

Die Zeit in der Entwicklung der Organismen.

Von

Wilhelm His.

Dieser Band soll einen Abschnitt in dem ungewöhnlich segensreichen Leben eines Freundes festlich begrüßen, und so mag hier ein Aufsatz über die Rolle der Zeit in der Entwicklung an und für sich nicht unzeitgemäss erscheinen. Immerhin bringt für den mathematischen Physiker, der gewohnt ist, bei Aufstellung seiner Gleichungen ausser den drei Variabeln des Raumes auch die Zeitvariable in Rechnung zu setzen, die Betonung der Zeit als eines entwicklungsgeschichtlichen Faktors etwas so gut wie selbstverständliches. Im Grunde sind ja auch wir Biologen der Bedeutung der Zeit für organische Entwicklungsvorgänge uns sehr wohl bewusst, und wir haben ihr besonders beim Aufbau phylogenetischer Vorstellungen den allerweitesten Spielraum zuerteilt. Das hindert aber nicht, dass wir die organischen Entwicklungsvorgänge in der Regel einzeln zu verfolgen pflegen, ohne deren zeitlichem Ineinandergreifen besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Es gilt dies speziell von unseren ontogenetischen Darstellungen, bei denen in getrennten Kapiteln die Entwicklung des Nervensystems, des Gefässsystems, des Skelettes u. s. w. behandelt zu werden pflegt, ohne dass die Beziehungen

der einen zur andern Entwicklung, oder die *zeitlichen Entwicklungskorrelationen*, wie wir sie zusammenfassend bezeichnen können, eine besondere Berücksichtigung finden. Es ist dies durch die grosse Komplikation der Verhältnisse zu entschuldigen, aber doch wird eine allseitig vorgehende Forschung oder, um es moderner auszudrücken, eine mechanische Entwicklungslehre nicht vermeiden können, dem zeitlichen Ineinandergreifen der Entwicklungsvorgänge die ihm gebührende Aufmerksamkeit zu schenken.

In Nachfolgendem werde ich versuchen, an einzelnen Beispielen zu zeigen, in welcher Weise anscheinend völlig unabhängig von einander verlaufende Vorgänge in einander einzugreifen und sich gegenseitig zu bestimmen vermögen. Die mitgeteilten Beispiele habe ich zum Teil schon bei früheren Gelegenheiten besprochen, bringe sie aber hier in mehr geordneter Zusammenstellung.

Fürs erste kann schon die Befruchtung des tierischen Eies als ein Vorgang angeführt werden, bei dem der zeitliche Ablauf streng vorgeschrieben ist. Nehmen wir als Beispiel die Befruchtung von Knochenfischen, so wissen wir, dass ein jeder der beiden Keimstoffe, der Samen sowohl, als das Ei, für sich ins Wasser gebracht, binnen kürzester, nach Sekunden zu bemessender Frist seine wesentlichen Eigenschaften, der Samen das Befruchtungsvermögen, das Ei die Befruchtbarkeit verliert. Und doch müssen diese Stoffe im Wasser sich begegnen, um auf einander wirken zu können. Soll nicht einer der beiden Keimstoffe versagen, so müssen eben beide gleichzeitig ins Wasser und zu sofortiger Berührung gelangen. Damit dies aber möglich sei, ist es erforderlich, dass die in getrennten Individuen sich entwickelnden Keimstoffe bei beiden Geschlechtern gleichzeitig ihre Reife erreichen, und dass gleichzeitig bei den betreffen-

den Individuen der Drang zur Entleerung der reifen Stoffe sich geltend macht. Der bei beiden Geschlechtern durch Monate sich vorbereitende Vorgang ist in seinem Schlussablauf so scharf abgestimmt, dass eine zeitliche Verschiebung seiner Bedingungen um Minuten seine Bedeutung vereiteln würde.

Nicht bei allen Organismen ist das zeitliche Ineinandergreifen der Befruchtungsbedingungen in gleicher Weise geordnet. So vermag bei höheren Wirbeltieren (und noch ausgesprochener bei den Bienen) der Samen innerhalb der weiblichen Leitungswege während längerer Zeit sein Befruchtungsvermögen zu bewahren, wogegen die Eier sehr bald nach ihrem Austritt aus dem Eierstock sich verändern und ihre Befruchtbarkeit einbüßen. Für das Ei scheint, soweit wir die Verhältnisse übersehen können, die Zeit stets scharf vorgeschrieben zu sein, in der es befruchtet werden muss.

