

AUS DEM PATHOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT ROSTOCK.
(DIREKTOR: PROFESSOR DR. ERNST SCHWALBE.)

**DIE BIOLOGISCHE BEDEUTUNG DER
SCHWANGERSCHAFT IN DER PHYLOGENESE
UND IHRE ENTWICKLUNGSMECHANISCHE
BEDEUTUNG IN DER ONTOGENESE.**

VON

PROFESSOR DR. BRUNO WOLFF,
1. ASSISTENT AM INSTITUT.

In der „Metamorphose der Pflanzen“, einem jener grossartigen Gedichte, durch die sich Goethe in die Reihe der ersten Naturforscher aller Zeiten gestellt hat, schildert er, wie nach ewigen allgemeinen Gesetzen die Entwicklung der Pflanze sich vollzieht.

Für Goethe ist das „Blatt“ die Urform der Pflanze. Schon im Samen schlummert das Blatt. Alle Gebilde der Pflanze entstehen aus umgewandelten Blättern. Endlich stellen sich die Blätter zum Kreise; das farbige Blatt erscheint und die Blüte, mit deren Entfaltung die Pflanze die höchste Stufe ihrer Entwicklung erreicht.

Ist aber nun die Blüte erschlossen, so „schwellen“ sogleich „im Mutterschosse“ der „Früchte“ „unzählige Keime“. „Und hier“, sagt Goethe,

„schliesst die Natur den Ring der ewigen Kräfte,
Doch ein neuer sogleich fasset den vorigen an,
Dass die Kette sich fort durch alle Zeiten ver-

länge,

Und das Ganze belebt, so wie das einzelne sei.“

Nicht anders als bei der Pflanze knüpft sich auch beim Tier, wenn es zu dem höchsten Grade seiner körperlichen Entwicklung gelangt ist, an das erwachsene Geschöpf ein neuer junger Spross, dem es bestimmt ist, die Art weiter zu erhalten und die Kette des Lebens durch alle Zeiten zu verlängern.

Es ist eine unermesslich grosse Aufgabe und eine Aufgabe von besonderem Reiz, im einzelnen zu verfolgen, in welcher Weise die Glieder, die die Kette des Lebens bilden, bei der Fortpflanzung miteinander verknüpft sind; kommt es doch zunächst darauf an, zu erforschen, wie überhaupt die Keime, die bei ihrer Entwicklung später die Eigenschaften der Eltern neu zu entfalten vermögen, im elterlichen Körper entstehen, alsdann, wie in den Fällen, in denen eine Trennung der Geschlechter stattgefunden hat, der männliche und weibliche Keim miteinander in Verbindung treten, um bei der Befruchtung zu einem einzigen Ganzen zu verschmelzen, weiterhin, in welcher Weise der Sprössling während seiner Entwicklung, solange es erforderlich ist, mit den elterlichen Geschöpfen noch in mehr oder weniger engem Zusammenhang gehalten wird, und schliesslich, wie die Natur diesen Zusammenhang zur gegebenen Zeit trennt, um dem jungen Geschlecht nun die volle Selbständigkeit des Daseins zu gewähren und ihm fortan die Sorge für das eigene Leben und für die weitere Erhaltung der Art allein zu übertragen.

Dabei handelt es sich nicht nur um die rein anatomischen Beziehungen zwischen der Mutter, oder, in seltenen Fällen, dem Vater und dem Kinde. Vielmehr kommen hier alle die tausendfältigen Erscheinungen der gesamten sogenannten Brutpflege in Frage, die durch ihre Mannigfaltigkeit und vielfach auch durch ihre Absonderlichkeit immer wieder unser grösstes Erstaunen erregen. Beim Menschen darf man wohl in dieses Gebiet der Brutpflege die ganze Zeit der elterlichen Erziehung zählen.

Es gehört hierzu also vor allem die Betrachtung der vielfach so ausserordentlich verwickelten Verrichtungen, die die Tiere bei der Brutpflege vornehmen, mögen wir diese oft rätselhaften Handlungen nun als die Wirkung von Reflexen oder Instinkten oder als Verstandesäusserungen auffassen, mag man sie physio-

logisch zu erklären versuchen¹⁾ oder sich von einem metaphysisch-philosophischen Standpunkt aus mit ihnen beschäftigen und beispielsweise mit Schopenhauer (35 a) den „Willen“ in der Welt zum Leben, — die Einheit des Willens in der Natur, die „den Bestand der Welt und ihrer Wesen möglich macht“, — oder mit Eduard v. Hartmann eine unbewusste, auf die Erzielung des Zweckmässigen gerichtete Intelligenz hier sich offenbaren sehen.

Jedenfalls handelt es sich bei diesen Vorgängen um Tatsachen, die für die noch viel zu wenig erforschte Tierpsychologie von grösster Wichtigkeit sind.

Im folgenden wollen wir uns mit derjenigen Form der Brutpflege näher befassen, bei der die innigste körperliche Verbindung zwischen Mutter und Kind hergestellt ist, nämlich mit der Schwangerschaft, und zwar will ich die Frage nach der biologischen Bedeutung, die der Schwangerschaft in der Stammesentwicklung, und nach der entwicklungsmechanischen Bedeutung, die ihr für die Entwicklung des Einzelwesens zukommt, zu erörtern versuchen.

I. Die biologische Bedeutung der Schwangerschaft in der Phylogenese.

Man pflegt die Tiere im Hinblick auf den Zeitpunkt, zu dem die Ausstossung der Eier oder ihrer höheren Entwicklungsstufen aus den mütterlichen Geschlechtsteilen erfolgt, in drei Gruppen einzuteilen, nämlich in Ovipare, Ovovivipare und Vivipare.

¹⁾ Nach Haecker (15) sind „die Instinkte als Lebensäusserungen zu betrachten, die ihre Ursache in Keimesvariationen haben und unter Wirkung von Züchtungsprozessen immer weiter vervollkommenet und spezialisiert worden sind“.

„Zu den oviparen Tieren“ können nach den Begriffsbestimmungen von R. Hertwig (20) „streng genommen nur solche gerechnet werden, bei denen das Ei zur Zeit der Geburt noch den Charakter einer einzigen Zelle hat.“

Bei der nächsten Stufe, den ovoviviparen Tieren, kommt bei der Geburt ein Gebilde zum Vorschein, das vermöge seiner Hüllen zunächst ebenfalls den Eindruck eines Eies macht. „Allein die ersten Entwicklungsstadien sind schon in ihre abgelaufen, so dass man beim künstlichen Sprengen der Eihäute einen mehr oder minder entwickelten Embryo herauschält.“

„In die Kategorie der ovoviviparen Tiere“, sagt Hertwig, „sind auch die Vögel zu rechnen, denn ihre Eier sind längere Zeit, ehe sie gelegt wurden, befruchtet worden, und haben die Bildung der Keimscheibe schon vollendet. Bei vielen Schlangen kann sogar bei der Ablage schon ein bereits zum Ausschlüpfen bereites Tier in der Eischale enthalten sein.“

Bei der dritten Gruppe, bei den Viviparen dagegen, „tritt aus den mütterlichen Geschlechtsteilen ein Tier hervor, welches seine Entwicklung abgeschlossen oder doch soweit fortgeführt hat, dass es ohne schützende Hüllen zu leben vermag“ [R. Hertwig (19)].

Unter den viviparen Tieren zeichnet sich nun eine Gruppe, die uns hier im besonderen beschäftigen soll, durch die Bildung eines Organes aus, das während der Schwangerschaft Mutter und Kind in anatomische und physiologische Verbindung bringt. Es ist dies die Plazenta, die bei ihrer höchsten, am vollkommensten beim Menschen erreichten Ausbildung geradezu eine Verwachsung zwischen Mutter und Frucht bedingt und nicht nur die Ernährung des Fetus durch Stoffe aus dem mütterlichen Organismus ermöglicht, sondern wechselseitig einen Stoffaustausch zwischen Mutter und Kind stattfinden lässt.

Eine Bestimmung des Begriffes „Plazentation“ gibt Grosser (13), dem wertvolle Untersuchungen über diesen Gegenstand zu verdanken sind, folgendermassen: „Plazentation“, sagt er, „ist die innige Verbindung (Aneinanderlegung oder Verwachsung) der Uterusschleimhaut mit dem Chorion, das von der Allantois (oder dem Dottersack) aus vaskularisiert wird, zur Vermittlung der Atmung oder Ernährung des Embryo und zur Abfuhr der von ihm gebildeten Zersetzungsprodukte.“

Betrachtet man nun die drei vorhin unterschiedenen Tiergruppen, die Oviparen, Ovoviviparen und die Viviparen näher, so zeigt sich, dass diese drei Gruppen keineswegs so scharf voneinander abgegrenzt sind, wie es auf den ersten Blick erscheinen könnte; es bestehen vielmehr Übergänge von einer zur anderen.

Was zunächst die oviparen Tiere anbetrifft, so gibt es unter ihnen solche, bei denen, wie bei den meisten Fischen und Seeigeln, die Eiablage in das Wasser erfolgt, und die Männchen alsdann die Befruchtung der Eier vollziehen, ohne dass sie mit den Weibchen dabei überhaupt in Berührung zu kommen brauchen. Dieser Fall stellt, besonders wenn gar keine weitere Brutpflege der Eltern stattfindet, das Extrem dar.

Bei einer anderen Gruppe dagegen, zu der die Frösche gehören, werden die Eier zwar auch unbefruchtet abgelegt, sie werden aber bereits während der Eiablage befruchtet¹⁾.

¹⁾ Der Begattungsprozess der Frösche vollzieht sich, wie Godlewski (12) schildert, „in der Weise, dass das Männchen den Rücken des Weibchens besteigt, es mit seinen vorderen Extremitäten stark hinter den Achseln umklammert, so dass die Daunen sich von unten in die Bauchdecken einpressen“ . . . „Am Schlusse des Begattungsaktes erfolgt entweder gleichzeitig bei beiden Geschlechtern oder zuerst beim Weibchen und gleich darauf beim Männchen die Entleerung der Geschlechtselemente. Die Spermatozoen gelangen also bei dieser Einrichtung entweder direkt auf die Eier oder in unmittelbare Nähe derselben, so dass die Besamung der Eier vollzogen ist“.

Wenn nun beispielsweise das Froschmännchen sein Weibchen umarmt und im Augenblick der Eiablage seinen Samen auf den Laich ergießt, so kommt ein solcher Vorgang einer inneren Befruchtung jedenfalls sehr nahe, und es scheint nur ein Schritt weiter zu sein zu solchen Tieren, bei denen die Eier entleert werden, nachdem sie den ersten Anfang ihrer Entwicklung im Körper der Mutter durchgemacht haben. In diesem Fall aber müsste man bereits von *Ovoviviparie* sprechen.

Es gibt aber sogar zwischen diesen beiden Möglichkeiten noch eine Mittelstufe; denn die Insekten besitzen zwar eine innere Befruchtung, ihre Eier aber beginnen erst sich zu furchen, nachdem sie den Mutterkörper verlassen haben [Doflein (11)].

Nicht minder als zwischen *Ovo-* und *Ovoviviparen* verwischen sich die Unterschiede auch zwischen *Oviparen* und *Lebendiggebärenden*; gibt es doch unter den *Oviparen* viele, bei denen die abgelegten Eier nachträglich noch ihre Entwicklung am oder im Körper eines der beiden Erzeuger durchmachen. Ja, es kann dies sogar in einer Weise geschehen, die geradezu der Schwangerschaft der *Plazentalier* an die Seite zu stellen ist.

Unter den vielen Beispielen, die sich hierfür anführen liessen, erwähne ich nur die folgenden [s. Doflein (11), Waldeyer (41), Wiedersheim (44)]:

Bei vielen Fischen, so bei manchen Welsen (*Siluroiden*) und sog. Maulbrütern (*Cichliden*), trägt entweder das Männchen oder das Weibchen die Eier während der Entwicklung im Munde. Das Weibchen ebenfalls eines Welses (*Aspredo batrachus*) klebt sich die Eier nach der Befruchtung an die

Haut der Bauchseite, „wobei jedes Ei in eine Art von kleinem Napf eingeschlossen ist“ [Doflein (11), s. auch Steche (38)].

