

Theorien der Entwicklung im Lichte neuer Experimentalergebnisse

Autor(en): **Spemann, H.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **113 (1932)**

PDF erstellt am: **10.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-90382>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Theorien der Entwicklung im Lichte neuer Experimentalergebnisse

Von

H. SPEMANN, Freiburg i. B.

Einer höchst ehrenvollen, dankbar angenommenen Einladung des Vorstandes der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft folgend, darf ich Ihnen heute über Theorien der Entwicklung im Lichte neuer Experimentalergebnisse berichten.

Es ist ein umfangreiches Gebiet, das es zu durchwandern gilt, und die Zeit begrenzt. Ich glaube daher in Ihrem Sinne zu handeln, wenn ich die Tatsachen in den Vordergrund rücke und die Theorien nur soweit berühre, als die Experimente aus ihnen entspringen und wieder in sie einmünden. So will ich denn sofort mitten in die Tatsachen hineingehen.

Experimentelle Eingriffe in den Gang der Entwicklung sind vor allem an den Eiern und jungen Keimen von zwei Tiergruppen vorgenommen worden: an den Eiern der Amphibien zuerst von WILHELM ROUX und an den Eiern von Seeigeln zuerst und vor allem von HANS DRIESCH. Da man zum Verständnis dieser Experimente die normale Entwicklung kennen muss, so werde ich mich aus Gründen der leichteren Darstellung auf die Amphibien-eier beschränken. Ich kann das um so eher, als die meisten der zuerst an Seeigeleiern angestellten Versuche an Amphibieneiern wiederholt und als die neuen Fortschritte durch Experimente an diesen Eiern erzielt wurden.

Die normale Entwicklung des Amphibieneies, also des Eies von Molchen, Fröschen, Unken, ist in ihren gröberen Zügen leicht zu beobachten und seit langem bekannt. Durch fortgesetzte Teilung, wegen der an der Oberfläche auftretenden Furchen Furchung genannt, entsteht die Keimblase oder Blastula, deren dicker Boden (die vegetative Keimhälfte) von grossen dotterreichen Zellen gebildet wird, während ihr dünnes Dach (die animale Keimhälfte) aus zahlreichen kleineren, dotterärmeren Zellen besteht. Nun setzt

ein sehr verwickelter Prozess ein, die sogenannte Gastrulation. Sein Endergebnis ist, dass das gesamte vegetative Material ins Innere eingestülpt, also von animalelem Material überzogen wird. Längs der Einstülpungsstelle, dem Urmund oder Blastoporus, geht dann das äussere Keimblatt, das Ektoderm, in die beiden inneren Keimblätter, das Mesoderm und das Entoderm, über.

Damit haben die Anlagen der wichtigsten Organe, der Haut und des Zentralnervensystems, des Achsenskeletts und der Muskulatur, des Darms und der Leibeshöhle, im wesentlichen ihre endgültige Anordnung erreicht. Ihre sichtbare Differenzierung beherrscht die nächste Phase der Entwicklung.

Die Anlage des Zentralnervensystems entsteht im Ektoderm der Rückenseite, vom Urmund aus nach vorn, als eine verdickte, schildförmige Platte, die in ihrer vorderen Hälfte breiter ist als in der hinteren. Es ist die Medullarplatte, deren Ränder zu Wülsten, den Medullarwülsten, erhoben sind. Unter Zusammenrücken der Wülste schliesst sich die Platte zum Rohr, dem Medullarrohr. Dieses schnürt sich von der Epidermis ab und sinkt in die Tiefe. Sein dickeres Vorderende, aus dem breiteren Vorderteil der Medullarplatte entstanden, wird zum Gehirn; seine dünnere hintere Hälfte zum Rückenmark.

Die Medullarplatte ist unterlagert vom Mesoderm. Während sie sich zum Rohre schliesst, sich ablöst und in die Tiefe sinkt, gliedert sich das Mesoderm in fünf nebeneinanderliegende Streifen. Aus dem mittleren wird die Anlage des Achsenskeletts, die Chorda dorsalis. Daran schliesst sich rechts und links je eine Reihe von Urwirbeln oder Somiten. Von diesen hinwiederum setzen sich ab die paarigen Anlagen der Leibeshöhle oder des Coeloms.

Das Entoderm endlich bildet zunächst eine breite, nach oben offene Rinne, wie eine Mulde, deren Ränder sich dann nach der Mitte zusammenbiegen, und in der Mittellinie, also gerade unter der Chorda, das Darmrohr zum Abschluss bringen.

All diese Vorgänge, welche bei günstiger Temperatur überraschend schnell ablaufen, beruhen im wesentlichen nicht auf Neuerzeugung von Keimsubstanz, sondern auf Umordnung der schon vorhandenen. Die einzelnen Bezirke des älteren Keims sind daher schon im jüngeren vorhanden, aber in anderen Lagebeziehungen. Diese frühere Lage liesse sich feststellen, wenn es möglich wäre, die einzelnen Zellgruppen durch die Verschiebungen bei der Ga-

strulation hindurch genau zu verfolgen. Um dies zu erreichen, muss man sie irgendwie kenntlich machen. Diese Aufgabe ist zuerst von W. Roux gestellt und zu lösen versucht worden, freilich in technisch unzulänglicher Weise; seither von zahlreichen anderen Forschern. Zu einem endgültigen Erfolg haben diese Bemühungen aber erst geführt, als W. Vogt die Methode der Vitalfärbung zur Setzung scharf begrenzter Marken verwendete. Auf diese Weise liess sich mit grosser Genauigkeit bestimmen, welcher Bezirk der frühen Gastrula sich einstülpt, um Chorda, Somiten, Leibeshöhle, Darmrohr zu bilden, welcher Teil des oberflächlich bleibenden Ektoderms sich zum Medullarrohr verdickt und gegen die umgebende Epidermis abgrenzt. Es liess sich mit einem Wort eine genaue topographische Karte der späteren Organanlagen in der beginnenden Gastrula entwerfen.

