen, aber er pflegt etwas kleiner oder größer zu sein und etwas anders zu liegen. Man kann von Vater oder Mutter Warzen ähnliche Bildungen erben, aber dann wird der Ort, an dem solche Gebilde sitzen, meist nicht genau derselbe sein. Was sich also vererbt hat, ist nicht eine Warzendeterminante, die am Ende der Ontogenese durch erbungleiche Zellteilung an die Körperstelle befördert wird, die ihr nach der festen Anordnung der Determinanten zukommt, sondern es ist die Fähigkeit der Zellen vererbt worden, unter ganz bestimmten Bedingungen in der Haut besondere Wucherungen (resp. weiße Haare zu bilden u. s. w.). Meist sind diese Bedingungen bei den Nachkommen an etwas anderer Stelle erfüllt, zuweilen bietet aber auch dort nur derselbe Ort die notwendigen gleichen Bedingungen. Das letztere ist besonders dann der Fall, wenn es sich um einen lebenswichtigen altvererbten Archarakter handelt.

Wir haben hier Fragen berührt, die in der Tat zu den schwierigsten Problemen der Epigenese gehören. Warum, so kann

man fragen, hören die Haare so plötzlich auf der Stirne auf. Es ist schwer verständlich, dass sich in der Kopfhaut die Bedingungen der Haarbildung so plötzlich ändern sollen. Aber auch wenn das nicht der Fall wäre, bliebe die Möglichkeit, dass jene Wachstumsreize und -bedingungen erst von einer bestimmten Stärke ab in-stande wären, der Haarbildung — und dann auch gleich vollständig — zu genügen. In solchen Fällen ist die präformistische Erklärung mit ihrer Determinantenverteilung ja ohne Zweifel einfacher; aber es ist doch die Frage, ob die epigenetische Theorie in ihrer Unbestimmtheit den vielgestaltigen Verhältnissen im Grunde nicht besser entspricht als jenes Schema. Dass z. B. die scharfe Lokalisation des Haarwuchses die Folge vorhandener oder fehlender Bedingungen sein kann, lehren doch einige Formen der Kahlheit, bei denen die Grenze des Haares eine außerordentlich scharfe ist. Das Beispiel zeigt aber, dass viele für die Differenzierung hochwichtige Verhältnisse und Verschiedenheiten tatsächlich vorhanden sind, ohne sich durch sofort auffallende morphologische Unterschiede zu manifestieren.

Wir wollen nicht weiter in das Lokalisationsproblem eindringen; denn unsere Betrachtung dürfte bereits deutlich gemacht haben, dass hier trotz der scheinbaren Überlegenheit des Präformismus kein Grund gefunden werden kann, der uns einer extremen Form dieser Theorie unbedingt in die Arme führen müsste.

Wenn wir daher einer allzu weitgehenden Präformation nicht zustimmen können, und vor allem die Gründe, die für eine feste Ordnung der Determinanten und für ihre Verteilung im Laufe der Ontogenese sprechen, nicht als zwingend anerkennen, so können wir doch die Epigenese nicht mehr in Schutz nehmen, wenn sie so weit geht, nur eine einzige homogene Masse als Erbsubstanz anzunehmen. Denn wenn lediglich eine einzige Substanz, wenn auch noch so komplizierter Natur, in den Geschlechtszellen vorhanden wäre, so wäre der komplizierte Mechanismus der Kernteilung völlig unverständlich. Dieser Mechanismus weist darauf hin, dass es sich nicht um die quantitativ gleiche Teilung einer homogenen Masse handelt, sondern um die genau halbierende Teilung einer großen Anzahl verschiedenartiger Elemente, die deshalb perlschnurartig auf einen Faden aufgereiht werden, damit keines bei der Teilung ganz in die eine oder andere Tochterzelle gelangt. Wenn die Substanz der Chromosomenteile gleichartig wäre, so würde eine Querteilung eines in die Länge gestreckten Kernes — ähnlich wie bei der amitotischen Teilung — völlig zur Halbierung hinreichen.

Mag es auch überflüssig sein, „Grübchen“determinanten od. dgl. anzunehmen, so ist es doch im höchsten Maße wahrscheinlich, dass etwa de Vries' Argumente für eine besondere Repräsentation von Blütenfärbung, von vielen physiologischen und chemisch-physio-

logischen Fähigkeiten, der Organismen zu recht bestehen. Wir leugnen eine direkte, reine Präformation von Gestalt, halten aber eine selbständige Repräsentation von Faktoren, die (unter Mitwirkung der epigenetischen Bedingungen und Auslösungsursachen) auch die morphologischen Eigentümlichkeiten bestimmen, für sehr wahrscheinlich. Die Anhänger einer homogenen Keimsubstanz mögen uns einwerfen, dass der hochkomplizierte Bau der lebenden Eiweißkörper die Vorstellung möglich mache, dass alle die tausend Reaktionsmöglichkeiten, deren Annahme die Epigenese erfordert, in einer Substanz mit ihren verschiedenen chemischen Gruppen bezw. Seitenketten lägen. Ferner könnten diese Gruppen sich ändern und sich ersetzen, ohne dass das Ganze in seinem typischen Bau dadurch wesentlich beeinflusst würde. Dieser Gedanke ist gewiss beherzenswert, und er mag davor warnen, die Zahl der repräsentativen Elemente ins Ungemessene zu steigern; aber näherliegender und wahrscheinlicher ist — schon wegen der angeführten Gründe, die aus der Kernteilung sich ergeben —, dass an Stelle der vielen Gruppen einer physiologischen Einheit, eines Lebensmoleküles, viele relativ selbständige verschiedene Elemente vorhanden sind.