Ähnlich wie die Welse und Maulbrüter macht es unter den Amphibien das Weibchen eines westafrikanischen Baumfrosches (*Hylambates breviceps*), das seine wenigen grossen Eier ebenfalls im Munde beherbergt.

Überhaupt zeigen sich gerade bei den Amphibien besonders eigenartige und hier bemerkenswerte Erscheinungen:

So findet sich Brutpflege am Körper des Vaters bei der in ihren Gewohnheiten so sonderbaren Geburtshelferkröte, bei der das Männchen dem Weibchen Geburtshilfe leistet, indem es ihm die Laichschnur aus der Kloake zieht. Diese Laichschnur wickelt das Männchen dann um seine Hintersehenkel und trägt sie so lange mit sich herum, bis die Eier zum Ausschlüpfen reif sind. Bei der Wabenkröte (*Pipa americana*) ferner gelangen die Eier auf eine nicht mit Sicherheit bekannte Weise — vielleicht unter Mithilfe des Männchens [Wiedersheim (44)] — auf den Rücken des Weibchens, wo ihrer etwa 100 dann in zellenartige Gruben eingeschlossen werden und sich bis zu fertigen schwanzlosen Stufen entwickeln. Die Zwischenwände zwischen den Waben scheiden eine Gallerte ab, und da diese vermutlich zur Ernährung des Embryo dient, so findet — wenigstens mit Wahrscheinlichkeit — bei *Pipa americana* eine Ernährung der Embryonen statt, die derjenigen der Embryonen höherer lebendiggebärender Tiere sehr ähnlich ist¹⁾. Schliesslich

¹⁾ Wiedersheim (44) sagt: „Wenn man die überaus starke Gefässversorgung der Wabenwand und den Umstand in Erwägung zieht, dass das Gesamtvolum des herangewachsenen Embryos das ursprüngliche Eivolum bedeutend übertrifft, so geht daraus zur Genüge hervor, dass das Dottermaterial zum Körperaufbau nicht genügen kann, sondern dass der Embryo eine weitere Nahrungszufuhr von der Wabenwand, d. h. von der Mutter aus, erfahren muss. Dabei ist allerdings schwer zu sagen wie das Junge zum Genuss der Nahrung kommt, ob dieselbe zunächst dem Dotter zuströmt und erst von hier aus resorbiert wird oder ob selbständige Schluckbewegungen mit dem Mund ausgeführt werden“.

nenne ich noch den schwanzlosen Batrachier *Rhinoderma*. Bei diesem Geschöpf werden die Eier in den Kehlsack des Männchens abgelegt und bleiben hier bis zur Metamorphose. Nach dem Verbrauch des Dotters verkleben sie ziemlich innig mit der Wand des Sackes und werden durch Diffusion ernährt. „Gerade dieser letztere Vorgang“, sagt Grosser (13), „ist physiologisch dem der Plazentation gleichartig, so dass man von trächtigen Männchen sprechen könnte.“

Was schliesslich die ovoviviparen Tiere in ihrem Verhältnis zu den Viviparen anbetrifft, so bringen, wie schon erwähnt, viele Schlangen — ich nenne die Ringelnatter — ihre Eier erst auf solcher Entwicklungsstufe zur Welt, dass schon ein zum Ausschlüpfen bereites Tier in der Eihülle vorhanden ist, und auch bei einheimischen Eidechsen, wie bei der Zaun- und Smaragdeidechse, enthalten die frisch abgelegten Eier „bereits Embryonen mit rotem Blut und pulsierendem Herzen“ [Grosser (13)]. Derartige Schlangen und Eidechsen sind also sozusagen beinahe lebendiggebärend.

Andererseits zerreißen selbst beim Menschen normalerweise die Eihäute erst kurz vor der Geburt, und pathologischerweise geschieht es sogar dann und wann einmal, dass beim Menschen ein reifes Kind noch in seinen Eihäuten und das Ei somit als Ganzes geboren wird, im Grunde genommen also durchaus vergleichbar und nur gradweise abweichend von dem, wie es bei gewissen ovoviviparen Tieren der Fall ist.

Um die Unterschiede noch mehr zu verwischen, kommt hinzu, dass die Entwicklungsstufe, auf der die Jungen lebendiggebärender Tiere zur Welt gelangen, eine ausserordentlich verschiedene ist. Die niedrigste Stufe unter den lebendiggebärenden Säugern nehmen bekanntlich die Beuteltiere ein. Ihr Junges ist eine Frühgeburt, ein winzig kleiner nackter Embryo; beim mannshohen Riesenkänguruh z. B. ist er nicht länger als ein kleiner Finger, so unreif, dass er nicht

entfernt imstande wäre, ausserhalb des Beutels der Mutter weiterzuleben [Heck (17)]. Beddard [zit. nach Heck (17)] erklärt aus gewissen Gründen das Beuteltierjunge geradezu für eine wirkliche Larve, mit besonderen, nur für das Larvenleben passenden Einrichtungen.

Zweifellos hat also R. Hertwig (20) recht, wenn er sagt, „dass zwischen ‚Eier legen‘ und ‚lebendig gebären‘ keine scharfe Grenze gezogen werden kann, und dass man sich hüten muss, den hier zutage tretenden Unterschieden grössere Bedeutung beizumessen“.

Wir gelangen nun zu einem weiteren Punkt:

Nach dem Vorgang von Aristoteles hat seinerzeit Linné den Versuch gemacht, die Tiere je nach der Art des Gebildes, das sie zur Welt bringen, systematisch einzuteilen [R. Hertwig (19)]. Wir wissen heute, dass eine solche Einteilung ganz unmöglich wäre, da sich unter vielen nahe verwandten Tieren in dieser Beziehung ganz erhebliche Verschiedenheiten zeigen.

So kommen z. B. bei den Insekten, Fischen, Amphibien, Reptilien neben eierlegenden Formen lebendiggebärende vor. Besonders bemerkenswert sind die Würmer. Unter ihnen legt in der Klasse der Fadenwürmer der Spulwurm kurze Zeit nach der Befruchtung unentwickelte Eier ab; beim Springwurm (*Oxyuris vermicularis*) dagegen enthalten die Eier schon bei ihrer Geburt einen Embryo, und die Trichine schliesslich ist lebendiggebärend [Doflein (l. c. 11) S. 617; R. Hertwig (l. c. 19) S. 278 ff.]. Wir sehen hier also, dass innerhalb einer einzigen Klasse ein allmähliches Vorwärtsschreiten von der Oviparie zur Viviparie stattfindet.

Aber sogar ein und dasselbe Tier kann sich unter verschiedenen Umständen ungleich verhalten, wie das von *Proteus anguineus*, dem Olm der Adelsberger Grotte, bekannt ist; denn

unter normalen Verhältnissen ist dieses Tier lebendiggebärend, bei erhöhter Temperatur aber legt es Eier [R. Hertwig (19)].

Hervorzuheben ist, dass selbst die Bildung einer Plazenta, das charakteristische Merkmal der höchsten Säugetiere, vereinzelt schon auf viel niedrigerer Tierstufe beobachtet wird. Plazentabildung lässt sich nämlich, wie schon Aristoteles wusste, aber erst Johannes Müller neu bestätigt hat, bereits bei lebendiggebärenden Haien feststellen. Sie findet sich unter den Fischen ferner bei dem zu den lebendiggebärenden Zahnkarpfen (Cyprinodonten) gehörenden Knochenfisch *Anableps*.

Allerdings ist entwicklungsgeschichtlich die Plazenta bei den Fischen von anderer Art als bei den eigentlichen Plazentaliern. R. Hertwig (19), Doflein (11). Sie unterscheidet sich nämlich dadurch von der Plazenta der Säugetiere, „dass ihre Gefässe, welche in die Wand des Uterus eindringen und vielleicht Nahrung aus dem Blut der Mutter saugen, vom Dottersack, nicht wie bei den Säugetieren, von der Allantois, geliefert werden“.

(R. Hertwig.)

Dass unter den Amphibien im Kehlsack des Rhinoderma-Männchens eine Form von Plazentation vorkommt, habe ich vorhin schon erwähnt.

Bei den Beuteltieren geschieht die Ernährung in der Gebärmutter durch Ausscheidung der Uteruswand, der Regel nach ohne dass sich eine Plazenta bildet. Dementsprechend rechnet man die Beuteltiere nicht zu den Plazentaliern. Indessen wurde auch unter ihnen bei einigen, nämlich beim Beutelmarder (*Dasyurus*) und beim Kurznasenbeuteldachs (*Perameles obesula*) [vgl. Heck (16), Strahl (39)] eine ausgeprägte unzweifelhafte Plazenta nachgewiesen¹⁾.

Trotz dieser scheinbaren Unregelmässigkeiten zeigt sich aber, wenn man den Blick auf das Ganze richtet, doch, dass auf den höheren Organisationsstufen der Tiere Ovoviviparie

¹⁾ Diese Plazenta wird bei *Dasyurus* vom Dottersack, bei *Perameles* auch von der Allantois vaskularisiert. [Vgl. Strahl (33).]

und Viviparie allmählich das Übergewicht der Oviparie gegenüber gewinnen. Unter den drei höchsten Klassen des Tierreichs, den Reptilien, Vögeln und Säugetieren gibt es dementsprechend nur noch Ovovivipare und Vivipare, und die höchsten, die Säugetiere, mit Ausnahme nur der Kloakentiere, bringen sämtlich lebende Junge zur Welt.

Was aber die Plazentarbildung im besonderen anbetrifft, so springt, trotz ihrer Anfänge bei niedrigeren Tieren, die Tatsache ins Auge, dass es unter den Säugetieren wiederum gerade die höchsten sind, bei denen diese innigste Verbindung zwischen Mutter und Kind zur Regel und zum typischen Merkmal geworden ist.

Es ist ferner eine ausserordentlich bemerkenswerte Erscheinung, dass unter den Plazentaliern selbst die Verbindung zwischen Mutter und Frucht in der Plazenta im grossen und ganzen wieder eine um so innigere wird, je höher man in der Reihe dieser Tiere hinaufsteigt, die innigste schliesslich beim Menschen. Auf diese Tatsache hat Grosser (13, 14) gehörend hingewiesen. Immer mehr sind nämlich, wie dieser Forscher es schildert, während der phylogenetischen Entwicklung der Tiere die Scheidewände fortgefallen, durch die der Embryo im Uterus ursprünglich vom mütterlichen Blute getrennt war; immer näher ist dementsprechend der Fetus während der phylogenetischen Entwicklung an das mütterliche Blut herangerückt, an die Quelle aller Stoffe, mit denen er sich bei den Plazentaliern während seiner Entwicklung ernährt.

Es ergibt sich dies, wenn man den feineren Aufbau der Plazenta bei den verschiedenen Säugetierarten vergleicht und die Gewebsschichten feststellt, die bei den einzelnen Arten das mütterliche Blut vom kindlichen trennen. So befinden sich beispielsweise beim Schwein, einem verhältnismässig niedrig stehenden Plazentalier, zwischen Chorionepithel und

mütterlichem Blute noch drei Gewebsschichten, nämlich das mütterliche Uterusepithel, eine Bindegewebsschicht und das Endothel mütterlicher Kapillaren. Bei den am höchsten stehenden Formen, beim Affen und Menschen dagegen, taucht der Trophoblast unmittelbar in das im intervillösen Raum fliessende, ihn somit direkt umspülende mütterliche Blut ein. Die hierin zutage tretenden anatomischen Unterschiede sind selbstverständlich für den Stoffaustausch zwischen Mutter und Frucht auch in physiologischer Hinsicht von grösster Wichtigkeit.