Übrigens ist es nicht der Eintritt von Veränderungen an und für sich, der dem reifen Eierstocksei seine Befruchtbarkeit nimmt. Vielmehr sind erfahrungsgemäss gewisse Vorgänge am Kern und die Ausstossung der sogenannten Richtungskörper notwendige Vorbedingungen für die Möglichkeit der Befruchtung. In einer bei verschiedenen Tierformen wechselnden Weise greifen die beiden Prozesse, die Bildung der Richtungskörper einerseits und das Eindringen und die Umwandlung der Spermatozoen andererseits zeitlich in einander ein. Beide Vorgänge sind von einander unabhängig, aber nur bei deren geordnetem Ineinandergreifen kommt es zu jener Verschmelzung von Spermakern und von Eikern, die den Abschluss des eigentlichen Befruchtungsvorganges bildet.

Für die gesamte auf die Befruchtung folgende Reihe von Entwicklungsperioden besteht *das allgemeine*

Prinzip, dass in einer jeden Periode und auf einer jeden Stufe der Organisation der sich entwickelnde Organismus lebensfähig sein muss. Zwischen den Leistungen der primitiven Organe muss jederzeit das nötige Gleichgewicht bestehen, und vor allem müssen die beiden physiologischen Grundfunktionen, Ernährung und Atmung in einer dem jeweiligen Bedarf entsprechenden Weise geordnet sein. Dies gilt schon für die allerersten Entwicklungsperioden der Furchung und der Keimblattbildung, bei denen im allgemeinen die äusseren Keimschichten die respiratorischen, die innern, dem Dotter zugekehrten die nutritiven Leistungen vorwiegend zu übernehmen haben.

Mit der Sonderung der primitiven Organe gewinnt das Ineinandergreifen der verschiedenen Vorgänge eine gesteigerte Bedeutung. Ein frühes Beispiel einer zeitlichen Verknüpfung unter sich verschiedenartiger Prozesse liegt in der ersten Bildung des Herzens und des Gefässsystems vor. Das Herz gehört bekanntlich zu den sehr zeitig sich anlegenden Primitivorganen, beim bebrüteten Hühnchen z. B. finden sich schon vom Beginn des dritten Tages ab ein schlagendes Herz und ein flach ausgebreitetes Röhrensystem, innerhalb dessen rotes Blut zirkuliert. So geschlossen und einheitlich aber das also funktionierende System sich darstellt, so ist es doch aus getrennten und unter verschiedenen Bedingungen entstandenen Anlagen hervorgegangen. Die Muskelwand des Herzens sondert sich jederseits als ein faltenartig sich erhebender Streifen aus der äusseren Wand des Kopfdarmes, der sogenannten Splanchnopleura. Sie ist ein intraembryonal entstehendes Gebilde. Während sich, durch verschiedene Phasen hindurchgehend, der muskulöse Herzschnlauch bildet, legen sich weit ausserhalb des Embryonalleibes die ersten Gefäss- und Blutanlagen an.

Diese Anlagen sondern sich vom primären Endoblast ab, und sie erscheinen als Gruppen von Zellen, die sich teils netzförmig, teils in Form frei hervortretender Sprossen an einander anreihen. Von der Peripherie des Keimes ausgehend, breiten sich die Gefässsprossen immer mehr gegen den Embryo hin aus, und sie dringen in die offenen Lückenräume zwischen dessen Primitivorganen ein. Auch die Lichtung des Muskelherzens wird von Gefässsprossen erreicht und durchwachsen. Die anfangs soliden Gefässanlagen werden zu Röhren, eine Umbildung, die gleichfalls an der ausserembryonalen Peripherie ihren Anfang nimmt und von da aus gegen den Embryo hin fortschreitet. Im Innern des schlauchförmigen Muskelherzens entsteht ein zweiter, der endocardiale Schlauch, der als Teilstück des allgemeinen Röhrensystems Blut, und zwar zuerst körperchenfreies und dann körperchenhaltiges Blut umschliesst. Die Blutkörperchen gehen aus dem stellenweise vorhandenen Überschuss von Bildungszellen im peripherischen Gefässkeim hervor. Sie liegen anfangs als sogenannte Blutinseln haufenweise in den Gefässwandungen, mengen sich aber nach Eintritt der Zirkulation der bewegten Flüssigkeit bei.

Die rythmische Kontraktion des Herzmuskels beginnt, sobald das Organ als solches erkennbar ist. Es treffen also zeitlich zusammen: die Formentwicklung des Muskelherzens, die histologische Ausbildung seiner Zellen zu kontraktilen, autonom thätigen Elementen, die Sonderung des Gefässkeimes, sowie dessen Umbildung zu hohlen Röhren und zu Blutinseln und sein Hereinsprossen aus peripherischen Keimgebieten in den Körper des Embryo. Jeder dieser Vorgänge folgt seinen eigenen Bildungsgesetzen und doch ist das Endergebnis ein scharf geordnetes Ineinandergreifen derselben.