Man gestatte mir auch hier wieder einen Vergleich, der freilich, wie alle solche Vergleiche (in bezug auf die ungemein feinen Lebelemente), die Verhältnisse etwas vergrößert. Bei der Fortpflanzung von grünen Algen, von Flagellaten u. s. w. wird neben dem Kern und Plasma mit letzterem auch immer ein Quantum Chlorophyllkörner übertragen. Bei den höheren grünen Pflanzen sind es farblose Chromatophoren, die von Zelle zu Zelle bei der Teilung weitergegeben werden und sich dann noch weiter in Chloroplasten, Chromoplasten und Leukoplasten differenzieren können. Die Fähigkeiten dieser Chromatophoren werden also unabhängig vom Kern übertragen und von Zelle zu Zelle, von Organismus zu Organismus vererbt. Ich möchte annehmen, dass die erblichen Anlagen im Kern in ähnlicher Weise selbständig voneinander sind und wirken, wie die Chromatophoren selbständig in bezug auf den Kern sind. Wie diese Chromatophoren je nach verschiedenen Reizen in den Blättern im Licht zu Chlorophyllkörnern, in den Blüten zu Chromoplasten, in den Reservestoffbehältern zu Stärkebildnern werden können, so werden auch jene Erbsubstanzen im Kern eine Reihe bestimmter Reaktionsmöglichkeiten haben (die bei den einzelnen verschieden sind), und diese Reaktionsmöglichkeiten befähigen dann die Teilchen bei gegebenen Auslösungsreizen, wie sie normalerweise die Ontogenese bietet, das zu bilden, was sie „vererben“. Die Elemente der Erbsubstanz sind demnach keine völlig selbstfertigen Repräsentanten, sondern richtiger gesagt potentielle Elemente, um einen Ausdruck, den Rignano in etwas anderem Sinne gebraucht, hier zu übernehmen. —

Nun müssen wir noch einen Punkt hervorheben. Rignano findet nämlich, dass der Einwand, die Epigenesisten könnten die „particulate inheritance“ nicht erklären, sich mit Recht nicht nur gegen die Hypothese einer homogenen Keimsubstanz erheben ließe, sondern ebenso gegenüber der Annahme einer Keimsubstanz, „die zwar verschiedenartig wäre, bei der aber jeder ihrer Bestandteile gleich vom ersten Augenblick der Entwicklung an in Wirksamkeit treten würde“ (1907, S. 163; s. auch 1908, S. 249). Bei solchen Voraussetzungen, bei einem Evolutionismus mit chemischer Vererbungstheorie, wäre es schwer verständlich, warum bei dem gleichzeitigen Wirken und Inkrafttreten der verschiedenen Stoffe, trotzdem so auffallend lokalisierte Verschiedenheiten auftreten sollten, von deren gesonderter Variabilität und Erbbarkeit die particulate inheritance berichtet. Aber eine Zwischenhypothese, wie wir sie uns denken, ist doch weit entfernt eine sofort einsetzende Tätigkeit aller Erbstoffe vorauszusetzen. So wie die farblosen Chromatophoren nur im Licht zu Chloroplasten, nur etwa in den Blumenkronenblättern zu Chromoplasten werden, so könnten auch die potentiellen Elemente der Keimsubstanz erst dann und nur dort aktiviert werden und in die morphogenetischen Prozesse eingreifen, wenn im Lauf der Ontogenese an den dazu bestimmten Orten die notwendigen auslösenden Reize und Bedingungen erfüllt sind. Diese auslösenden Reize mögen in bezug auf die Zelle äußere oder innere sein. Innere zelluläre Reize können hier insofern mit angenommen werden, als in der Tätigkeit eines Elementes oft die Aktivierungsursache eines anderen gegeben sein wird.

Rignano untersucht nun, „ob eine verschiedenartige Keimsubstanz ohne präformistische Keime, deren Bestandteile nicht gleich vom ersten Augenblick der Entwicklung an in Wirksamkeit treten, sondern vielmehr sich einzeln, der Reihe nach, von Anfang bis Ende der Entwicklung betätigen, geeignet ist, die von uns gesuchte passende Erklärung für die particulate inheritance abzugeben“ (1907, S. 168). Nun nimmt zwar Rignano sofort folgende Voraussetzung auf: „die verschiedenen nacheinander in Wirksamkeit tretenden Anlagen der Keimsubstanz befinden sich alle in einer bestimmten Zone des Organismus, von wo sie ihre gestaltende Wirkung ausstrahlen“, und „so werden offenbar die einzelnen Punkte des Soma gleichzeitig die bestimmende Wirkung der väterlichen und der mütterlichen Keimanlage erfahren müssen“ (1907, S. 169). Diese Voraussetzung erscheint uns aber keineswegs unumgänglich notwendig zu sein. Das Vorhandensein der väterlichen und mütterlichen Anlagen in allen Kernen tut im wesentlichen dieselben Dienste. Auch bei dieser Voraussetzung kann je nach der Natur des auslösenden Reizes eine gleichmäßige Aktivierung der väterlichen und mütterlichen Anlagen und damit ein Misch-

charakter oder aber eine Bevorzugung eines der Charaktere und damit eine Vererbung des einen Charakters in voller Reinheit auftreten. So ist auch allgemein die Erklärung der „particulate inheritance“ unabhängig von der zentroepigenetischen Hypothese; denn trotz der Allgegenwart aller Elemente im ganzen Organismus kann sich durch die speziellen Bedingungen eines Ortes dort allein eine Aktivierung bestimmter Anlagen vollziehen (Blütenfarbe), oder sich durch Zusammenwirken unauffälliger Wachstumstendenzen (od. dgl.) eine scharf lokalisierte Wirkung ergeben (z. B. Gesichtsfalten etc.).