Grosser (13) spricht auf Grund seiner Arbeiten die Ansicht aus, dass die verschiedenen Plazentarformen sich „sehr gut in eine fortlaufende aufsteigende Reihe ordnen“ lassen und dass „im grossen und ganzen“ „die aufsteigende Reihe auch mit der aufsteigenden Organisationshöhe der Säugetierordnung zusammenfällt“. Bonnet (9) andererseits zeigte, wie von den Beuteltieren aufwärts bis herauf zum Menschen sich das Bestreben nach immer intensiverer Ernährung der Keim- und Fruchtblasen im Uterus erkennen lässt. —

Fassen wir das Gesagte zusammen, so sahen wir zunächst, dass zwischen eierlegenden und lebendgebärenden Arten keine scharfen Unterschiede, sondern allmähliche Übergänge bestehen. Es zeigte sich ferner, dass im grossen und ganzen mit der höheren Organisationsstufe, die die Tiere erreicht haben, Ovoviviparie und Viviparie an Verbreitung zunehmen und somit die Beziehungen zwischen Embryo und Mutter bei ihnen innigere geworden sind.

In wie hohem Masse dies zutrifft, erhellt noch mehr, wenn man die Dinge nicht nur von der rein anatomischen Seite betrachtet, sondern die gesamten Bedingungen der Brutpflege berücksichtigt; denn bei den Wirbellosen sind, wie Doflein (11) in seinem schönen Werk über „das Tier als Glied der Naturganzen“ sagt, „Fälle elterlicher Fürsorge für die abgelegten und befruchteten Eier sehr selten“;¹⁾ fast stets findet man

¹⁾ Allerdings gibt es von dieser Regel sehr bemerkenswerte Ausnahmen. So beruht bei den Insekten die ganze Entwicklung ihrer Staatenbildung „auf der fortgesetzten Sorge um die Nachkommenschaft“

vielmehr, dass Vater und Mutter die Eier sich selbst überlassen. Unter den Wirbeltieren dagegen sind die höchsten geistigen Fähigkeiten bei zahllosen Arten, und bei den an der Spitze des Tierreichs stehenden fast überall, in den Dienst der Brutpflege gestellt. Schon bei den Fischen nehmen sich, wie Steche (38) schildert, viele „der Brut an, halten die kleine Schar zusammen und bewahren sie gegen den Feind“. Bei Vögeln und Säugetieren bleiben im allgemeinen lange Zeit nach der Vollendung der embryonalen Entwicklung die Beziehungen der Jungen mit den Erzeugern, oder wenigstens mit der Mutter, noch erhalten und notwendig, wenn die Jungen am Leben bleiben sollen. Die Brutpflege ist dadurch zu einem besonderen Merkmal dieser am höchsten stehenden Klassen geworden, und die Art, wie sie ihre Nachkommen in der ersten Zeit nach der Geburt ernähren, ist ja das Kennzeichen, nach dem die Säugetiere den Namen tragen.

Zu welchem Ergebnis führen nun für unsere Betrachtung der allgemeinen biologischen Bedeutung der Schwangerschaft diese phylogenetischen Tatsachen?

Ich glaube, man darf aus ihnen zunächst den Schluss ziehen, dass — unter vielen Schwankungen — eine allmähliche phylogenetische Entwicklung zur Schwangerschaft und zur Plazentation als derjenigen Form der Trächtigkeit, die die engste Verknüpfung zwischen Mutter und Frucht gewährleistet, stattgefunden hat.

Von besonderer Wichtigkeit aber scheint mir die Feststellung, dass — unabhängig von der allgemeinen phylogenetischen Entwicklung der Tiere — in verschiedenen Klassen ausser der Reihe bei einzelnen Arten Viviparie eintrat, obwohl nahe Verwandte noch eierlegend sind, und dass sich der Übergang von der Oviparie zur Viviparie als ein allmählicher nicht nur im Gesamtbereich der Tiere, sondern, wie das Beispiel der Fadenwürmer zeigte, auch innerhalb einer einzelnen Klasse für sich nachweisen lässt. Besonders bemerkenswert scheint mir ferner, dass einzelne Gruppen lebendgebärender Tiere ausser der Reihe in auf-

Doflein (11), und zahlreiche Wirbellose — ich nenne als Beispiel nur die Skorpione — tragen ihre Eier, Embryonen oder Jungen lange Zeit in oder an ihrem Körper herum.

fallend ähnlicher Weise sogar zur Ausbildung einer Plazenta gelangt sind.

Die biologische Bedeutung dieser Erfahrungen ist, soweit ich erschen kann, bisher nicht genügend gewürdigt worden, wenn auch z. B. Wiedersheim (44) in einem interessanten Aufsatz über „Brutpflege bei niederen Wirbeltieren“ die Frage nach der Entstehung der mannigfachen und wunderbaren Wege aufgeworfen hat, die man gewisse Fische und Amphibien bei der Brutpflege einschlagen sieht. Wiedersheim (44) sucht diese Erscheinungen lediglich auf Auslese im Kampfe ums Dasein im Darwin-Weismannschen Sinne zurückzuführen.

So hoch, aber auch die Bedeutung der natürlichen Zuchtwahl zu bewerten ist, so scheint es mir doch fraglich, ob darin allein die Tatsache hinreichende Erklärung findet, dass in verschiedenen Tierklassen eine so auffallend gleichartige Entwicklung zur Schwangerschaft und Plazentation stattgefunden hat.

Ich möchte dazu vielmehr folgendes bemerken:

Eine der wichtigsten, gerade in neuerer Zeit wieder in den Vordergrund getretenen Streitfragen in der Deszendenzlehre ist es [s. u. a. O. Hertwig (18)], ob die Entwicklung der Lebewesen zu höheren Formen lediglich durch äussere Umstände bedingt war, oder ob, wie dies vor allem Nägeli (29) angenommen hat, die Entwicklung im Laufe der Zeiten aus inneren Ursachen in bestimmter Richtung vorwärts schritt; man hat in diesem Sinne von einem, die phylogenetische Entwicklung beherrschenden „Prinzip der Progression“ gesprochen. Nägeli¹⁾ selbst sagt: „Vervollkommnung in meinem Sinne ist also nichts anderes, als der Fortschritt zum komplizierten Bau und zu grösserer Teilung der Arbeit, und würde, da man im allgemeinen geneigt ist, dem Worte mehr

¹⁾ Zit. nach O. Hertwig (17).

Bedeutung zu gewähren als dem ihm zugrunde liegenden Begriff, vielleicht besser durch das unverfängliche Wort ‚Progression‘ ersetzt.“

Die Vorstellung, dass die phylogenetische Entwicklung etwa ausschliesslich auf einem solchen Prinzip der Progression aus inneren Ursachen beruht, ist allerdings von der Hand zu weisen¹⁾. Wenigstens würde eine solche Annahme nicht ein naturwissenschaftliches Verständnis dafür ermöglichen, dass die Lebewesen ihrer Umgebung und ihren Lebensbedürfnissen in einer, ihre „Dauerfähigkeit“ [W. Roux (33)] gewährleistenden wunderbaren Weise angepasst sind²⁾.

Weit eher aber liesse sich die Anpassung der Lebewesen an die Aussenwelt mit der Annahme in Einklang bringen, dass innere und äussere Faktoren während der Stammesentwicklung Hand in Hand miteinander wirkten, geradeso, wie dies bei der Entwicklung eines Einzelwesens der Fall ist; denn die Richtung, die die Entwicklung jedes einzelnen Geschöpfes nimmt, ist ja zwar im wesentlichen in den inneren, im Keime ruhenden Anlagen begründet, äussere Umstände aber beeinflussen trotzdem den Entwicklungsgang in bestimmten Grenzen und führen vermöge eines „Kampfes der Teile im Organismus“ (W. Roux) Anpassungen herbei.

Der Lehre von der natürlichen Zuchtwahl bliebe bei dieser Auffassung ihre grosse Bedeutung gewahrt; denn indem die natürliche Zuchtwahl die Ausmerzung der nicht dauerfähigen Variationen³⁾ bewirkt und zur Auslese der

¹⁾ Auch Nägeli (29) selbst hat nicht eine ausschliessliche Wirkung der Prinzips des Progression angenommen.

²⁾ Siehe hierzu die Kritik der Nägelistischen Theorie bei Karl Weigert (42).

³⁾ Dass das Auftreten der Variationen nicht durch natürliche Zuchtwahl erklärt werden kann, sondern dass natürliche Zuchtwahl Variationen, voraussetzt, ist selbstverständlich. „In der Tat“, sagt mit Recht Jensen (20), „setzt Darwin immer als ganz selbstverständliche Vorbedingung für das bedeutungsvolle Wirken der Selektion bei den Organismen die „„Neigung zur Variation““ voraus“.

ihren Lebensbedingungen am besten angepassten Geschöpfe führt, müsste sie unter allen Umständen dem Gesamtbild der Lebewelt in gleich hoher Masse schliesslich den Stempel aufdrücken, wie der Kampf der Teile im Organismus ihn in letzter Linie der äusseren Gestalt und inneren Beschaffenheit des Einzelwesens aufprägt (Roux' Periode der funktionellen Gestaltung):

Ich schliesse mich daher durchaus Roux (35) an, der in einer Kritik des neuen O. Hertwigschen Werkes über „das Werden der Organismen“ die Ansicht ausspricht, „dass mit dem Fortschreiten exakter Untersuchungen sowohl der züchtenden Naturlauslese Darwins wie besonders der Teillauslese ein erheblich grösserer Anteil an der Phylogenese zuerkannt werden wird, als es seitens Hertwigs geschehen ist“.

Die Ansicht aber, dass doch auch nicht allein äussere Bedingungen und natürliche Zuchtwahl, sondern daneben auch innere Faktoren eine wichtige Rolle in der Stammesentwicklung spielen, findet ihre Hauptstütze in folgendem:

Einzelne Organe, wie das Sehorgan, zeigen in verschiedenen Tierarten eine auffallend ähnliche Neigung zur Vervollkommnung. O. Hertwig (18) weist hinsichtlich des Sehorganes im besonderen darauf hin, dass die „Kephelopoden ein ebenso kompliziert eingerichtetes Auge wie die Wirbeltiere besitzen, obwohl sie mit ihnen in keinem genetischen Zusammenhang stehen, und dass auch dieses Auge, obwohl es aus einem anderen Zellmaterial und auf anderen ontogenetischen Wegen gebildet worden ist, doch nach demselben Grundplan, mit Retina, Glaskörper, Linse, Ciliarkörper, Iris, Hornhaut, Augenlidern, Augenmuskeln, ausgeführt ist“.

Ganze Tiergruppen ferner, so die Beuteltiere und die Plazentalier, lassen eine geradezu parallele Entwicklung erkennen, so dass man die einzelnen Ordnungen der Beuteltiere denen der Plazentalier an die Seite stellen kann.

Bei der Verschiedenartigkeit der Lebensbedingungen, unter denen die verschiedenen Formen ihr Dasein führen, legen

diese und ähnliche Tatsachen den Gedanken nahe, dass man es hier mit einer phylogenetischen Entwicklung zu tun habe, die trotz der Verschiedenheit der Verhältnisse eben deshalb mehr oder weniger gleichartig fortschritt, weil innere Ursachen die allmähliche Aufeinanderfolge der Formen mitbestimmen¹⁾. Mit anderen Worten, es scheint sich hierin eine Gesetzmässigkeit zu offenbaren, die in der Organisation des Lebendigen ursprünglich begründet ist und die demgemäss der Stammesentwicklung in ähnlicher Weise eine bestimmte Richtung gibt, wie die im Ei enthaltenen Anlagen dem Einzelwesen seinen Entwicklungsgang in den Grundzügen vor schreiben.