Der Eintritt der Herzkontraktionen vom Zeitpunkt der histologischen Differenzierung ab, findet seine Parallele im Verhalten anderer Muskeln. *S. Kaestner* hat gefunden, dass bei jungen Haifischembryonen die Rumpfmuskeln Kontraktionen ausführen, sobald Muskelfibrillen erkennbar sind, und in Übereinstimmung mit *Balfour* weist er ausdrücklich auf die physiologische Bedeutung dieser frühen Muskelthätigkeit hin. Bei den Herzkontraktionen kommt der gleichfalls früh sich ausprägende Rhythmus der Kontraktionen als besonderes Problem hinzu.

Schwierig zu verstehen bleibt die Regulierung des embryonalen Kreislaufes während der verhältnismässig langen Periode, während der es noch keine Gefässmuskeln und Gefässnerven gibt. Die Verteilung des Blutes in den verschiedenen embryonalen und ausserembryonalen Bezirken muss bei gegebener Herzthätigkeit jederzeit von der Verteilung der Widerstände in den betreffenden Bahnen abhängig sein. Noch sind aber in früher Zeit die Gefässwandungen dünn und in offene Lücken oder in ein weiches wasserreiches Mesenchymgewebe lose eingelagert. Unter den Umständen darf man wohl der dem Blutdruck das Gegengewicht haltenden Gewebsspannung keine allzugrosse Rolle zuteilen. — Durchsichtiger ist der Einfluss, den die Beziehung der Nachbarorgane auf das Verhalten von Gefässstämmen ausüben, und besonders sind die Folgen von Organwachstum und von Wachstumsverschiebungen durch mancherlei Einzelfälle klar zu belegen. So ist die Bildung einer einfachen *A. omphalomesenterica* aus den Endabschnitten einer Kette von Verbindungsschleifen zwischen den Dottergefässen und

1) *S. Kaestner*, *His und Braune's Archiv* 1892. S. 165.

den absteigenden Aorten unschwer zu verstehen. Sie fällt zeitlich zusammen mit der Erhebung der Darmanlage über die übrige Keimhaut, einem Vorgang, der seinerseits zu Knickung der bisherigen Quergefäße und damit zu deren Abschluss führen muss. Ähnliche Einflüsse von eintretender Gefäßknickung sind im System der Aortenbogen höherer Wirbeltiere nachweisbar. Bekanntlich sind hier die oberen 2 Aortenbogen nur in früher Zeit offen, später schliessen sich deren an die Aortae descendentes stossende Abschnitte, wogegen der 3. Bogen als Anfang der Carotis interna persistiert, und der 4. und 5. linkseitige Bogen als bleibender Arcus Aortae und als Ductus arteriosus Botalli sich erhalten. Der Verschluss der oberen beiden Bogen fällt zusammen mit dem Eintritt der Nackenkrümmung des Embryo. Bevor diese eingetreten ist, liegen Bogen 1 und 2 in der unmittelbaren Verlängerung des Aortenbulbus. Nach erfolgter Krümmung ist die Richtung der Bogen und des Bulbus eine entgegengesetzte geworden, wogegen nunmehr der 3., 4. und weiterhin der 5. Bogen in die verlängerte Richtung des Aortenbulbus eingerückt sind. Der Bulbus inserirt sich von Anfang ab nicht symmetrisch in die Bogenwurzeln, sondern mit einer nach links gekehrten Neigung. Diese verschiedenen Momente bedingen aber, dass die Stromwiderstände in den verschiedenen Abschnitten des Gesamtbogensystems mehr und mehr ungleich werden. Die Strecken mit grösseren Widerständen verengern oder schliessen sich, während die übrigen sich ausweiten. Jeder dieser Vorgänge aber hat wieder seine zeitlich genau zugemessene Stellung im Gesamtlaf der Entwicklung.

Bei der weiteren Entwicklung des Gefässystems tritt uns auffällig entgegen, dass in dem die Organlücken ausfüllenden Gewebe überall da, wo es an epi-

theliale Anlagen anstösst, dichte Kapillarnetze auftreten.¹⁾ So entstehen frühzeitig die Gefäßhäute des Gehirns, des Rückenmarks und des Auges, sowie die kapillarreichen Bekleidungen der Schleimhäute und Drüsen. Hiebei handelt es sich unzweifelhaft um eine direkte kausale Verknüpfung, bei der die Epithelien als Bildungsreiz auf die sich entwickelnden Gefäße einwirken. Korrelative Beziehungen indirekter Art lassen sich aber auch in der späteren Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems verschiedentlich nachweisen.