So gelangen wir denn auf Grund unserer Vermittlungsannahme zu demselben Schluss wie Rignano auf Grund einer Zentroepigenese; wir können mit ihm zusammenfassend sagen: „Wir glauben somit, als Endergebnis behaupten zu dürfen, dass die Hypothese einer verschiedenartigen Keimsubstanz, deren Anlagen nicht gleich alle bei Beginn der Entwicklung in Wirksamkeit treten, sondern sich vielmehr einzeln nacheinander im ganzen Laufe der Entwicklung betätigen, die Erscheinungen, zu deren Erklärung allein die präformistischen Keime erdacht wurden, nicht minder befriedigend erklärt, und zugleich keinem der triftigen Gründe ausgesetzt ist, welche die Haltlosigkeit der präformistischen Keime mit Sicherheit dartun“ (1907, S. 172).

Auch das Dilemma: präformistische Keime oder homogene Erbmasse zwingt uns somit nicht zur Annahme einer Zentroepigenese, sondern lediglich zu einer Vermittlungshypothese.

### **Erbgleiche Kernteilung und Kernsomatisierung.**

Rignano bemüht sich zu zeigen, dass auch in diesem Gegensatz kein Dilemma vorliegt. Man kann die erbgleiche Kernteilung mit den Epigenesisten annehmen ohne die Kernsomatisierung verwerfen zu müssen. Freilich soll auch hier nach dem genannten Forscher nur die zentroepigenetische Hypothese jenen Ausweg bieten. Das ist es aber, was hier zu prüfen ist.

Rignano ist davon überzeugt, dass alle mitotischen Kernteilungen erbgleiche Hälften ergeben. In Weismann's Präformismus ist aber die qualitative erbungleiche Teilung gleichzeitig die Ursache für die fortschreitende Differenzierung und für die Somatisierung der Kerne. Wenn man also die erbungleiche Kernteilung verwirft und trotzdem die Gründe, die für Kernsomatisierung sprechen, für entscheidend hält, so muss man sich nach einer neuen Ursache der Kernsomatisierung umsehen.

Diese neue Erklärung liefert die Zentroepigenese. Durch die mannigfaltigen, im Laufe der Ontogenese von der Zentralzone ausgehenden spezifischen nervösen Ströme (1907, S. 18) und später durch die wesensähnlichen funktionellen Reize des ausgebildeten Zustandes werden in den einzelnen Kernen verschiedene potentielle

Elemente abgesetzt und ihre speziellen Funktionen bestimmt. Zunächst halten sich neben den neuen spezialisierenden Elementen noch alle anderen, und in dieser Periode würden jene Zellen unter veränderten, geeigneten Bedingungen noch imstande sein, einen ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen (1907, S. 94, 319; 1908, S. 253). Mit der Zeit aber verschwinden durch die erbgleiche Zellteilung mitgegebene potentielle Elemente aus Nahrungsmangel; sie werden verdrängt durch die immer zahlreicher werdenden Elemente, die die spezielle Funktion bedingen (1907, S. 18, 28, 95 und 96). Indessen können auch auf diese Weise vollständig somatisierte Kerne, wenn es die Notlage erfordert, unter den veränderten Bedingungen von neuem mit anderen histogenen Elementen versorgt werden. So soll es sich beispielsweise erklären, dass die ganz spezialisierten, pigmentierten Iriszellen der Tritonen noch die Linse neu bilden können (1907, S. 99 und 100).

Drängen nun die Tatsachen in der Tat zu diesem merkwürdigen Ausweg? Keineswegs! Präformistische Theorien, die die Abhängigkeit der Differenzierung vernachlässigen, müssen die Ursachen für die spezielle Funktion eines Gewebes natürlich in der Sondernatur seiner Oberleitung, seines Idioplasmas suchen. Aber man kann auch den ersten Grund der speziellen Funktion in den besonderen Verhältnissen erblicken. Rignano behält von der präformistischen Erklärung der Kernsomatisierung das Primat der Idioplasmaänderung bei und lässt durch nervöse Ströme von seiten der Zentralzone erst eine spezifische Kernänderung eintreten. Uns will es wahrscheinlicher dünken, dass eine Zellgruppe durch die Reize und Bedingungen ihre Lage zu einer spezifischen Funktion veranlasst wird, und dass nun diese Funktion, wenn sie von genügender Intensität und Dauer ist, auch die Kernsubstanz einseitig macht, weil immer nur einige oder eins ihrer Elemente und dies im Übermaß zur Betätigung gezwungen ist. Möglich, dass dieses Element wächst und die anderen verdrängt oder wenigstens zurückdrängt. Wir belassen es bei der Feststellung der Möglichkeit, dass einseitige Funktion eine mit der Totalität der Erbanlagen ausgerüstete Zelle ebenso spezialisieren kann, wie ein spezieller Beruf einen zunächst für alles Mögliche geeigneten Menschen in eine alsdann allein beherrschte Richtung drängt. Erklären sich in dieser Weise die Tatsachen, die eine Kernsomatisierung wahrscheinlich machen, nicht ebenso gut? Im Grunde genommen ist ja auch Rignano's Erklärung eine ganz ähnliche, auch er muss die nervösen Ströme, die mit den funktionellen Reizen identisch sind, als Hauptgrund der Somatisierung anführen. Dazu kommen bei seiner Theorie allerdings vor Erreichung des ausgebildeten Zustandes die nervösen Ströme der Zentralzone. Doch sollen auch die von diesen Strömen abgesetzten Elemente wie alle anderen später durch die