In diesem Sinne sagt auch Richard Hertwig (19): „In allen Tierarten sehen wir den Fortschritt vom Niederen zum Höheren sich vollziehen, vielfach in ganz ähnlicher Weise, trotzdem die Grundzüge der Organisation in den einzelnen Tierstämmen durchaus verschieden sind.“ „Darin erblicken wir eine Tendenz zur Vervollkommnung, welche, da sie überall vorkommt, eine notwendige Konsequenz der in den Organismen gegebenen Entwicklungsbedingungen ist²⁾.“

Unsere Betrachtung hat nun ergeben, dass auch hinsichtlich der Entstehung einer immer inniger werdenden Verbindung zwischen Mutter und Embryo und hinsichtlich der Ausbildung eines bestimmten, diese Verbindung bewerkstellenden Organs, nämlich der Plazenta, eine solche eigentümliche, im Bereich ganz verschiedener Tierklassen gleichartige Entwicklungsrichtung vorzuherrschen scheint; denn ob-

¹⁾ O. Hertwig sagt: „Während in der Ontogenese die fortschreitenden Veränderungen sich sehr rasch vollziehen, ist die Progression in der Phylogenese an sehr lange Zeiträume gebunden und erfolgt daher für unser Wahrnehmungsvermögen unmerklich.“ [S. O. Hertwig l. c. (17). S. 677.]

²⁾ Den Ausdruck „Vervollkommnung“ halte ich nicht für berechtigt. Was wir feststellen, ist nur Entwicklung in einer bestimmten Richtung (s. oben S. 370, 371).

wohl beim ontogenetischen Aufbau der Plazenta Unterschiede bestehen, obwohl das eine Mal der Dottersack, das andere Mal die Allantois sich an ihrer Bildung beteiligt, obwohl die Lebensbedingungen für einen Haifisch, ein Rhinoderma-Männchen, einen Beutelmarder und ein Kaninchen ganz verschiedene sind, wird doch bei ihnen allen in der Plazenta ein sehr ähnliches Organ in den Dienst der Fortpflanzung gestellt.

Die Annahme einer inneren Gesetzmässigkeit bei der Entwicklung der Lebewesen findet hiernach auch in der Lehre von der Schwangerschaft und Plazentation eine Stütze.

Können wir uns nun eine Vorstellung davon machen, von welcher ursprünglichen Eigenschaft des Eies oder des mütterlichen Organismus die Entwicklung zur Schwangerschaft in der Phylogenese ihren Ausgang genommen hat?

Bei der Entstehung des Einzelwesens besitzt, wie wir wissen, das Ei der höheren Säugetiere und des Menschen die Eigentümlichkeit, wahrscheinlich schon während seiner Wanderung durch den Eileiter — also alsbald nach seiner Befruchtung — einen chemischen Einfluss (durch Hormone) auf den mütterlichen Körper auszuüben. Wie Robert Meyer (28) in einer schönen Arbeit zu zeigen sucht, liegt ein solcher frühzeitiger Einfluss z. B. der Ausbildung des Corpus luteum graviditatis zugrunde¹⁾. Wenn der Keim alsdann in seiner Entwicklung etwas weiter vorgeschritten ist, übt er, wahrscheinlich durch Fermente [Grosser (13)],

¹⁾ Robert Meyer (28) sagt: „Mit den nachweisbaren Änderungen im Ovarium unter dem Einflusse des Eies ist nur ein kleiner Teil jener Gesamterscheinungen im Körper zu kurzer Darstellung gebracht, welche von der Eireifung und Befruchtung in Abhängigkeit stehen; zu einem Verständnis aller hiermit direkt oder indirekt einhergehenden Umwälzungen ist ein weiter Weg. Die Anatomie kann nur auf einzelne kausale Zusammenhänge hinweisen, der Chemie gehört das letzte Wort.“ — R. Meyer nimmt übrigens auch eine Hormonwirkung sogar des unbefruchteten Eies an.

eine weitere chemische Wirkung aus, die die Einbettung oder Einnistung des Eies veranlasst und seine Ernährung auf dem mütterlichen Boden ermöglicht. Das Ei hat dann, wie man sagt, die „Tendenz“ erlangt, sich selbständig im Mutterleibe einzupflanzen.

Wir wissen ferner, dass chemotaktische Reize in der organischen Welt überhaupt die grösste Bedeutung haben. Nicht nur bei der Anlockung der Ei- und Samenzellen der selben Art aneinander spielen sie bei Pflanzen und wahrscheinlich auch bei Tieren eine wichtige Rolle (Pfeffer u. a.), auch bestimmte Gewebe des Körpers werden bei der Ausbildung der Organe im Embryonalleben wahrscheinlich durch chemotaktische Einflüsse in ihrem Wachstum in bestimmte Richtung gelenkt¹⁾. Von einzelnen Zellen stehen ferner die Wanderzellen wohl zweifellos unter der Herrschaft chemotaktischer Reize, und auch mehrzellige Geschöpfe werden wahrscheinlich vielfach durch ähnliche Ursachen zueinander hingeführt und miteinander in Beziehung gebracht, wie Männchen und Weibchen mancher Arten zur Zeit der Begattung und wie Parasiten mit ihren Wirtstieren.

Mir scheint daher der Gedanke nicht von der Hand zu weisen zu sein, dass das Ei die Fähigkeit zur biochemischen Beeinflussung seines Muttertieres in der Phylogese nicht erst bei den Säugetieren erworben hat. Vielmehr liegt hier vielleicht eine ursprüngliche Eigentümlichkeit des Eies vor, die schon von Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung an, oder doch wenigstens schon auf niedriger Tierstufe, ausgeprägt war.

Ich halte es dementsprechend nicht für unwahrscheinlich, dass viele Brutpflegeinstinkte niederer Tiere schon durch einen biochemischen Reiz des noch im Mutterleib befindlichen reifen Eies ausgelöst werden, den es

¹⁾ Vgl. A. Fischel (11 a) und Bruno Wolff (42) „über fetale Hormone“

vor oder nach seiner Befruchtung ausübt, — ähnlich wie man heute annimmt, dass vom Ei gebildete chemische Stoffe beim menschlichen Weibe körperliche und psychische Schwangerschaftsreaktionen hervorrufen.

Vor allem aber könnte schon auf niedriger Tierstufe durch chemische Beziehungen zwischen dem Ei und dem mütterlichen Organismus der Antrieb gegeben gewesen sein, das Ei nach seiner Ausstossung aus dem Eierstock und nach der Befruchtung mit der Erzeugerin auch weiterhin in Verbindung zu halten.

In den phylogenetischen Anfängen mögen diese biochemischen Beziehungen nur ausgereicht haben, eine lockere Haftung des Keimlings im mütterlichen Körper zu ermöglichen oder seine frühzeitige Ausstossung aus ihm zu verhindern¹⁾. Mit dem Vorwärtsschreiten der Stammesentwicklung aber dürfte dann das Ei mit einer in seiner Organisation begründeten Gesetzmässigkeit allmählich die Möglichkeit erlangt haben, seine Beziehungen zur Mutter immer inniger zu gestalten.

Man darf daher wohl die Vermutung aussprechen, dass in spezifischen biochemischen Beziehungen, die schon auf niedriger Tierstufe zwischen dem Ei und seiner Erzeugerin bestanden, die Ursache jener Entwicklung gegeben war, die auf der höchsten Stufe der Phylogenese zur Plazentation führte. —

Wie erklärt es sich dann aber, dass die phylogenetische Entwicklung zur Schwangerschaft, wie oben erörtert, nur unter so erheblichen Schwankungen sich vollzog? Wie erklärt es

¹⁾ Es verdient dabei der Erwähnung, dass das Ei keineswegs überall nur passiv bewegt wird, sondern bei manchen niederen Tieren (Cölienteraten) eigener amöboider Bewegung fähig ist [Godlewski (12a)].

sich ferner, dass sogar nahe verwandte Arten so erhebliche Unterschiede in ihrer Fortpflanzungsweise zeigen?

Zunächst kommt hierbei in Betracht, dass die Möglichkeit, einen symbiotischen Konnex zwischen Mutter und Ei herzustellen, im allgemeinen überhaupt nur dann sich darbietet, wenn der Entwicklung eine innere Befruchtung voranging; denn bei äusserer Befruchtung tritt ja häufig, noch ehe die Keimzellen beider Geschlechter zur Vereinigung kommen, eine so erhebliche räumliche Trennung zwischen den Erzeugern und ihren Keimzellen ein¹⁾, dass eine Wiederverbindung des Eies mit dem mütterlichen Organismus ohne weiteres ausgeschlossen wird.

[Um so mehr spricht es im Sinne der oben geäusserten Vermutung biochemischer Beziehungen zwischen dem Ei und seiner Erzeugerin, dass zuweilen sogar bei äusserer Befruchtung besondere Instinkte und anatomische Eigentümlichkeiten eine Entwicklung der Eier am oder im Körper der Mutter — wenn nicht gar des dem befruchteten Ei biochemisch vielleicht nicht minder verwandten Vaters — zustande kommen liessen (Wabenkröte u. a.).]

Die Viviparie musste andererseits auch bei innerer Befruchtung in den Fällen unterbleiben, in denen sie die Dauerfähigkeit der betreffenden Klasse oder Art beeinträchtigt hätte. Den Hergang hätte man sich wohl in dem Sinne vorzustellen, dass bei gewissen Klassen und Arten mit innerer Befruchtung unter den auftretenden Variationen und Mutationen im Kampfe ums Dasein nur solche zur Auslese gelangten, bei denen infolge anatomischer und sonstiger Besonderheiten die Möglichkeit einer Einpflanzung des Eies im mütterlichen Boden nicht gegeben war.

¹⁾ „Die männlichen und die weiblichen Geschlechtselemente werden nach aussen entleert und zwar oft in ganz beträchtlicher Entfernung voneinander“. Godlewski (12).

Dabei braucht bei den betreffenden Variationen und Mutationen die ursprüngliche Tendenz zur Haftung oder Einbettung des Eies im mütterlichen Organismus keineswegs gefehlt zu haben oder herabgesetzt gewesen zu sein. Man könnte vielmehr daran denken, dass etwa durch schnelle Bildung einer festen Eischale oder durch anderweitige sekundäre Veränderungen des Eies oder auch durch Eigentümlichkeiten der mütterlichen Geburtswege die Einpflanzung verhindert wurde. (Die klinischen Erfahrungen über Sterilität sprechen ja dafür, dass auch beim menschlichen Weibe nicht jeder Uterus imstande ist, dem normalen befruchteten Ei den Boden für seine Ansiedelung zu gewähren.)

Wenn es also beispielsweise unter den Vögeln nur Ovivipare, aber, trotz ihrer hohen Stellung im Tiersystem, keine Viviparen gibt, so dürfte der Grund wohl darin zu erblicken sein, dass lebendgebärende Vögel nicht dauerhaft gewesen wären; denn mit dem Bewegungsbedürfnis dieser Tiere in der Luft würde eine langdauernde Belastung mit dem Embryo wohl kaum vereinbar sein, eine Ansicht, die ähnlich auch Grosser (13) ausgesprochen hat. Es werden also, als die Vögel entstanden, unter den vorhandenen Variationen oder Mutationen nur solche zur Auslese gelangt sein, bei denen der Neigung zur Ansiedelung des Eies im Mütterleib durch besondere Umstände sozusagen ein Riegel vorgeschoben war. —

Ich bin mir selbstverständlich bewusst, dass ich damit zunächst nur zu Hypothesen gelangt bin. Wenn ich sie trotzdem hier wiedergebe, so geschieht es, weil die Frage nach der phylogenetischen Entstehung der Schwangerschaft, soweit ich ersehen kann, bisher noch keine Erörterung gefunden hat und weil ich

glaubte, dass meine Ausführungen zur weiteren Aussprache und vielleicht auch zu Forschungen auf diesem Gebiet anregen können.