So werde ich nachher Gelegenheit haben, auf das Ineingreifen von Gefäß- und Nervenentwicklung einzugehen. Andere interessante Korrelationen treten bei der Scheidung der Blutströme im Herzen auf. Schon das Zusammentreffen der vier unabhängig von einander entstehenden Scheidewandanlagen im Herzen ist eine hieher gehörige Erscheinung.²⁾ In gleicher Weise gilt dies von den Beziehungen zwischen der Bildung der Aortenscheidewand und der Verschiebung der Aorteninsertion.

Die Insertion des Aortenbulbus geschieht ursprünglich auch bei höheren Wirbeltieren und beim Menschen hoch oben, dicht unter dem Unterkiefer, sie verschiebt sich aber allmählich nach abwärts und rückt successive am 2., 3., 4. und 5. Bogen vorbei. Bei einer jeden besonderen Stellung des Insertionsfeldes kommt ein Teil der abgehenden Bogen über, ein anderer unter dieses Feld zu liegen. Wir haben also, übersichtlich zusammengestellt:

1) *His*. Die Häute und Höhlen des Körpers; akad. Programm, Basel 1865. S. 31.

2) Besprochen in der Anat. menschl. Embryonen, 1885 Heft III.

| | Über der Insertions- stelle: | Unter der Insertions- stelle des Bulbus: |
|---------|---------------------------------|---|
| Stufe I | Bogen 1 | Bogen 2, 3, 4 u. 5 |
| „ II | „ 1 u. 2 | „ 3, 4 u. 5 |
| „ III | „ 1, 2 u. 3 | „ 4 u. 5 |
| „ IV | „ 1, 2, 3 u. 4 | „ 5 |
| „ V | „ 1, 2, 3, 4 u. 5 | — |

Während die Insertion des Bulbus sich verschiebt, entsteht in dessen Innerem die Aortenscheidewand, die, von oben nach abwärts fortschreitend, schliesslich ins Herz eintritt und die Strombahnen von rechtem und linkem Herzen sondert. Es ist aber klar, dass die Bildung dieser Scheidewand zeitlich normiert sein muss, falls die Blutverteilung nicht aus der Ordnung kommen soll. Notwendigerweise muss die von oben herabwachsende Wand während der Stufe IV obiger Aufzählung in den Ventrikelraum einschneiden. In jedem anderen Falle würde eine von der Norm völlig abweichende Gefässverteilung eintreten. Bei Stufe II würde das linke Herz nur die Carotis externa, bei Stufe III diese und die Carotis interna speisen, und alle übrigen Gefässe bekämen ihr Blut vom rechten Herzen. Eine direkte Abhängigkeit der Scheidewandbildung von der Verschiebung der Aortenbogen ist in keiner Weise zu erkennen, wir haben es also auch hier wieder mit einem zeitlichen Ineinandergreifen von Vorgängen zu thun, die unabhängig von einander sich entwickelt haben.

Reichliche Beispiele korrelativer Vorgänge bietet die Geschichte des Nervensystems. Schon die erste morphologische Gliederung des Gehirnrohres in einzelne hinter einander liegende Teilstücke, in das Vorderhirn nebst den Augenblasen, das Mittel- und das Rautenhirn ist von fundamentalster Bedeutung. Alles greift da in einander ein: was dem einen Teil aus der gemein-

samen Anlage zugemessen wird, wird dem andern entzogen und die Form, die jeder Teil annimmt, wirkt wiederum bestimmend auf die Form der Nachbarteile. Die entscheidende Grundbedingung aber für die Gehirngliederung liegt in den Axenkrümmungen seiner Anlage, die schon in frühester Zeit sich geltend machen.¹⁾ Der zur Bildung des Medullarrohres führende Querschub des wachsenden Keimes und der die Axenbiegungen herbeiführende Längsschub müssen in gegebenen Zeitpunkten in einander eingreifen, um die einer jeden Tierform zukommende besondere Gehirnanlage zustande zu bringen. Eine zeitliche Verschiebung würde auch hier das Endergebnis völlig verändern.

Tritt dann weiterhin die histologische Differenzierung der Gehirn- und Rückenmarkswand ein, so begegnen wir überall wieder dem zeitlichen Ineinandergreifen der einzelnen Teilvorgänge. Ehe es zur Bildung von Neuroblasten bez. von Nervenzellen und von Nervenfasern kommt, entsteht ein Gerüst, das den Zellen und Fasern zum Lager zu dienen bestimmt ist. Dies Gerüst wächst durch die gesamte Entwicklungszeit hindurch und so finden wir es als sogenannte Neuroglia durch das ausgebildete Gehirn und Rückenmark ausgebreitet, von der innern zur äusseren Oberfläche sich erstreckend. Die jugendlichen Nervenzellen aber oder Neuroblasten sind auf frühen Entwicklungsstufen beweglich, sie durchwandern die Maschen des Gerüsts und können sich an Orten anhäufen, die von ihrer Bildungsstätte mehr oder minder weit entfernt sind. Dabei wirkt vielfach das Markgerüst wie ein Filter, indem es nur den auswachsenden Fasern, nicht aber den kernhaltigen Zellen-