fenigen, die der definitiven Funktion entsprechen, verdrängt werden (cfr. 1907, S. 95).

Beachtet man lediglich die Wirkung der einseitigen Funktion, so findet das Hauptargument für die Kernsomatisierung — nämlich die Abnahme der Regenerationsfähigkeit mit dem Alter (cfr. 1907, S. 99) — eine völlig hinreichende Erklärung. Die Verschiedenheit der Kernstruktur (1908, S. 252) in verschiedenen Geweben erklärt sich auf diesem Wege ebenfalls in befriedigender Weise. Auch ist diese Verschiedenheit gar nicht so groß, wie es Weismann's Vorstellung über die Kernsomatisierung, wie auch Rignano's Meinung, erwarten lassen. Betrachtet man die zahllosen und wirklich beträchtlichen Verschiedenheiten, die der Zelleib in den verschiedenen Geweben aufweist, so kann einem vorurteilsfreien Beobachter an der Kernstruktur nur deren relative Konstanz auffallen. Dementsprechend scheint mir auch Weismann's Argumentation zu schroff. Weismann folgert: „Das Chromatin ist imstande, der Zelle, in deren Kern es liegt, einen spezifischen Charakter aufzudrücken. Da nun die Tausende von Zellen, welche den Organismus zusammensetzen, einen sehr verschiedenen Charakter besitzen, so kann das Chromatin, welches sie beherrscht, nicht das gleiche, es muss vielmehr in jeder Art von Zellen ein verschiedenes sein“<sup>12)</sup>. Wir würden statt dessen sagen: die Mannigfaltigkeiten in Bau und Funktion der Zellen eines Organismus weisen darauf hin, dass die Kerne dieser Zellen in verschiedener Weise funktionieren, wenigstens wenn man — wozu Grund vorhanden ist — annimmt, dass der Kern die Lebensvorgänge und Gestaltungsprozesse der Zelle beherrscht. Die Ursache der verschiedenen Funktion der Kerne werden die verschiedenen Bedingungen sein, denen sie ausgesetzt sind. In diesem Gewebe werden diese, in jenem andere Fähigkeiten der Kerne aktiviert werden. Die andauernd einseitige Funktion kann dann eine Änderung in den Kernen selbst hervorrufen. Für die Größe der Änderung gibt es zwei Stufen. Entweder ist die Änderung eine so starke, dass auch das Aufhören der Funktion eine Wiederherstellung der ursprünglichen Leistungsfähigkeit der Kerne nicht herbeiführt, oder aber die Änderung schwindet beim Wegfall der spezialisierenden Funktion einigermaßen. Das letztere muss in gut regenerationsfähigen Geweben der Fall sein. Die durch die Verletzung eintretende Unterbrechung der Funktion ist daher eine der wesentlichen auslösenden Ursachen der Regeneration.

Auch hier liegt es nahe, einen Vergleich zu ziehen. Dauernde Arbeitslosigkeit wird einen alten, im speziellen Handwerk stumpfsinnig gewordenen Arbeiter völlig hilflos machen; während jüngere

---

12) A. Weismann, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena, Gust. Fischer, 1892.

oder elastischere Naturen dadurch veranlasst werden, sich ihrer anderen noch gebliebenen Fähigkeiten zu erinnern und zu bedienen.

Es mag nach unseren Darlegungen dem Leser überlassen bleiben, zu beurteilen, ob Rignano im Recht war, wenn er behauptete (1907, S. 132): „Doch die Präformisten können den Epigenesisten gegenüber noch einen fundamentalen Einwand erheben, auf den letztere bisher vergebens nach einer Antwort suchten, nämlich dass die Epigenese den Verzicht auf die Kernsomatisierung erfordert. Denn diese beiden Hypothesen vertragen sich durchaus nicht miteinander. Daraus folgt, dass jede Tatsache oder jeder Grund, der für die Kernsomatisierung spricht, zugleich einen Beweis gegen die Epigenese abgibt. Wie wir aber im vorigen Kapitel gesehen, zwingt uns eine ganze Reihe von Tatsachen und Gründen, deren Wiederholung hier überflüssig wäre, gerade die Kernsomatisierung als eine unbestreitbare Wahrheit anzusehen.“