Meine Schlüsse fasse ich in folgenden Sätzen zusammen:

1. So wie das Sehorgan in verschiedenen Tierarten und unter ganz verschiedenen Verhältnissen eine auffallend ähnliche Entwicklungsrichtung erkennen lässt, entwickelten sich auch die Beziehungen zwischen Mutter und Ei in verschiedenen Tierklassen phylogenetisch in auffallend ähnlicher Richtung. Im besonderen zeigt sich dies an dem Auftreten der Plazentation in ganz verschiedenen Tierklassen.

2. Die Tatsachen stützen die Vermutung, dass die Eigenschaften des tierischen Eies, die bei seiner Ansiedelung im mütterlichen Organismus bei den Plazentaliern wirksam sind, nicht erst beim Auftreten der höheren Säugetiere in der Phylognese erworben wurden. Vielmehr bestanden vermutlich schon von Beginn der geschlechtlichen Fortpflanzung an oder wenigstens schon auf niedriger Tierstufe biochemische Beziehungen zwischen dem sich entwickelnden Ei und dem Mutterkörper, die den ersten Anlass zur Entstehung von Ovoviviparie und Viviparie gegeben haben.

3. Die phylogenetische Betrachtung der Entwicklung der Schwangerschaft und Plazentation spricht für die Annahme, dass neben „äusseren“ Einflüssen — neben Auslese im Kampf ums Dasein und vielleicht noch manchen anderen, uns noch unbekanntem Wirkungsweisen — auch „innere“ Entwicklungsfaktoren bei der Entstehung der Arten eine Rolle spielten.

II. Die entwicklungsmechanische Bedeutung der Schwangerschaft in der Ontogenese.

Ich wende mich nunmehr der ontogenetisch-entwicklungsmechanischen Bedeutung der Schwangerschaft und damit der Frage zu, welchen besonderen Einfluss die Schwangerschaft auf die Entwicklung des im Mutterleib befindlichen Embryo oder Fetus ausübt.

Dieser Betrachtung muss ich auf Grund der Lehre Wilhelm Roux' einige allgemeine Bemerkungen vorausschicken:

W. Roux hat die Faktoren, die die Entwicklung eines Lebewesens aus dem Ei bis zur Reife bewirken, in zwei Gruppen eingeteilt, und die einen als Determinationsfaktoren, die anderen als Realisationsfaktoren bezeichnet.

Unter Determinationsfaktoren versteht Roux (34) diejenigen, welche die Art des Geschehens, sei es des Ganzen oder seiner Produkte, in der Entwicklung bestimmen, unter Realisationsfaktoren dagegen Faktoren, die lediglich die Ausführung des Bestimmten bewirken.

Da jedes Lebewesen einer Art verschieden von dem einer anderen Art ist, so sind auch die Determinationsfaktoren für jedes Lebewesen einer anderen Art in der Eigenschaft oder in der Konfiguration entsprechend andere, andere also für ein Meerschweinchen als für ein Kaninchen, andere für einen See stern als für einen Seeigel, ja, streng genommen, sind sie sogar innerhalb einer jeden Art etwas verschiedene für jedes einzelne Geschöpf.

Die Realisationsfaktoren dagegen, die z. B. in Wärme, Licht, Sauerstoff und sonstiger Nahrung bestehen, sind bei vielen Lebewesen oder deren Organen die gleichen.

Die Realisationsfaktoren bestimmen also nicht, ob aus dem Ei usw. ein Gebilde mit den besonderen Eigenschaften

eines Fisches, eines Huhnes oder eines Menschen, eine Primel oder Tulpe wird. All dies ist durch die Determinationsfaktoren bereits unabänderlich festgelegt. Damit es aber zur Ausführung des Bestimmten kommt, sind die Realisationsfaktoren unbedingt erforderlich [Roux (34)].

Welche Bedeutung hat, von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet, in der ontogenetischen Entwicklung die Schwangerschaft?

Wir wissen, dass die vererbaren Eigenschaften des Vaters und der Mutter in den beiderseitigen Keimzellen enthalten sind, die bei der Zeugung zur Vereinigung gelangen.

Ei und Samenfaden sind nun im allgemeinen von sehr verschiedener Grösse. Man könnte daher zunächst im Zweifel sein, ob beide Keimzellen die gleiche Menge vererbbarer Eigenschaften mit sich führen oder ob die Vererbungsfähigkeit beider Eltern etwa ungleich gross ist.

Es ist auch in der Tat nicht ganz ausgeschlossen, dass hinsichtlich einzelner bestimmter Eigenschaften in dieser Beziehung Unterschiede vorhanden sein mögen.

Im ganzen aber besteht, wenigstens hinsichtlich der „individuellen“ Eigenschaften¹⁾, kein Zweifel, dass Samenfaden und Ei das gleiche Mass an Vererbungspotenz besitzen und dass das in ihnen vorhandene „materielle Vererbungs-substrat seiner Masse und Zusammensetzung nach gleichartig ist“ [Haecker (15)].

Einen exakten experimentellen Beweis dafür hat Barfurth durch seine grundlegenden Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdaktylie bei fünfzehigen Hühnern ge-

¹⁾ Was die Arteeigenschaften anbetrifft, so erscheint es zweifelhaft, ob sie nicht lediglich von einem der beiden Erzeuger übertragen werden. R. Hertwig (19) sagt: „Mit Recht hat man in der Neuzeit darauf hingewiesen und gefolgert, dass die moderne Vererbungstheorie, welche im Kern den Träger der Vererbung erblickt, als gesichert nur für die individuellen Unterschiede gelten kann, durch welche sich Vater und Mutter unterscheiden, nicht dagegen für die Merkmale, in welchen beide Eltern übereinstimmen“.

liefert; denn Barfurth (3, 4, 5) konnte zahlenmässig zeigen, dass für diese Missbildung die Vererbungsfähigkeit des Hahnes genau so gross ist wie die des weiblichen Tieres.

Man kann aber mit Recht die weitere Frage aufwerfen, ob beim Säugetier und beim Menschen, bei denen der Befruchtung eine mehr oder weniger lange — beim Elefanten z. B. 20 $\frac{1}{2}$ Monate [Korschelt (23)]¹⁾ — dauernde Tragzeit folgt, die Mutter nicht während dieser Zeit nach der Zeugung noch einen besonderen Einfluss auf das Kind auszuüben vermag.

Die Mutter gewährt der sich entwickelnden Frucht ja alle für ihr Dasein notwendigen Lebensbedingungen, Wohnung, Wärme, Sauerstoff und anderweitige Nahrung. Die Nahrung aber, die sie dem Kinde im Mutterleibe darbietet, ist nicht stets und bei allen Frauen die gleiche; sie ist vielmehr von den im mütterlichen Blute kreisenden, sei es individuell, sei es zeitlich verschiedenen Stoffen abhängig.

Durch zahlreiche klinische und experimentelle Erfahrungen ist nun festgestellt, dass viele chemische Stoffe, die im mütterlichen Organismus normaler oder pathologischerweise enthalten, von diesem selbst erzeugt oder ihm künstlich einverleibt sind, auf die Frucht übergehen. Auch Parasiten, wie besonders Bakterien, krankheitserregende Stoffe und Schutzstoffe gegen Krankheiten werden während der Schwangerschaft von der Mutter auf den Embryo übertragen.

Die Zusammensetzung der kindlichen Gewebssäfte muss daher, wenigstens bis zu einem gewissen Grade, von der jeweiligen Beschaffenheit der mütterlichen abhängig sein. (Genauerer hierüber siehe bei Bruno Wolff [48].)

Welche Bedeutung dem zum Beispiel für das Entstehen von Entwicklungsstörungen zukommt, hat u. a. Pagenstecher (30, 31) bewiesen; denn durch chemische Stoffe, die er dem

¹⁾ Nach einer von Doflein (11) gegebenen Tabelle sogar 22 Monate.

Muttertiere einverleibte, konnte dieser Forscher bei Kaninchenfeten Augenmissbildungen erzeugen.

Der Einfluss, den die Mutter auf das Kind während der Schwangerschaft ausübt, ergibt sich ferner aus folgendem:

Es unterliegt keinem Zweifel, dass in mancher Beziehung Mutter und Kind zusammengenommen während der Schwangerschaft geradezu wie ein einziger Organismus funktionieren.

Da nämlich physiologischer- und pathologischerweise viele Stoffe, die das eine oder das andere der beiden Geschöpfe mittels seiner sog. innersekretorischen Drüsen selbst hervorbringt, sei es von der Mutter auf das Kind, sei es vom Kinde auf die Mutter überwandern, so können diese Stoffe dann charakteristische anatomische und physiologische Veränderungen in dem anderen Geschöpf bewirken, gerade so, als wenn dieses selbst die betreffenden Sekrete abgesondert hätte [näheres s. Bruno Wolff (47)].

So hat H. Bayer (8) z. B. das verhältnismässig schnelle Wachstum der fetalen Gebärmutter durch die Wirkung derartigen von der Mutter bereiteter und an das Kind abgegebener innerer Sekrete, sog. Hormone, zu erklären versucht¹⁾, und Kocher (21) hat schon 1892 die Ansicht ausgesprochen, dass während der Schwangerschaft von der mütterlichen Schilddrüse bereitete Stoffe auch das Kind mit den spezifischen Produkten dieses Organs versorgen.

A. Kohn (22) hat kürzlich auf diese Dinge besonderen Wert gelegt und für die Beeinflussung, die der Fetus insonderheit durch von der Mutter bereitete Hormone erfahren soll, eine neue Bezeichnung gewählt. Er spricht von einer „Ent-

¹⁾ Ob diese Erklärung zu Recht besteht, ist allerdings noch keineswegs sicher. Ich will darauf hier nicht näher eingehen, verweise aber auf die neuere Arbeit von A. Mayer (27), der die Berechtigung der von Bayer aufgestellten, besonders von A. Kohn aufgenommenen Hypothese durchaus bezweifelt.

wicklungsfälschung“ oder „Synkainogenese“ und versteht darunter „jegliche Störung, Abänderung oder Beeinflussung des autonomen Entwicklungsplanes eines Placentalkerimes, welche durch seine symbiotische Verbindung mit der graviden Mutter verursacht wird“.

Einen eigenartigen Einfluss der Mutter auf das Kind haben auch Untersuchungen erkennen lassen, die ich (45) vor einer Reihe von Jahren ausgeführt habe und die Beziehungen zwischen den mütterlichen und fetalen Nieren aufdeckten. Wenn man nämlich trächtigen Kaninchen die harnbereitenden Organe fortnimmt, so treten die Nieren der Feten mit ihrer Funktion für die Harnabsonderung der Muttertiere ein, ganz ähnlich wie nach einer einseitigen Nierenentfernung, die der Chirurg bei einem Kranken ausführt, die zurückgelassene Niere die Arbeit des Schwesterorgans mit zu übernehmen pflegt.

Aus diesen wenigen Beispielen und vielen sonstigen Tatsachen [vgl. Bruno Wolff (48)] geht hervor, dass die Entwicklung des Kindes im Mutterleib von der Mutter in weitgehendem Masse beeinflusst wird.

Zum Vergleich müssen wir aber auch die Frage aufwerfen, welche Wirkung die äusseren Bedingungen denn auf solche Eier und Embryonen ausüben, die ihre natürliche Entwicklung ausserhalb des Muttertieres nehmen.