1) Über diese schon vor Jahren besprochenen Verhältnisse verweise ich auf die „Briefe über unsere Körperform“, Leipzig 1864.

leibern den Durchtritt gestattet. In der Weise scheiden sich bei Bildung des Rückenmarks die Anlagen der weissen und der grauen Substanz. Das peripherisch gelegene Gerüst der ersteren, der sogenannte Randschleier zeigt sich von früh ab auffallend engmaschig und bleibt im allgemeinen nur für Fasern durchlässig. Es erweist sich wieder die Notwendigkeit gesetzlich abgestimmten zeitlichen Ineinandergreifens: das Markgerüst muss angelegt sein, bevor es zur Bildung von Nervenzellen und von Nervenfasern kommt, da es diesen ihren Weg zu weisen hat.¹⁾

Von den vielen Nervenfasern, die im Markrohr nach und nach zur Entwicklung kommen, verlässt nur ein verhältnismässig kleiner Teil als motorische Wurzelfasern das Rückenmark und das Gehirn. Die übrigen bleiben als intramedullare Verbindungsbahnen in der Wand des Markrohres eingeschlossen. Zeitlich beschränkt sich aber die Bildung austretender Wurzelfasern auf die allererste Zeit der Faserentstehung (beim menschlichen Embryo auf die 4. und 5. Woche). Alle Fasern späterer Bildung verbleiben intramedullar. Auch die in das Mark hineinwachsenden sensibeln und die Sinnesfasern bilden sich in früher Zeit. Der verhältnismässig spät sich anlegende N. opticus ist seiner Natur nach als intramedullare Bahn zu verstehen. Später als Nervenwurzeln aus dem Markrohr hervorzunehmen, wachsen kapillare Blutgefässe in dessen Wand hinein unter Bedingungen, die im Einzelnen noch nicht klar zu übersehen sind.

Während in der ersten Zeit die Anlagen von Gehirn und von Rückenmark in ihrem Aufbau kaum merk-

¹⁾ Über die von *Harrison* gemachten Einwendungen habe ich mich ausgesprochen in dem Aufsatz „Über organbildende Keimbezirke“, *His Archiv* 1901. S. 318.

lich von einander abweichen, treten bekanntlich im Laufe der Zeit zunehmende Unterschiede hervor, deren Verständnis Gegenstand der Forschung sein muss. Die Grundvorgänge sind überall dieselben, überall kommt es zu einer stetigen Teilung der an der Innenfläche liegenden Keimzellen und zu einer teilweisen Umbildung derselben zu Nervenzellen und zu Spongioblasten, aber die Zeitfolge, nach der diese Vorgänge sich aneinander anfügen, wechselt nach den verschiedenen Bezirken. Von vornherein können wir davon ausgehen, dass die Keimzellen das stetig sich vermehrende allgemeine Bildungsmaterial sind. So lange sie als solches sich erhalten, schreitet das Wachstum durch Zellenneubildung fort. Je früher und je reichlicher aber dies Material zu den speziellen Zwecken der Neuroblasten- und Spongioblastenbildung verbraucht wird, um so mehr wird das Gesamtwachstum des betreffenden Bezirkes eingeschränkt werden. In der Hinsicht ist es besonders bemerkenswert, dass gerade diejenigen Gehirnteile, die in der Folge am allermächtigsten auswachsen, die Hemisphären von Gross- und von Kleinhirn in ihrer Anfangsentwicklung sehr verzögert erscheinen. Sie enthalten noch keine ausgebildeten Neuroblasten in einer Zeit, da das Rückenmark und das verlängerte Mark in ihrer Entwicklung schon weit fortgeschritten sind.

Ich müsste in die spezielle Entwicklungsgeschichte des Gehirns eintreten, sollte ich im Einzelnen das zeitliche und örtliche Ineinandergreifen der einzelnen Entwicklungsvorgänge auseinandersetzen. Bei einem späteren Anlass hoffe ich, dieser Aufgabe näher treten zu können, hier beschränke ich mich auf einige wenige Punkte. Sehen wir ab von dem Intussusceptionswachstum der einzelnen Hirnteile, das beim Längenwachstum des Markrohres allein in Betracht kommt, so sind beim Dickenwachstum viel-