Unsere Ausführungen dürften uns auch gestatten, den Ausspruch Rignano's zurückzuweisen (1907, S. 103): „Hat man aber einmal gleiche Kernteilung und allmähliche Kernsomatisierung durch einen Vorgang epigenetischer Natur zugestanden, so folgt daraus mit Notwendigkeit die Hypothese einer Zentroepigenese. Denn wenn sich die Kerne in den Zellen der verschiedenen Körpergewebe zuletzt vollständig somatisieren, so steht es doch fest, dass ein bestimmter Teil der den Organismus bildenden Kerne sich nicht somatisiert, nämlich derjenige Teil, dessen Aufgabe es ist, den Fortpflanzungszellen die Keimsubstanz zu liefern. Und somatisieren sich die ersten Kerne durch einen Vorgang epigenetischer Natur, so muss dieser Vorgang, obwohl er den Gesamtorganismus umfasst, doch die anderen Kerne unverändert lassen. Dies wird aber nur dann möglich sein, wenn dieser Vorgang von Wirkungen abhängig ist, die von der Zone der Keimkerne ausgehen und deren Betätigung seitens dieser letzteren in einer Weise geschieht, dass die betreffende Keimsubstanz dadurch nicht verändert wird.“

Jene Integrität der Keimkerne kann ebensogut dadurch gewahrt werden, dass sie niemals intensiven Funktionseinflüssen mit Dauerwirkung ausgesetzt sind. Es ist daher durchaus unrichtig, wenn Rignano fortfährt: „Die Kontinuität der Keimsubstanz, die Spezifität der Kerne und die epigenetische Natur des Gestaltungsvorganges der Organismen, diese drei Begriffe, die einzeln, jeder für sich, bei der Mehrzahl der Biologen Beifall finden, schließen also, wenn sie gleichzeitig vorhanden sind, den Begriff der Zentroepigenese ein.“

**Prüfung der nach Rignano auf das Vorhandensein einer Zentralzone hinweisenden Momente.**

Rignano hat den Gegensätzen von Präformation und Epigenese, von präformistischen Keimen und homogener Erbsubstanz,

von erbgleicher Kernteilung und Kernsomatisierung eine ausführliche Besprechung gewidmet, um die Unzulänglichkeit jener entgegengesetzten Annahmen darzutun, und um eine Hypothese als einzige Rettung aus diesen Dilemmata hinzustellen. Wir kamen bei unserer Prüfung dieser Fragen zu dem Ergebnis, dass in der Tat eine Vermittlung zwischen diesen Gegensätzen geboten sei, dass aber solche Vermittlungshypothesen ohne jeden zentroepigenetischen Charakter diesen Zweck mindestens ebensogut erfüllten, wie Rignano's Annahmen. Das Bestreben, jene unrichtigen Extreme zu vermeiden, liefert also — entgegen Rignano's Meinung — keinen entscheidenden Grund zur Annahme einer zentroepigenetischen Entwicklungstheorie.

Nachdem wir diese Basis der Zentroepigenese als ungenügend befunden haben, müssen wir nun untersuchen, ob denn andere Erscheinungen vorhanden sind, die auf das Wirken einer Zentralzone hinweisen. Mit anderen Worten: als Vermittlungsausweg bedürfen wir der Hypothese Rignano's nicht; aber es könnten vielleicht andere Gründe vorhanden sein, die uns nötigten, neben anderen geraderen Wegen, gerade diesen zu wählen.

Wenn man jedoch die Gründe durchgeht, die Rignano in dem Abschnitt seines Buches: „Erscheinungen, die auf das Vorhandensein einer Zentralzone der Entwicklung hindeuten“ (1907, S. 61—86), vorbringt, so wird man darin kaum etwas entscheidendes finden. Geben wir kurz den Grundgedanken. Die hohe Bedeutung des Kernes für die morphogenen Prozesse der Protozoen, besonders der Infusorien ist erwiesen. Man kann den Kern daher — wenn man das nicht für überflüssig hält — als die Zentralzone des Protozoenkörpers bezeichnen. Diese Zentralzone kann ihre morphogene Wirkung bekanntlich durch einen dünnen Plasmafaden hindurch äußern.

Der Metazoenkörper ist nach neueren Auffassungen (besonders Sedgwick's, Whitmann's u. a.) mehr als Syncytium denn als ein Aggregat abgeschlossener einzelner Zellen anzusehen. Zellbrücken, Plasmodesmen, vermitteln den Zusammenhang der zahlreichen Zellen und Gewebe. Damit erhebt sich die Vermutung, ob vielleicht im Metazoenkörper ein ähnlicher das Ganze leitender Teil vorhanden sei, wie im Protozoenkörper. Früher hat man jede Metazoenzelle mit einem Protozoon verglichen; wenn man es jetzt für richtiger hält, den ganzen durch Zellbrücken vereinheitlichten Metazoenkörper mit einem Einzeller zu vergleichen, so muss man ein Analogon zum Kern des Protozoons suchen. Und das wäre dann die Zentralzone, die nun durch die Zellbrücken hindurch ihre Wirkungen in derselben Weise äußern soll, wie der Kern einer einzelnen Zelle seinen morphogenen (etwa zellhautbildenden) Einfluss durch einen dünnen Plasmafaden betätigen kann. Von Vor-

kommen, Anordnung und Größe der Zellbrücken hängt natürlich die Verteilung jener Wirkungen, der „nervösen Ströme“ im Organismus ab, und schon allein dadurch sollen sich eine Reihe von Erscheinungen leicht erklären lassen.