Aus der grossen Zahl der einschlägigen Forschungsergebnisse will ich nur folgendes kurz hervorheben (siehe die ausführlichen Schilderungen bei E. Schwalbe [36] und O. Maas [26]):

Durch Änderungen der Zusammensetzung der umgebenden Luft und der sonstigen chemischen und physikalisch-chemischen Bedingungen hat man zahlreiche Entwicklungsstörungen an Eiern und Embryonen hervorgerufen. Besonders erwähnenswert sind unter den mit chemischen Mitteln vorgenommenen

Versuchen die von O. Hertwig, der unter dem Einfluss von Kochsalz beim Frosch und Axolotl Abweichungen im Bereich des Zentralnervensystems eintreten sah, und die sog. „Lithiumlarven“ von Herbst. Herbst zog Seeigeleier in einem Seewasser auf, in dem das Natrium der Salze durch Lithium ersetzt war; es zeigten sich eigentümliche Veränderungen der aus den Eiern sich entwickelnden Larven. Durch Abändern der Temperatur ferner hat man bei Froscheiern die Entwicklung beschleunigt, durch stärkeres Erhöhen der Temperatur Missbildungen erzielt. Auch bei Hühnereiern liessen sich durch Erhöhen oder Erniedrigen der Temperatur Missbildungen hervorrufen. Die Entwicklung konnte ferner durch Radium- und Röntgenstrahlen beeinflusst werden, vor allem aber durch mechanische Eingriffe — ich nenne nur die wichtigen Versuche Roux', der bei *Rana fusca* Halbbildungen dadurch erzeugte, dass er nach der ersten Furchung des Eies eine der beiden Teilzellen mit der Nadel zerstörte.

Von besonderem Interesse im Hinblick auf die oben erwähnte angebliche Wirkung innersekretorischer Organe auf den Embryo bei intrauteriner Entwicklung ist, dass in neuerer Zeit auch bei extrauteriner Entwicklung Untersuchungen über den Einfluss der entsprechenden Sekrete angestellt worden sind; u. a. konnte Romeis (32) feststellen, dass bei Anurenlarven Schilddrüsenfütterung auf die Entwicklung eine beschleunigende Wirkung ausübt und dass durch Thymusfütterung andererseits Erscheinungen hervorgerufen werden, die an sogen. Neotenie (Stehenbleiben und Geschlechtsreifwerden eines Lebewesens auf jugendlichem Zustand [Roux (34)]) erinnern¹⁾.

¹⁾ Unter Neotenie versteht man z. B. die Erscheinung, dass bei Tritonen (bes. bei *Amblystoma*) die Larven durch äussere Umstände an der Metamorphose verhindert werden, die Kiemen beibehalten und geschlechtsreif werden können. (Axolotl) [Vgl. R. Hertwig 19].

Die Umwelt mit ihrer Mannigfaltigkeit kann, wie hieraus hervorgeht, bei extrauteriner Entwicklung einen bedeutenden Einfluss ausüben, und durch Abändern der äusseren Bedingungen lassen sich hier ganz ähnliche Entwicklungsstörungen bewirken, wie sie bei den im Mutterleib aufwachsenden Embryonen der Säugetiere zur Beobachtung gelangen. Es liegt deshalb der Gedanke nahe, dass der Einfluss, der der Mutter während der Schwangerschaft auf das Kind zusteht, von keiner anderen Art ist als der Einfluss, der den äusseren Umständen ganz allgemein auf die Entwicklung beizumessen ist (vgl. Bruno Wolff [48]).

Sind nun unter diesen Umständen die Faktoren, denen der Embryo vermöge seiner Verbindung mit der Mutter beim Säugetier und Menschen unterworfen ist, nur realisierende, oder können sie trotzdem auch determinierende Bedeutung gewinnen?

W. Roux (34) gibt zu, dass zuweilen auch äussere Faktoren auf die „Art“ des Entwicklungsgeschehens einzuwirken vermögen; er spricht in diesem Falle von „atypischen Determinationsfaktoren“ im Gegensatz zu den „typischen“, die im Ei selbst enthalten sind. „Manche Realisationsfaktoren“, sagt Roux (34), „z. B. Nahrungsstoffe, können zugleich auch etwas ‚determinierend‘ wirken, z. B. fleischige Viehrassen bilden, besonderen Geschmack des Fleisches veranlassen“ — — „oder die Art der Nahrung konnte den Kauapparat bei Fleisch- und Pflanzenfressern anders ausbilden.“ Roux (34) ist ferner der Ansicht, dass „äussere Faktoren“ „vielleicht“ auch „erbliche Wirkungen hervorbringen können“.

Solche erblichen Wirkungen erzielte in der Tat Standfuss bei seinen wichtigen Schmetterlingsversuchen; denn Standfuss hat, als er Schmetterlingspuppen teils Hitze-, teils Frosttemperaturen aussetzte, dadurch nicht nur Färbungsveränderungen bei den aus den benutzten Puppen aus

schlüpfenden Schmetterlingen festgestellt, sondern ausserdem beobachtet, dass diese Farbenveränderungen auf die nächste Generation vererbt werden können. Da in diesem Falle in einer hier nicht näher zu erörternden Weise zweifellos ein Einfluss auf das Keimplasma der im Larvenzustand befindlichen Schmetterlinge ausgeübt worden ist, so muss man wohl zugeben, dass in Standfuss' Versuchen äussere Faktoren nicht nur einen realisierenden, sondern einen determinierenden Einfluss gewonnen und als „atypische Determinationsfaktoren“ gewirkt haben.

Dass nun auch bei der intrauterinen Entwicklung die von der Mutter auf den Embryo ausgeübten Wirkungen bis zu einem gewissen Grade denen „atypischer Determinationsfaktoren“ gleichen, kann nicht ganz in Abrede gestellt werden. Die im vorhergehenden erwähnten Wirkungen, die — möglicherweise wenigstens — im Fetus durch mütterliche Hormone hervorgebracht werden, können in diesem Sinne aufgefasst werden, wofern man den „chemisch-morphologischen Korrelationen“ [Roux (34)], wie sie durch Hormone vermittelt werden, überhaupt eine determinierende Bedeutung beimessen will.

Man kann darüber, meiner Ansicht nach, allerdings verschiedener Meinung sein. Carl Weigert (43) sagt nämlich, wie ich glaube, mit Recht, dass auch die chemischen und andere Korrelationen nur „Einflüsse“ darstellen, die zum Verwirklichen im Organismus bereits vorhandener idioplastischer Anlagen dienen. Die Hormone sind mithin nicht „formative Reize“, die die Entwicklung über das in der Anlage bestimmte Mass hinaus steigern könnten, sondern nur die „Bedingungen“ [Weigert (43)] ohne die „eine Verwirklichung aller oder bestimmter idioplastischer Potenzen nicht erfolgen kann“.

Immerhin besteht aber zwischen den im allgemeinen als „realisierende“ angesehenen Faktoren, wie Licht, Sauerstoff, gewöhnliche Nahrungsstoffe, und den Hormonwirkungen, doch der Unterschied, dass man es bei den letzteren mit spezifischen Stoffen zu tun hat, deren Entste-

hung auf eine charakteristische, durch die Entwicklung bedingte Differenzierung der Organe zurückzuführen ist und die ihrerseits wieder „spezifisch funktionelle Vorgänge oder auch Gestaltungsvorgänge anregen“ (Roux).

Von diesem Standpunkt aus glaube ich trotz des hier gemachten Einwandes die Hormone doch zu den determinierenden Faktoren zählen und dementsprechend also die Möglichkeit zugeben zu müssen, dass die Mutter einen gewissen determinierenden Einfluss auf die Entwicklung des Fetus physiologischerweise besitzt.

Mit Recht hat nun Roux (33) auf die Begriffe der Selbstdifferenzierung und abhängigen Differenzierung den grössten Wert gelegt. Es ist nach Roux für unsere Erkenntnis von Wichtigkeit, „zu ermitteln, ob resp. inwieweit ein bestimmt abgegrenztes Gebilde, z. B. ein Organ, ein Keimblatt, ein ganzer Organkomplex seine Gestalt resp. Beschaffenheit in ihm selber liegenden oder äusseren gestaltenden Ursachen verdankt“.

Dabei versteht Roux unter Selbstdifferenzierung „dass eine Veränderung oder eine ganze Folge von Veränderungen dieses Organismus resp. von Teilen desselben, sich durch gestaltende oder qualitativ differenzierende Energien vollzieht, welche in dem veränderten Ganzen resp. in dem veränderten Teile selber gelegen sind“. Abhängige oder korrespondierende Differenzierung dagegen findet statt, „wenn resp. soweit bei der Gestaltung oder qualitativen Veränderung eines Gebildes ausserhalb desselben gelegene differenzierende Ursachen mitwirken“.

Betrachten wir also von zwei Teilen, von denen der eine auf den andern einwirkt, den einen für sich, „so ist die Veränderung desselben abhängige Differenzierung; betrachten wir beide Teile als ein System, so ist diese Veränderung Selbstdifferenzierung dieses Systems“.

Von diesem Standpunkt aus ist, wie ich (47) in einer früheren Arbeit bereits erwähnt habe, die Entwicklung des Kindes, soweit sie auf die soeben besprochenen Hormonwirkungen zu beziehen wäre, als eine von der Mutter „abhängige Differenzierung“ anzusehen — (wie allerdings

andererseits auch die Mutter während der Schwangerschaft durch Hormone, die das Kind hervorgebracht, eine abhängige Differenzierung erfährt¹⁾).

„Betrachtet man jedoch — gewissermassen vom Standpunkt der Art aus — Mutter und Fetus als ein zusammenhängendes Ganze, so kann man andererseits sagen, dass die während der Schwangerschaft von einem auf das andere Individuum übertretenden Hormone im Dienste der Selbstdifferenzierung eben dieses Ganzen, also im Dienste der Selbstdifferenzierung der Art stehen“ (Bruno Wolff) (42).

Wenn nun aber auch die physiologischen Beziehungen zwischen mütterlichen und kindlichen Organen während der Schwangerschaft einen gewissen determinierenden Einfluss der Mutter auf das Kind bedingen mögen, so ist diese determinierende Einwirkung doch keine dauernde; denn die Bedeutung der mütterlichen Hormone für das Kind ist mit der Geburt beendet.

Auch A. Kohn (22) sagt: „Mit dem Abklingen und dem Wegfall der exogenen Beeinflussung tritt in den Spätstadien des Fetallebens und besonders nach der Geburt Stillstand und Rückbildung der durch die Synkainogenese verursachten Missverhältnisse ein.“

Es bliebe daher immer noch die Frage, ob der Mutter während der Schwangerschaft, ausser jener vorübergehenden, auch eine dauernde determinierende Einwirkung auf die Art des Entwicklungsgeschehens bei ihrem Kinde zukommt und ob die Folgen eines solchen Einflusses vielleicht gar vererbbar sein können, ähnlich etwa wie die Folgen von Frost- und Hitzetemperaturen in den vorhin erwähnten Standfuss-schen Schmetterlingsversuchen.

Bisher ist nun jedenfalls niemals irgend ein Beweis für eine solche dauernde oder erbliche determinierende Einwirkung

¹⁾ Hiermit stand es nur in Übereinstimmung, wenn A. Kohn (22) später (1914) von den von ihm als synkainogenetische bezeichneten „Arten“ „normaler Entwicklungsvorgänge“ sagte, dass sie „abhängige Differenzierungen des Embryo“ darstellen im Gegensatz zur Selbstdifferenzierung desselben bei den „typischen“ Entwicklungsvorgängen.

der Mutter auf den Embryo unter physiologischen Bedingungen erbracht worden.

Das gilt, wie ich besonders bemerken will, auch hinsichtlich der Bestimmung des Geschlechtes. Wir haben keinen Anhaltspunkt dafür, dass beim Menschen oder beim Säugetier nach der Befruchtung das Geschlecht noch in irgend einer Weise umgestimmt werden kann.

Ich muss dabei auf einen Widerspruch aufmerksam machen, der mir in neueren Anschauungen vorzuliegen scheint und dem meines Wissens bisher keine Beachtung geschenkt worden ist.

Nach den Untersuchungen von Steinach sollen ja doch die somatischen Zellen an sich keinen Geschlechtscharakter besitzen. Sie sollen einen solchen vielmehr erst durch das spezifische Hormon der sich entwickelnden — sei es männlichen, sei es weiblichen — Keimdrüsen des Embryo aufgeprägt erhalten. Nach den im vorhergehenden angeführten Anschauungen von Bayer und A. Kohn sollen andererseits in der Schwangerschaft regelmässig Ovarialsekrete von der Mutter auf das Kind übergehen und z. B. ein vorzeitiges Wachstum des Uterus beim Mädchen, bei beiden Geschlechtern ein solches der Mammae bedingen [vgl. A. Kohn (23)].