fach Appositionsvorgänge beteiligt, die teils auf die Rechnung von Zellenauswanderungen, teils auf die von angelagerten Faserkomplexen zu setzen sind. Für das verlängerte Mark habe ich seiner Zeit¹⁾ den Nachweis geführt, dass aus dessen Querschnitt, ähnlich wie aus einem geologischen Profil, das relative Alter der Schichten herausgelesen werden kann. Die am oberflächlichsten gelegenen Pyramiden sind die jüngste Bildung, die zuerst vorhandenen motorischen Kerne aber und der sogenannte Tractus solitarius, das heisst Teile, die anfangs eine ganz oberflächliche Lage eingenommen hatten, erscheinen durch dicke Zellen- und Faserkomplexe weit in die Tiefe gerückt. Ähnliches lässt sich für die Brücke und für die Hirnschenkel darthun, dagegen entwickelt sich die Wand der Grosshirnhemisphären in einer völlig abweichenden Weise. Hier wandern in einer sehr späten Periode die Zellen massenhaft aus den innern in die äusseren Wandschichten und sammeln sich zu einer geschlossenen Rindenschicht. Die neu auf- und die von unten her in die Hemisphären eintretenden Fasermassen lagern sich nicht an die Aussentfläche der Wand an, sondern sie schieben sich zwischen die neu entstandene Rindenschicht und die ursprüngliche Innenplatte ein. Ein Querschnitt der Hemisphärenwand gibt daher kein so einfaches historisches Dokument, wie ein solcher des verlängerten Markes.

Noch komme ich mit einigen Worten auf das Verhalten der auswachsenden Nerven zurück; auch hierüber habe ich mich bei früheren Gelegenheiten schon ausgesprochen. Es treten dabei die Eigentümlichkeiten zeitlicher Entwicklungskorrelationen in besonders anschau-

¹⁾ *His* 1890. Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirns. Abhandlungen der k. sächs. Ges. der Wissensch. mathem. phys. Klasse, Bd. XVII, No. I, S. 65.

licher Weise hervor. Die aus dem Markrohr und aus Ganglien hervorwachsenden Nervenfasern sammeln sich zunächst zu kleinen Bündeln und weiterhin zu kompakten Stämmen, die allmählich peripherwärts vorrücken. Bei ungehemmtem Verlaufe geschieht das Auswachsen geradlinig. So verläuft z. B. beim menschlichen Embryo der N. oculomotorius völlig gestreckt von der Mittelhirnbasis durch die Sattelspalte hindurch bis in die Nähe des Auges. Gestreckte Verlaufsrichtung zeigen auch auf grössere Strecken hin der N. trochlearis und der N. abducens. Die drei Stümpfe des N. trigeminus, die Nn. facialis, glossopharyngeus und vagus, sowie die Rückenmarksnerven zeigen, solange sie noch kurz sind, sämtlich gestreckten Verlauf. Die mit fortschreitender Entwicklung auftretenden Komplikationen beziehen sich nun einerseits auf Biegungen der Stämme, andererseits auf zunehmende Teilung derselben. Die Bedingungen für die beiderlei Arten von Veränderungen lassen sich unschwer übersehen: Wenn ein nervenführender Teil entwicklungsgemäss verbogen wird, so wird auch der von ihm umschlossene Nervenstamm verbogen und dessen Richtung des Auswachsens wird eine andere. So verläuft der N. facialis innerhalb des Hyoidbogens anfangs gestreckt, und sein Stumpf liegt ventralwärts, dann aber erfährt der Hyoidbogen eine Knickung und das Nervenende bekommt nun die Richtung gegen den Mandibularfortsatz, in den es weiterhin hineinwächst.

Stösst ein auswachsender Nervenstumpf auf einen Widerstand, so werden seine Fasern aus ihrer Bahn abgelenkt, wobei die einen auf einer, die andern auf der andern Seite des Widerstandes auswachsen können. Der Stamm teilt sich in solchem Fall in zwei oder mehr Zweige. Als solch ablenkende Widerstände kommen insbesondere Knorpel und Blutgefässe in Be-

tracht. So teilt sich z. B. der N. mandibularis da, wo er auf den Meckel'schen Knorpel stösst, in den nach innen von letzterem vorbeiziehenden N. lingualis und in den nach auswärts davon verlaufenden N. alveolaris inferior. In anderen Fällen bestimmt umgekehrt die gegebene Anordnung der Nervenstämme die Verteilung der Knorpelanlagen, so an der Wirbelsäule und im Becken.¹⁾ Es erscheint eben von besonderer Bedeutung, dass die Bildung des peripherischen Nervensystems und die des Knorpelskelettes zeitlich ineinander greifen. Es findet (wenigstens gilt dies vom menschlichen Embryo) eine Art von Wettlauf statt. Dasjenige der beiden Gebilde, Nerv und Knorpel, das zuerst auf dem Platz erscheint, bestimmt die Anordnung des anderen.