Das Hochbedeutsame und Beachtenswerte an diesem Gedanken wollen wir durchaus nicht bestreiten. Wir werden unten noch einmal darauf zurückkommen. Wir bezweifeln aber, ob sich die Analogie in der von Rignano präzisierten Weise durchführen lässt. Da werden z. B. H. D. King's Beobachtungen<sup>13)</sup> über Regeneration von Seesternarmen angeführt (1907, S. 69). Abgetrennte Seesternarme leben noch etwa 14 Tage, vermögen aber das ganze Tier nicht zu regenerieren. Dagegen findet Regeneration statt, wenn ein größerer Teil der Scheibe (zuweilen genügt  $\frac{1}{5}$ ) am Arme bleibt. Die Scheibe oder eins ihrer Organe ist also hier notwendige Bedingung der Regeneration, genau so wie der Kern bei Protozoen. Nur fragt sich unserer Ansicht nach, ob der notwendige Teil der Scheibe hier in wesensgleicher Weise durch „nervöse Ströme“ seine Wirkung äußert. Könnte in diesem Falle die notwendige Bedingung nicht in größeren Faktoren bestehen? Jedenfalls steht soviel fest, dass Teile der Scheibe das Ganze auch aus dem einfachen Grunde leichter regenerieren könnten, weil sie dem zu regenerierenden Teil ähnlicher sind. Ein Teil der Scheibe enthält Teile des Ringkanals, des Nervenringes, der ringförmigen Blutlunne, der oralen Sinus- und der aboralen ringförmig angeordneten Organe. Dass ein solcher Teil allein imstande ist, eine ganze Scheibe und weiterhin das ganze Tier zu regenerieren, kann uns somit auch ohne Annahme einer zentropigenetischen Hypothese nicht wundernehmen. Ferner soll die Tatsache, dass der Durchmesser des Regenerates bei Regeneration eines Armes viel kleiner ist, als derjenige des Stummels, an den sich dasselbe ansetzt, zeigen, dass der die Regeneration leitende Einfluss nicht von dem Querschnitt herkommt, sondern von der Zentralzone herrührt. Aber auch diese Tatsache ist auf andere Weise leicht erklärlich. Um es verständlich zu finden, dass die regenerierte Armspitze zuerst nur an einem zentralen Teil der Wundfläche ansitzt und der dicke Stummel plötzlich in das schmale Regenerat übergeht, braucht man nur zu bedenken, dass die wichtigsten radiären Organe des Armes, der radiale Wassergefäßkanal, das Nervenband der Epineuralspalte, das tieferliegende Nervensystem, das radiale Blutgefäß und die Pseudohämalkanäle (Sinus) dicht zusammengedrängt liegen, und dass es auf diese wichtigsten Teile bei der Regeneration wohl zunächst ankommt!

Endlich wird zu demselben Zweck die von King festgestellte Tatsache angeführt, dass die Regeneration um so lebhafter ist, je

13) Helen Dean King, Regeneration in *Asterias vulgaris*. Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 7, 1898.

näher der Arm an der Scheibe abgetrennt wurde. Schneidet man einem Seestern (*Asterias*) alle fünf Arme in verschiedener Entfernung von der Scheibe ab, so zeigt sich, dass am meisten verkürzte Arme in derselben Zeit am meisten regenerieren. Freilich sind die nur wenig verstümmelten Arme wegen der geringen Größe des neuzubildenden Stückes trotzdem früher fertig. Man könnte hier daran denken, dass die Zunahme der Regenerationsgeschwindigkeit nach der Armbasis zu eine zweckmäßige durch Naturzüchtung hervorgerufene Eigentümlichkeit sei. Bei Verletzungen pflegen diese Tiere die Arme nahe dem Ansatz an die Scheibe abzuwerfen, und es wäre nicht unmöglich, dass die überall vorhandene Regenerationsfähigkeit an dieser Stelle gesteigert worden ist. Ich weiß sehr wohl, dass man gegen diese selektionistische Erklärung mancherlei einwenden kann, aber Rignano's Annahme, dass die Entfernung von der Zentralzone hier die Abnahme der Regenerationsgeschwindigkeit nach der Spitze der Arme zu bedinge, ist doch eben auch nur eine Annahme.

Wenn schon dieses Beispiel, dass eine oberflächliche Analogie zu den angedeuteten Vorgängen bei Protozoen darbietet, durchaus keinen Beweis für die Existenz einer Zentralzone gibt, wenn es sogar leicht ist, einige jener Regenerationserscheinungen bei *Asterias* in anderer näherliegender Weise zu erklären, so kann man von den übrigen Tatsachen, die Rignano für das Vorhandensein einer Zentralzone anführt (1907, S. 70—78), wohl sagen, dass sie nichts beweisen. Rignano behauptet zwar: „Andererseits geht das Vorhandensein dieser gestaltenden Zentralzone fast mit Notwendigkeit aus Roux' schon früher erwähnten Versuchen über die Bildung halber Froschembryonen hervor“ (l. c., S. 70). In Wirklichkeit aber sprechen diese Erscheinungen wie auch die kopflosen oder andere Halb-, Doppel- und Missbildungen, die Anachronismen der Entwicklung u. s. w. nur dann für eine Zentroepigenese mit ziemlich „unabhängigen Korrelationsnetzen“ (S. 74), wenn die zentroepigenetische Annahme schon zugegeben ist. Die ganzen Erörterungen Rignano's in dem angegebenen Abschnitt zeigen höchstens, dass die Zentroepigenese auch mit jenen Erscheinungen wie mit den Deformations- und Quetschungsexperimenten an jungen Embryonen und mit den Eigentümlichkeiten der Mosaik Eier in Einklang gebracht werden kann. Aber wir suchten Erscheinungen, die lediglich durch die Zentroepigenese erklärt werden können. Wenn daher Rignano meint, alle diese Erscheinungen bestätigten „teils direkt, teils indirekt, die Hypothese von der Zentroepigenese mit sich abzweigenden selbständigen Korrelationsnetzen“ (S. 78), so kann das nur in dem Sinne anerkannt werden, dass eine Hypothese in den Erscheinungen, mit denen sie im Einklang steht, auch Bestätigungen sehen kann; aber es gibt andere Hypothesen, die