Diese beiden Annahmen sind nicht ohne weiteres miteinander in Einklang zu bringen, denn man begreift bei der überragenden Grösse der mütterlichen Keimdrüsen im Vergleich zu den in der ersten Bildung begriffenen kindlichen Organen nicht recht, wie dann überhaupt Kinder mit somatischen männlichen Charakteren — (wie sie bei neugeborenen Knaben ja nicht nur hinsichtlich der Genitalien, sondern auch hinsichtlich der Körpergrösse u. a. nach Waldeyer (40) auch in der Ausbildung der Gehirnwindungen, bereits ausgeprägt sind) — zur Welt kommen können. Der Einfluss des Ovarialsekretes der Mutter müsste, sollte man meinen, dann doch immer so sehr vorherrschen, dass nur weibliche Merkmale entstehen können.

Es würde zu weit führen, auf diese Frage hier näher einzugehen. Es sollte an dieser Stelle nur darauf hingewiesen werden, dass hier ein Widerspruch vorliegt, der mindestens noch der Aufklärung bedarf.

Was aber die Pathologie anbetrifft, so wurde im vorhergehenden ja schon betont, dass die Entwicklungsstörungen [oder die durch „fetale Krankheiten“ bedingten „kongenitalen Schäden“ (E. Schwalbe [37])], die auf Einwirkungen von seiten der Mutter zurückzuführen sind, nur solchen Formveränderungen entsprechen, wie sie sich auch bei extrauteriner Entwicklung durch Abändern der äusseren Lebensbedingungen erzielen lassen. Die pathologischen Formveränderungen treten hier wie dort in der Weise und in dem Grade

ein, wie sie im Rahmen der Reaktionsfähigkeit des betreffenden Lebewesens (durch Regeneration, Anpassung, Regulation usw.) erfolgen müssen, wenn die äusseren Umstände sich verändern. Irgend etwas für die Schwangerschaft Eigentümliches ist dabei nicht zu erblicken. Es handelt sich vielmehr nur um die selbstverständliche Folge davon, dass die nächste Umwelt des Säugetierfetus eben der mütterliche Körper ist.

Hinsichtlich der Frage nach einer noch auf spätere Generationen vererbaren Einwirkung der Mutter auf den Fetus bemerke ich im besonderen noch folgendes:

Die Möglichkeit, dass Stoffwechselverhältnisse und andere äussere Faktoren auch beim Säugetier auf die Vererbungssubstanz (auf das Keimplasma) einen Einfluss ausüben, ist nach neueren Erfahrungen allerdings nicht ganz von der Hand zu weisen (s. Standfuss und die unten [S. 393] erwähnten Transplantationsversuche)¹⁾.

Abgesehen aber davon, dass diese das Gebiet der „Vererbung erworbener Eigenschaften“ berührende Frage ganz allgemein noch erst der weiteren Klärung bedarf, kann man, wie gesagt, jedenfalls behaupten, dass nach unseren bisherigen Erfahrungen sich die Folgen mechanischer und chemischer Wirkungen auf den Säugetierembryo noch niemals als vererbbar erwiesen haben. Wir dürfen daher vorläufig durchaus daran festhalten, dass fetale Entwicklungsstörungen und Krankheiten, soweit sie in der Schwangerschaft durch äussere Ursachen entstehen, nicht vererbbar sind, und dass sie sich dadurch grundsätzlich von den auf primären Keimesvariationen beruhenden Veränderungen unterscheiden [s. hierzu auch Marius (26) und Barfurth (1)]. Sehr klar stellt Barfurth (1) von diesem Gesichtspunkt aus die von ihm beim Axolotl ex-

¹⁾ S. auch Weigert (42).

perimentell erzeugte Form der Hyperdaktylie als „regenerative“ der „ontogenetischen“ Hyperdaktylie gegenüber. Die letztere ist vererbbar; die erstere dagegen ist, wie Barfurth sagt, „so wenig vererbbar wie irgend eine Verstümmelung. Will man mit Weismann reden, so liegt die erste im Soma, die andere im Keimplasma“.

Auf drei Punkte muss ich nun noch eingehen, weil es vielleicht den Anschein haben könnte, dass sie doch für einen weitergehenden determinierenden Einfluss der Mutter auf den Embryo sprechen. Es handelt sich um 1. die sog. Telegonie, 2. um Erfahrungen bei der Überpflanzung von Eierstöcken von einem Tier auf ein anderes, 3. um Beobachtungen bei Bastardierung.

1. Was zunächst die Telegonie angeht, so versteht man darunter das von Tierzüchtern behauptete Vorkommnis, dass „ein Weibchen nach der Begattung mit dem ersten Männchen späterhin mit einem zweiten, von dem ersten verschiedenen Männchen Nachkommen“ hervorbringt, „die Merkmale des ersten Männchens zeigen“ [Correns (10)]. Nach Correns sind solche Fälle und ihre Deutung jedoch durchaus zweifelhaft, und Baur (7) erklärt die Behauptung geradezu für einen bei Hundezüchtern verbreiteten „Aberglauben“. Es sei im Tierreich „nicht ein einziger derartiger Fall“ „beglaubigt“.

Noch schärfer drückt sich Lang (25) aus. Er erklärt es für „beschämend, dass man heutzutage immer noch in einem wissenschaftlichen Buch über Vererbung von der Telegonie sprechen muss“.

Haecker (15), der, wie auch Baur (7), die Erscheinungen der Telegonie denen der sog. „Xenienbildung“¹⁾ an die

¹⁾ Als Xenienbildung bezeichnet man nach Focke „die Erscheinung, dass auch ausserhalb des Bastard-Embryos liegende Teile der Frucht bei einer Bastardierung Merkmale der väterlichen Rasse annehmen.“ (Citirt nach Baur (7).

Seite stellt, hält es allerdings nicht für ausgeschlossen, dass eine Beeinflussung des mütterlichen Körpers durch die väterlichen Fortpflanzungselemente in der Weise stattfindet, dass vom befruchteten Keim innere Sekrete oder Enzyme auf die Mutter übergehen.

Sollte aber wirklich auf solche oder ähnliche Art ein der Telegonie entsprechender Vorgang möglich sein, so läge darin doch noch keinerlei Beweis dafür, dass eine durch einen früheren Schwängerer umgestimmte Mutter dem mit einem anderen Gatten erzeugten Embryo Eigenschaften des ersten Mannes während der neuen Schwangerschaft aufpfropfen kann. Mindestens ebensogut könnte es sich vielmehr in diesem Falle um eine Einwirkung handeln, die die noch unbefruchteten Eier bereits im Eierstock erfahren haben.

2. Hinsichtlich der Überpflanzung von Eierstöcken von einem Geschöpf auf ein anderes will ich mich, unter Hinweis auf die Tatsachen und ihre Deutungen, die Barfurth (6) in seinem schönen „Rückblick auf die Ergebnisse fünfundzwanzigjähriger Forschung auf dem Gebiete der Regeneration und Transplantation“ berichtet, kurz fassen:

Magnus will nach Transplantation der Ovarien bei Kaninchen beobachtet haben, dass die Trag-Amme die Färbung der aus den Keimzellen der überpflanzten Ovarien hervorgehenden Nachkommen zu beeinflussen imstande ist.

Ich lasse es dahingestellt sein, ob der von Magnus gezogene Schluss wirklich als einwandfrei gelten kann. Sollte sich in der Tat ein entsprechender Einfluss der Trägerin überpflanzter Eierstöcke ergeben, so bliebe auch hier, wie bei der Telegonie, die Frage, ob die noch im Ovarium befindlichen unbefruchteten Eier verändert wurden oder ob es sich

um eine Einwirkung der Ernährerin erst während der Schwangerschaft handelt. Für die erstere Annahme spräche jedenfalls, dass Guthrie über ähnliche Beobachtungen auch bei Hühnern — also bei eierlegenden Tieren — berichtet hat.

3. Von grösserer Wichtigkeit sind hier gewisse Erscheinungen bei der Bastardierung:

Man hat nämlich gefunden, dass manche Bastarde der Mutter ähnlicher sind als dem Vater. So sollen die vom Pferdehengst mit einer Eselin erzeugten „Maulesel“ dem Esel, die von der Pferdestute mit einem Esel erzeugten „Maultiere“ dagegen dem Pferde ähnlicher sein.

Solche Beobachtungen könnten auf den ersten Blick darauf hindeuten, dass doch noch während der Schwangerschaft die Mutter einen bestimmenden Einfluss auf den Bastard ausübt; denn bei der Befruchtung werden ja auf den Keim die Eigenschaften beider Eltern stets in gleicher Stärke übertragen.

Auch hier ist zu bemerken, dass die Tatsachen zunächst noch weiterer Klärung bedürfen. Zweifellos aber liegen äusserst bemerkenswerte Verhältnisse vor. Es tritt, um bei dem Beispiel der Kreuzung zwischen Pferd und Esel zu bleiben, wie es scheint, eine ganz eigenartige Mischung der väterlichen und mütterlichen Charaktere ein, und diese Mischung ist allerdings beim Maultier von anderer Art als beim Maulesel.

Der Maulesel ist nach Lang (24) so trüg wie seine Mutter. In der Grösse bleibt er bedeutend hinter dem Maultier zurück und gleicht hierin der Mutter. Die Ohren sind länger als beim Maultier. Der Kopf hat aber „sonst mehr Ähnlichkeit mit dem des Pferdes“. „Die Stimme ist das Wiehern des Pferdes“.

Wenn man bei einer solchen Mischung von einer grösseren Ähnlichkeit mit der Mutter redet, so bleibt, glaube ich, immer eine gewisse Vorsicht am Platze, da wir leicht zu sehr durch die in die Augen springenden äusseren Merkmale im Urteil bestimmt werden und die inneren zu wenig kennen.

Aber auch wenn die Erfahrungen bestätigen sollten, dass Säugetierbastarde regelmässig der Mutter ähnlicher sind als dem Vater, so folgt daraus noch nicht, dass es sich um einen Einfluss handelt, den die Mutter auf den Bastard während der Tragzeit ausübt.

R. Hertwig (19) hat darauf hingewiesen, dass in Fällen, in denen Bastardierungen zwischen Tieren aus verschiedenen Familien, Ordnungen oder gar verschiedenen Klassen des Tierreiches geglückt sein sollen, wohl sicher gar keine echte Befruchtung eingetreten war. Vielmehr sind hier „die Eier durch das Eindringen des artfremden Spermas zu künstlicher Parthenogenese angeregt worden, ähnlich wie es durch manche chemische Stoffe möglich ist“.

Eine so weitgehende Annahme wäre bei der Kreuzung von Pferd und Esel natürlich nicht zulässig. Nicht unwahrscheinlich aber ist, dass auch in diesen Fällen die Samenfäden auf dem artfremden Ei einen ungünstigen Boden finden, und dass deshalb bei der Befruchtung wenigstens einzelne vererbte Eigenschaften der Samenfäden unterdrückt werden und die vererbten Eigenschaften des Eichens deshalb das Übergewicht gewinnen. Eine entsprechende Hypothese ist von Weigert (l. c. 43, S. 246) aufgestellt worden; er vermutet, dass „bei den Bastardierungen von Pferd und Esel das vom Vater stammende Idioplasma wegen der ungenügenden Beschaffenheit des ‚Nährbodens‘ von vornherein schlechter gestellt ist und daher dem neuen Organismus nur spärliche Charaktere aufzudrücken vermag“.

Jedenfalls ergibt sich also auch aus den Bastardbeobachtungen nichts, was mit einiger Sicherheit einen besonderen determinierenden Einfluss der Mutter während der Schwangerschaft beweisen würde.