Es wäre nicht schwer, die Zahl der Beispiele zu vermehren, bei denen das zeitliche Ineinandergreifen verschiedener Entwicklungsvorgänge für deren besondere Gestaltung von entscheidender Bedeutung ist. Es handelt sich um ein durchgreifendes Vorkommnis: Kein Organ oder Organteil entwickelt sich unabhängig von den andern, und so kommt es nicht nur darauf an, dass sich der Teil in bestimmter Richtung entwickelt, sondern auch darauf, in welchem Zeitpunkt er sich entwickelt, und inwieweit seine Entwicklung störend oder fördernd mit der von anderen Teilen zusammen trifft.

Wie haben wir uns nun vorzustellen, dass Entwicklungen, die nach scheinbar verschiedenartigen Gesetzen vor sich gehen, gleichwohl scharf abgegrenzt in einander eingreifen? Wie kommt es z. B., dass das Knorpelgewebe in eben dem Zeitpunkt erscheint, da es

¹⁾ Hiezu vergl. man die Ergebnisse von *Petersen* in seinen Untersuchungen zur Entwicklung des menschl. Beckens. *Hist. u. Braune's Archiv* 1893, S. 89.

nicht allein zur Stütze des weichen embryonalen Körpers erforderlich ist, sondern da es auch in ganz bestimmter Weise die Anordnung der sich bildenden Gefässe und Nerven zu regeln hat?

Solange wir das Problem spezialisieren, erscheint es einer Lösung kaum zugänglich, es wird aber seinem Wesen nach verständlich, wenn wir die Entwicklung eines jeden Organismus als einen zwar vielgliedrigen aber einheitlichen Prozess auffassen, dessen Teilvorgänge nach allen ihren Phasen einen zeitlich und örtlich fest geregelten Ablauf haben. Lösen wir einen solchen Gesamtprozess in seine einzelnen Glieder auf, so bekommen wir eine Anzahl von Einzelprozessen, deren jeder seinen eigenen Gesetzen gemäss abläuft. Diese Teilprozesse sind aber nicht nur physiologisch zu gemeinsamer Leistung verkettet, sie führen sich auch genetisch auf gemeinsame Anfänge zurück, auf um so einfachere, je früher diese fallen.

Der Prozess, der sich uns in der Entwicklung organischer Wesen enthüllt, charakterisiert sich seiner Natur nach als ein periodischer. Jedes sich entwickelnde Individuum ist das Einzelglied einer durch unabsehbare Zeiten sich hindurch erstreckenden Generationenreihe. Wie bei einer Wellenlinie, dem einfachsten Bilde einer periodischen Funktion, jedes Glied seinen Vorgängern und seinen Nachfolgern gleicht und auch zeitlich deren Eigentümlichkeiten wiederholt, so wiederholen auch die Glieder gegebener Generationsreihen im Werden und im Vergehen, die Eigenschaften der vor und der nach ihnen kommenden.

Die periodische Wiederkehr von Eigenschaften bei den sich folgenden Gliedern einer Generationenreihe bezeichnen wir bekanntlich als Vererbung. Sind Entwicklung und Leben als periodische Funktionen aner-

kannt, so ergibt sich der Begriff der Vererbung als eine natürliche Folge hiervon. Die Verhältnisse wären ohne weiteres mit denen einer etwas komplizierter gestalteten Wellenlinie zu vergleichen, deren Gipfel und Täler bei jedem Glied in entsprechenden Phasen sich wiederholen, kämen nicht bei den Generationsreihen organischer Wesen die Einflüsse sexueller Fortpflanzung hinzu. Parallelen lassen sich übrigens an dem einfachen Vergleichsobjekt der Wellenlinie auch hiefür in den Interferenzerscheinungen finden, die auftreten, wenn zwei zusammentreffende Wellensysteme sich mit einander kombinieren.

Die Auffassung des Lebens als periodische Funktion führt übrigens auch zu einer naturgemässen Einreihung des Zweckmässigkeitsbegriffs. Bei einer jeden organischen Entwicklung erfolgt der Ablauf der einzelnen Vorgänge und ihr Ineinandergreifen in zweckmässiger, das heisst in der zur Erzeugung eines normalen Organismus hinführenden Weise. Diese Zweckmässigkeit in der Entwicklung ist ein physiologisches Postulat, denn jede Abweichung von diesem Prinzip führt zur Entstehung von abnormen, bez. von lebensunfähigen Formen. Sie liegt aber andererseits in jedem Gesetz periodischer Prozesse begründet. Nach solchem Gesetz erscheint jede beliebige Phase eines periodischen Prozesses als notwendige, oder physiologisch ausgedrückt, als zweckmässige Vorbedingung aller nachfolgenden Phasen. Handelt es sich, wie bei der Entwicklung organischer Wesen, um hochorganisierte vielgliedrige Prozesse, so hat ein jedes der Teilglieder an seinem Ort und zu seiner Zeit in Erscheinung zu treten. Ist der Anfang der Bewegung (die ἀρχὴ τῆς κινήσεως von Aristoteles) gegeben, dann schliesst sich alles übrige mit Naturnotwendigkeit an.