mit denselben Tatsachen in Einklang stehen, und daher ist die Forderung aufzustellen, dass weitere, eine wirkliche Entscheidung gebende Erscheinungen angeführt werden.

Rignano ist glücklicher in seinen Deduktionen, wenn er Vorgänge bespricht, die lediglich allgemein auf eine gestaltende Wirkung von Teilen des Soma auf andere hinweisen: „Spallanzani schnitt einem Salamander sechsmal, Bonnet einem anderen achtmal hintereinander Schwanz und Füße ab, und jedesmal wuchsen die Füße genau in dem früheren Maße nach, ohne irgendwelche Zu- oder Abnahme. Diese Vorgänge beweisen, dass das gestaltende Agens, welches es auch immer sein mag, sich stets außerhalb des gestalteten Teiles befindet, mithin auf die ganze Entwicklung dieses Teiles und während deren ganzer Dauer eine beständige Wirkung ausübt, ferner dass es auch nach vollbrachtem Werke unverändert bleibt, dieses folglich bei jeder günstigen Gelegenheit wieder aufzunehmen vermag“ (1907, S. 20 und 21).

Ohne Zweifel legen solche Tatsachen, ähnlich wie Roux' Postgeneration und die Linsenregeneration aus dem fremden Material der Iris den Gedanken einer „dauernden mittelbaren Fernwirkung“ (l. c., S. 22) des ganzen Organismus auf das Regenerat nahe. Und dass diese Fernwirkung nach Art der morphogenen Kernreize bei Protozoen zu denken sei und durch die Zellbrücken stattfände, ist eine durchaus beachtenswerte Hypothese. Freilich wird man sich auch hier vor voreilig-einseitigen Hypothesen hüten müssen. Neben solchen Zellbrückenreizen können direkte Stoffwechselreize der Zellen des regenerierenden Teiles in Betracht kommen. Schon Roux bemerkt: „Ich nehme an, dass die fortschreitende Differenzierung bei unserer Postgeneration durch direkte assimilierende und differenzierende Wirkung differenzierter Zellen auf ihnen unmittelbar benachbarte, weniger differenzierte Zellen sich im Raume ausbreitet.“ Gerade die Entscheidung darüber, von wieweit her jene gestaltende Wirkung kommt, ist eine außerordentlich wichtige. Das Experiment muss hier entscheiden. Uns scheint es unwahrscheinlich, dass sie von einer oft sehr weit entfernten Zentralzone herkommen soll. Andere Forscher haben an eine vitalistische Erklärung solcher Fernwirkungen gedacht. Th. H. Morgan<sup>14)</sup> glaubt, dass es sich in solchen Erscheinungen um die Wirkung von Gewebsspannungen und Störungen derselben handelt. Alle diese Faktoren können bei der Regulierung und Leitung des Regenerationsgeschehens eine Rolle spielen. Weshalb soll man a priori einen davon als allein gültig hinstellen? In komplizierten Fällen, wie in demjenigen der Linsenregeneration von dem Irisrand aus kann man auch nach den

---

14) Th. H. Morgan, Regeneration, deutsch von M. Moszkowski. 437 S., 77 Fig. Leipzig, W. Engelmann, 1907, S. 386—387.

neueren Feststellungen höchstens Auslösfaktoren dieses merkwürdigen Geschehens angeben. Aber Rignano's Hypothese gibt dafür auch keine sachliche Erklärung. Wenn kleine Körper- oder Organteile, etwa der Irisrand eine für das Ganze zweckmäßige Reaktion zeigen, so liegt gewiss der Gedanke nahe, dass sie zu dieser Tätigkeit auch vom Ganzen oder dessen Repräsentation in einer Zentralzone angeregt werden. Andererseits müsste man dann annehmen, dass der Gesamtorganismus oder die Zentralzone den Mangel gleichsam überblickt und die Mittel zur Hebung derselben daraufhin zwecktätig setze. Wenn man in solchen Fällen nicht die historische Betrachtung zu Hilfe heranziehen wollte, so würde man danach dem Organismus eine Reaktionsfähigkeit von so hoher Zweckmäßigkeit zuschreiben, dass es wieder unverständlich wäre, wie man (auch z. B. bei der Linsenregeneration) durch kleine Variationen des Experimentes die zweckmäßige Reaktion in eine un Zweckmäßige verwandeln kann.