So kommen wir denn zu dem Ergebnis, dass die Faktoren, die während der Schwangerschaft auf den Embryo

physiologischerweise einwirken, im wesentlichen nur realisierende und keine determinierende Bedeutung haben und dass die Entwicklung des Eies im Mutterleib sich im wesentlichen durch eine von der Mutter unabhängige Selbstdifferenzierung vollzieht.

„Das normal befruchtete Ei ist“, wie Barfurth (2) treffend sagt, „ein spezifischer Organismus. Aus einem Hundeei wird niemals eine Katze und aus einem Fischei kein Frosch.“

Dieser Satz hat, soviel wir irgend wissen, nicht nur für die Arteigenschaften, sondern auch für die individuellen Eigenschaften volle Gültigkeit, und das Ei kann in seinen spezifischen Eigenschaften auch durch den innigen und langdauernden Zusammenhang mit der Mutter während der Schwangerschaft nicht verändert werden.

Diese Tatsache steht im Einklang mit der Lehre von der Selbständigkeit und Aktivität, die das Ei vom ersten Augenblick seiner Entwicklung an durch seine Einwirkung auf den mütterlichen Organismus, bei seiner Einbettung, seiner Ernährung und der Bildung seiner Produkte [Fruchtwasser, vgl. Bruno Wolff (46)], zeigt. Die obigen Ausführungen stützen daher diese Lehre und ergänzen das, was ich (48) zur Begründung der Lehre von der Aktivität und Selbständigkeit des Eies an anderer Stelle angeführt habe.

Die Schlüsse, zu denen ich hinsichtlich der Bedeutung der Schwangerschaft für die Ontogenese gelangt bin, fasse ich nach alledem in folgenden Sätzen zusammen:

1. Ein gewisser determinierender Einfluss der Schwangerschaft auf die Entwicklung des Eies kann nicht in Abrede gestellt werden. Dementsprechend ist zuzugeben, dass

die Entwicklung des Kindes im Mutterleib in beschränktem Masse durch von der Mutter „abhängige“ Differenzierung sich vollzieht, und zwar ist abhängige Differenzierung bei den Korrelationen anzunehmen, die vielleicht zwischen einzelnen Organen der Mutter und des Kindes durch Hormone vermittelt werden.

2. Im wesentlichen aber geschieht die normale Entwicklung des Eies im Mutterleib durchaus durch eine von der Mutter unabhängige Selbstdifferenzierung. Die äusseren Bedingungen, unter denen das Ei während einer normalen Schwangerschaft steht, und die zu seiner regelrechten Entwicklung im allgemeinen notwendig sind, sind dementsprechend im wesentlichen nur als realisierende Entwicklungsfaktoren aufzufassen.

3. Die sichtliche Abhängigkeit des Eies von der Mutter unter pathologischen Verhältnissen entspricht nur der eines jeden in der Entwicklung begriffenen Lebewesens von seiner äusseren Umgebung.

4. In seinen spezifischen, im Keimplasma begründeten Art- und auch in seinen individuellen Eigenschaften wird das Ei, soweit wir wissen, durch den Zusammenhang mit der Mutter während der Schwangerschaft nicht beeinflusst.

5. Diese Tatsachen stehen im Einklang mit der Lehre von der Aktivität und Selbständigkeit, die das Ei vom ersten Augenblicke seiner Entwicklung an, bei seiner Einbettung, Ernährung und bei der Bildung seiner Produkte der Mutter gegenüber erkennen lässt.

Zum Schlusse nur wenige Worte: An körperlicher Kraft und Grösse, an Schärfe der Sinne und Lebensdauer wird der Mensch von vielen anderen Geschöpfen übertröffen. In der

Ausbildung seines Gehirns und der damit zusammenhängenden Eigenschaften und Fähigkeiten steht er allen voran.

Allen voran steht er aber auch in der Innigkeit, die bei ihm die anatomischen und physiologischen Beziehungen zwischen der Mutter und dem werdenden Kinde erreichen.

Welche besondere Bedeutung das für die Dauerfähigkeit der Art hat, bedarf noch der weiteren Erforschung. Eigenartig berührt uns aber jedenfalls die Tatsache als solche: denn sie zeigt uns:

Wie die Bande des Verstandes und des Gemütes, die die eine Generation mit der anderen verketteten, nirgends festere und tiefgreifendere sind als beim Menschen, so hat die Natur auch die körperlichen Verbindungen zwischen Mutter und Kind nirgends enger geknüpft als in der Schwangerschaft des menschlichen Weibes.

So gross aber ist die Entfaltungskraft der in der Keimesanlage begründeten Eigenschaften, dass selbst durch diesen besonders innigen Zusammenhang mit der Mutter das werdende Geschöpf in seinem spezifischen Entwicklungsgange keine wesentliche Änderung erfährt.

Literatur.

1. Barfurth D., Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmassenteile (Polydaktylie bei den Amphibien. — Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. 1. 1895.
2. Derselbe, zit. nach E. Schwalbe (36) Seite 58.
3. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. Erste Mitteilung: Der Einfluss der Mutter. Archiv f. Entwicklungsmech. 1908. Bd. 26.
4. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. — Zweite Mitteilung: Der Einfluss des Vaters. Arch. f. Entwicklungsmech. 1909. Bd. 27.
5. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. — Dritte Mitteilung: Kontrollversuche und Versuche am Landhuhn. Arch. f. Entwicklungsmech. 1911. Bd. 31.
6. Derselbe, Regeneration und Transplantation. Rückblick auf die Ergebnisse 25 jähriger Forschung. — Anat. Hefte. 2. Abt. „Ergebnisse“ 22. — 1916.
7. Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1914.
8. Bayer, Heinrich, Zur Entwicklungsgesch. der Gebärmutter. Arch. f. klin. Med. Bd. 73. — 1902.
9. Bonnet, Weitere Mitteilungen über Embryotrophe. Deutsche med. Wochenschr. 1902. Nr. 30.
10. Correns, In Roux' Terminologie der Entwicklungsmechanik usw. Leipzig 1912.
11. Doflein, Das Tier als Glied des Naturganzen. — In Hesse und Doflein: Tierbau und Tierleben. 2. Bd. — Leipzig und Berlin 1914.
- 11a. Fischel, A., Die Bedeutung der entwicklungsmechanischen Forschung für die Embryologie und Pathologie des Menschen. — Vortr. und Aufs. über Entwicklungsmech. der Organismen, herausgeg. von W. Roux 1912 Heft 16.
12. Godlewski jun. Emil, Fortpflanzung im Tierreiche. — In die Kultur der Gegenwart. 3. Teil. 4. Abt. 1. Bd. Allgemeine Biologie. 1915.
- 12a. Derselbe, Physiologie der Zeugung. In Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. 3. Bd. 2. Hälfte. 1910—1914.
13. Grosser, Vergleich. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Plazenta mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Lehrbuch 1909. Wien.

14. Grosser, Die Wege der fetalen Ernährung innerhalb der Säugetierreihe (einschliesslich des Menschen). Samml. anat. u. physiol. Vortr. u. Aufs., herausgeg. von Gaupp und Nagel. Heft 3. Jena 1909.
15. Haecker, Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig 1912.
16. Heck, Ludwig, Die Säugetiere. — In Brehms Tierleben 10. Band. — 4. Auflage. — Leipzig und Wien 1912.
17. Hertwig, O., Allgemeine Biologie. 3. Aufl. Jena 1909.
18. Derselbe, Das Werden der Organismen. Jena 1916.
19. Hertwig, Richard, Lehrbuch der Zoologie. Elfte Auflage. Jena 1916.
20. Jensen, Paul, Organische Zweckmässigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie. — Jena 1907.
21. Kocher, Zur Verhütung des Kretinismus und kretinischer Zustände nach neueren Forschungen. Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 34. 1892.
22. Kohn, Alfred, Synkainogenese. — Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. 39. — 1914.
23. Korschelt, Über die Lebensdauer der Tiere und die Ursachen ihres Todes. Beitr. zur pathol. Anat. und zur allgem. Pathologie. Bd. 63. — 1916.
24. Lang, Arnold, Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. Jena 1914.
25. Maas, Otto, Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte (Entwicklungsmechanik). Wiesbaden 1903.
26. Martius, Fr., Pathogenese innerer Krankheiten. Leipzig u. Wien. 1909.
27. Mayer A., Über den Einfluss des Eierstockes auf das Wachstum des Uterus in der Fetalzeit und in der Kindheit und über die Bedeutung des Lebensalters zur Zeit der Kastration. Zeitschr. f. Gebh. u. Gyn. Bd. 77.
28. Meyer, Robert, Über die Beziehung der Eizelle und des befruchteten Eies zum Follikelapparat, sowie des Corpus luteum zur Menstruation. — Archiv f. Gyn. Bd. 100. — 1913.
29. Nägeli, Mechanisch-physikalische Theorie der Abstammungslehre. 1884.
30. Pagenstecher, Über eine Methode der gemeinsamen experimentellen Erzeugung von Augenmissbildungen und angeborenen Staren bei Wirbeltieren. München. Mediz. Wochenschr. 1911. Nr. 32.
31. Derselbe, Experimentelle Studien über die Entstehung von angeborenen Staren und Missbildungen bei Säugetieren. Leipzig. Hirzel. 1912.
32. Romeis, Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung innersekretorischer Organe. II. Der Einfluss von Thyreoidea — und Thymusfütterung auf das Wachstum, die Entwicklung und die Regeneration von Anurenlarven. — Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 40. — 1914. Bd. 41. — 1915.
33. Roux, Wilhelm, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. In Vortr. u. Aufs. üb. Entwicklungsmechanik d. Organismen. Leipzig 1905.

34. Roux, Wilhelm, Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. — Leipzig 1912.
35. Derselbe, Besprechungen. — Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. 43. Heft 3. — 1917. S. 397.
- 35a. Schopenhauer, Die Welt als Wille und Vorstellung.
36. Schwalbe, Ernst, Allgemeine Missbildungslehre in E. Schwalbes Handb. d. Morphol. d. Missbild. d. Menschen und d. Tiere. Jena 1906, I. Teil.
37. Derselbe, Bemerkungen über fetale Krankheiten. Sitzungsberichte und Abhandl. der naturf. Gesellsch. Rostock. Bd. 4. — 1912.
38. Steche, Die Fische. — In Brehm's Tierleben. 3. Band. — 4. Auflage 1914.
39. Strahl, Die Embryonalhüllen der Säuger und die Plazenta. — Im Handb. d. vergleich. und exp. Entwicklungsl. d. Wirbeltiere. Bd. I, 1. Teil. — 1906.
40. Waldeyer, Geschlechtsunterschiede der Furchen und Windungen beim menschlichen Fetus. — Zeitschrift für Ethnologie 1898.
41. Derselbe, Die Geschlechtszellen. Im Handb. der vergleich. und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. I, 1. Teil. — 1906.
42. Weigert, Carl, Neuere Vererbungstheorien. In Schmidt's Jahrb. d. ges. Med. 1887. Bd. 215.
43. Derselbe, Versuch einer allgemeinen pathologischen Morphologie auf Grundlage der normalen. 1904. In Weigerts gesammelten Abhandl. 1906.
44. Wiedersheim, Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biolog. Zentralblatt Bd. 20. — 1900.
45. Wolff, Bruno, Über experimentelle Erzeugung von Hydramnion. Arch. f. Gyn. Bd. 71. — 1904.
46. Derselbe, Über die Herkunft des Amnioswassers. Berl. klin. Wochenschrift 1913.
47. Derselbe, Über fetale Hormone. — In Oppenheimers Handbuch der Biochemie. Ergänzungsband. Jena 1913.
48. Derselbe, Biologische Beziehungen zwischen Mutter und Kind während der Schwangerschaft. — Studien zur Pathol. d. Entwicklung. Bd. 1. — 1913.