Ich habe bei früherer Gelegenheit für eine derartige Verknüpfung verwickelter Naturvorgänge das *Leibnizsche* Wort von der „*prästabilierten Harmonie*“ gebraucht, und es ist mir dies als unwissenschaftlich verdacht worden. *Leibniz* selber formuliert sein Problem und dessen Lösung in folgender Weise: Die psychischen Vorgänge folgen ihren besonderen, fest normierten Gesetzen, und dasselbe gilt von den körperlichen Vorgängen. Psychische und körperliche Vorgänge laufen aber in harmonischer Weise ab, und sie entsprechen einander, wie etwa zwei absolut übereinstimmend regulierte Uhren von vielleicht völlig verschiedenartiger Konstruktion.¹⁾ Dies Bild der Uhren führt *Leibniz* an anderer Stelle weiter aus²⁾: Die Übereinstimmung in deren Gang wird verständlich 1) wenn die eine Uhr stetig auf die andere einwirkt; 2) wenn ein Aufseher die beiden Uhren fortwährend regliert und 3) wenn die Uhren absolut genau gearbeitet sind. Letztere Möglichkeit ist die der prästabilierten Übereinstimmung. Setzt man an Stelle der beiden Uhren Seele und Körper, so gelten dieselben Betrachtungsweisen: Für die erstere Auffassung, gegenseitige Abhängigkeit von Seele und Körper, tritt die landläufige Philosophie ein, aber da man nicht verstehen kann, wie materielle Teilchen und immaterielle Eigenschaften auf einander wirken können, ist die Auffassung nicht haltbar. Die

1) „Les ames suivent leurs lois, qui consistent dans un certain développement des perceptions selon les biens et les maux; et les corps suivent aussi les leurs, qui consistent dans les règles du mouvement: et cependant ces deux êtres d'un genre tout à fait différent se rencontrent ensemble et se répondent comme deux pendules parfaitement bien réglées sur le même pied, quoique peut-être d'une construction toute différente. Et c'est ce que j'appelle *l'Harmonie préétablie*, qui écarte toute notion de miracle des actions purement naturelles et fait aller les choses de leur train réglé d'une manière intelligible.“ G. G. Leibniz Opera omnia, ed. Dutens. Genevae 1908. Bd. II S. 40.

2) Ebendasselbst II. S. 95.

zweite Auffassung verlangt das stetige Eingreifen eines Deus ex machina und ist gleichfalls unstatthaft. Es bleibt daher nur die dritte Möglichkeit, dass bei der ersten Schöpfung jede der beiden „Substanzen“ so vollkommen gebildet und so genau reguliert worden ist, dass sie, obwohl ihren eigenen Gesetzen folgend, doch mit der anderen genau harmoniert, gerade als ob eine von der andern abhängig wäre, oder als ob Gott fortwährend für die Übereinstimmung beider besorgt wäre.

Sieht man bei dieser Darstellung von der Einführung des Weltenschöpfers als Erklärungsmotiv ab, so bleiben das Grundproblem und dessen Lösung dem unserigen durchaus verwandt. In beiden Fällen handelt es sich um den Ablauf unter sich verschiedenartiger, gesonderten Gesetzen folgender Vorgänge. Für beide Probleme liegt die Lösung in der Anerkennung eines die Sondervorgänge beherrschenden Gesamtgesetzes. Durch das Gesamtgesetz der Entwicklung ist das einheitliche Ineinandergreifen der Teilvorgänge im voraus bestimmt, die Harmonie ist eine prästabilite. Sie ist in demselben Sinn prästabilite, wie das allseitige, dem periodischen Ablauf der Jahreszeiten sich anpassende Ineinandergreifen pflanzlicher und tierischer Entwicklungen überhaupt. Bei der Anerkennung und Feststellung allgemeiner und besonderer Entwicklungsgesetze organischer Wesen bleibt übrigens die neuere Forschung nicht stehen, sie bemüht sich, die Entstehung dieser Gesetze auch ihrerseits als notwendige Folgen natürlicher Vorgänge abzuleiten.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [16_1903](#)

Autor(en)/Author(s): His Wilhelm

Artikel/Article: [Die Zeit in der Entwickeiung der Organismen 210-228](#)