So scheint es mir denn auch in solchen Fällen am besten, zunächst einen Versuch mit den Potenzen der Organteile selbst zu machen. Und ganz so hoffnungslos, wie es gern dargestellt wird, liegen die Dinge nicht einmal bei der Linsenregeneration von *Triton*. Es ist z. B. leicht verständlich, dass die Iris durch das Fehlen der Linse auch normaler Bedingungen und Reize für die Erfüllung ihrer Aufgabe verlustig geht. Weiterhin ist nicht schwer verständlich, dass daraufhin eine Entdifferenzierung eintritt, weil Aufhören der normalen spezialisierenden Bedingungen — wie wir erwähnten — in diesem Sinne wirken muss. Der Pigmentverlust ist aber vielleicht nur eine Folge dieser Entdifferenzierung. Wucherung des Irisrandes kann aber gleichfalls vielleicht die Folge der Zurückversetzung in den embryonalen Zustand sein. In der Tat tritt ja auch zunächst Wucherung am ganzen Irisrand auf. Jedenfalls kann man diese Wucherung des ganzen Randes noch nicht als etwas sehr zweckmäßiges ansehen. An einer Stelle, nämlich dem oberen Irisrand, wird diese Wucherung dann stärker. Wenn hier auch, wie neuere Versuche gelehrt haben, nicht einfach die Schwerkraft den lokalisierenden Faktor bildet, so wiederstrebt doch auch diese Tatsache der Beschränkung stärkerer Tätigkeit nicht einer rein physiko-chemischen Erklärung. Dann hätten wir also einen durch Wucherung verdickten zweiblättrigen Auswuchs vor dem Augenbecher. Dass aber nun dieser zweischichtige Auswuchs vor dem fertigen Augenbecher, von dessen Rand ja auch in der Ontogenese der Anstoß zur Linsenbildung vermittelt zu werden scheint, sich gerade so differenziert wie das zweischichtige Linsensäckchen vor dem embryonalen, ist durchaus nicht wunderbarer (sondern einfacher) als die typische Ausgestaltung der Regenerationsknospe vor dem Stummel eines fertig entwickelten Beines.

Wir glauben daher, dass die Schwierigkeiten gerade dieses Regenerationsvorganges übertrieben worden sind. Wir glauben hier ohne mehr oder weniger rätselhafte Fernwirkungen auszukommen. Anders liegen die Dinge bei den Korrelationserscheinungen zwischen entfernten Organen. Aber es ist in der letzten Zeit gelungen, auch darüber etwas Licht zu verbreiten. Die Beobachtungen über innere Sekretion haben uns hier eine Vorstellung über das Substrat jener Fernwirkung und Übertragung gegeben. An Stelle der hypothetischen Verzweigungsnetze für nervöse Ströme der Zentralzone tritt die Bildung von Substanzen mit lokalisierter Reaktion. Man kann hier als Analogie die „Lokalreaktion“ von Giftwirkungen anführen. Wie der Pharmakologe oder experimentelle Mediziner mit den Wirkungen seiner Substanzen ganz besondere Gewebe oder das besondere Eiweiß von Parasiten treffen will, so trifft der Organismus mit seinen komplizierten Produkten mit Sicherheit die richtige Stelle. Die experimentelle Therapie muss, wie Paul Ehrlich sagt, „zielen lernen“; der Organismus gibt im normalen und zum Teil auch im pathologischen Geschehen Beispiele von größter Treffsicherheit bei seiner Wirkung mit den von ihm erzeugten Antikörpern oder ähnlichen Produkten.

(Schluss folgt.)

## Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie.

Unter Mitwirkung von A. Agassiz, C. Chun, F. A. Forel, V. Hensen, R. Hertwig, A. Fürst v. Monaco, S. J. Murray, F. Nansen, O. Pettersson, A. Weismann herausgegeben von B. Helland-Hansen (Bergen), G. Karsten (Halle), A. Penck (Berlin), C. Wesenberg-Lund (Hilleröd), R. Woltereck (Leipzig) und F. Zschokke (Basel); redigiert von R. Woltereck. Verlag von Dr. W. Klinkhardt, Leipzig. I. Bd., XXII + 900 p. mit 148 Fig. im Text und 25 Tafeln und Karten. Leipzig 1908. Dazu als Supplement: Jahresübersicht der hydrographischen und hydrobiologischen Literatur für das Jahr 1908. 76 p.: Limnographie, Ozeanographie, Süßwasserbotanik, Marine Botanik, Angewandte Hydrobiologie (Abwässer und Wasserversorgung), Süßwasserzoologie (exkl. Vertebraten)<sup>1)</sup>.

Die neue Zeitschrift, deren erster Band nunmehr abgeschlossen vorliegt, dürfte in einer glücklichen Stunde ins Leben getreten sein: denn gerade jetzt hat alle für sie in Frage kommenden Faktoren eine so lebhafteste Bewegung ergriffen, dass die Forderung, ein ihnen allen gemeinsam dienendes Organ zu schaffen, in der Luft lag. Niemand wird in Abrede stellen wollen, dass gegenwärtig speziell die biologischen Disziplinen so wesentlich indirekt wie direkt den

1) Im Druck befinden sich und werden dem II. Bande beigegeben werden: Marine Zoologie (exkl. Vertebraten), Fischkunde und Fischerei des Meeres und Süßwassers, mit Anhang: Aquarienkunde, Potamologie mit: Moorkunde, Thermen und Höhlengewässer.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Becher Siegfried

Artikel/Article: [Zentropigenese? Bemerkungen zu einigen Problemen der allgemeinen Entwicklungsgeschichte. 523-544](#)