An Hand einer solchen topographischen Karte lassen sich nun leicht die beiden Grundauffassungen der Entwicklung ableiten.

Ist ein solcher Keimbezirk, dessen späteres Schicksal es sein wird, Medullarplatte oder Chorda oder Urwirbel zu bilden, schon in sich zu diesen Organen bestimmt, determiniert, oder liegen die Ursachen zu dieser Bestimmung, ganz oder zum Teil, noch in anderen Keimbezirken, vielleicht gar im Ganzen des Keims?

Nimmt man die erstere Möglichkeit an und dehnt sie auf immer kleinere Keimbezirke und auf immer frühere Entwicklungsstadien aus, so kommt man zu einer Auffassung der Entwicklung, die man als Präformations- oder Mosaiktheorie bezeichnet. Dann entspricht also dem konstruierten Anlagenmuster in der beginnenden Gastrula eine wirkliche, gleichsinnige Verschiedenheit der einzelnen Bezirke. Sie tragen in sich alle spezifischen Faktoren für ihre Weiterentwicklung, die also ohne Einfluss von seiten der Umgebung, von seiten des Ganzen, in der vorgezeichneten Richtung abläuft. Die Teile entwickeln sich dann unter Selbstdifferenzierung. Es entsteht bei der Entwicklung nichts eigentlich Neues; es wird nur unsichtbare Mannigfaltigkeit in genau entsprechende sichtbare umgewandelt.

Entscheidet man sich dagegen für die zweite Möglichkeit und führt diese Auffassung bis in ihre letzten Konsequenzen durch, so kommt man zur Theorie der Epigenese. Nach ihr ist das Einzelne nicht schon in den Anfangsstadien präformiert, vielmehr entsteht es neu, unter Wechselwirkung der Teile.

Es ist das unvergängliche Verdienst von W. Roux, diese Frage zuerst so scharf erfasst und so weit durchgedacht zu haben, dass sie zur experimentellen Prüfung reif war. Aufgenommen und entscheidend weitergeführt wurde sie dann vor allem von HANS DRIESCH.

Es wäre ebenso lehrreich wie reizvoll, sich in jene ersten grundlegenden Experimente und in die Erörterungen, die sich daran anschlossen, zu vertiefen. Leider ist diese historische Behandlung der Frage hier nicht möglich; wir würden sonst über der Vergangenheit die aktuelle Gegenwart versäumen müssen. Ich will also sofort das Experiment schildern, von dem aus es dann entscheidend weitergeht.

Ein zur Selbstdifferenzierung befähigter Keimteil kann sich, der Definition nach, auch ohne Einfluss der Umgebung, seiner prospektiven Bedeutung (H. DRIESCH) entsprechend weiter entwickeln. Die gegebene Methode, ihn auf diese Fähigkeit zu prüfen, ist also seine Isolation. Diese wurde zuerst an den ersten beiden Furchungszellen des Seeigeleies vorgenommen (H. DRIESCH), später auf Anregung eines Experiments von O. HERTWIG an den ersten Furchungszellen vom gewöhnlichen Molch, *Triton taeniatus*. Dasselbe Experiment wurde dann auf spätere Entwicklungsstadien beider Keimarten ausgedehnt.

Führt man dieses Experiment an Tritoneiern aus, vom ungefurchten Ei an bis zur beginnenden Gastrula, so erhält man vor allem zwei Ergebnisse von bedeutungsvoller Verschiedenheit.

Nach medianer Durchtrennung, wo jede Keimhälfte sämtliche präsumptive Anlagen zur Hälfte enthält, entstehen Zwillinge von halber Grösse, aber normalen Proportionen.

Bei frontaler Durchtrennung dagegen entwickelt sich nur aus der dorsalen Hälfte ein wohlproportionierter Embryo von halber Grösse, aus der Hälfte also, welche die Anlagen von Medullarplatte, Chorda und Urwirbeln fast ganz besitzt, nicht aber die Anlage der Epidermis. Die ventrale Hälfte dagegen liefert nur ein nicht weiter gegliedertes Bauchstück.

Dies ist, wie gesagt, der Fall nach Durchtrennung bis zum Beginn der Gastrulation. Bei älteren Keimen dagegen, schon bei älteren Gastrulen, entsteht aus einer halben Gastrula auch ein halber Embryo.

Uns interessiert zunächst das Verhalten der jüngeren Keime.

Wenn aus einer halben Gastrula an Stelle eines halben Keims ein ganzer entsteht, von halber Grösse, aber normalen Proportionen, so bedeutet das, dass die präsumptiven Organanlagen beim Aufbau des Embryos eine andere Verwendung gefunden haben als bei der normalen Entwicklung. Besonders deutlich ist das bei der Entwicklung der dorsalen Keimhälfte. Sie enthält keine präsumptive Epidermis; wenn sich trotzdem ein normal proportionierter Embryo aus ihr entwickelt, bei dem sich also das Ekto-derm nach normaler Proportion in Medullarplatte und Epidermis gegliedert hat, so muss präsumptive Medullarplatte zur Bildung von Epidermis verwendet worden sein. Das heisst aber, beide sind zu Beginn der Gastrulation noch nicht determiniert, oder wenigstens nur labil, noch nicht unwiderrufflich fest.

Wenn das aber der Fall ist, so muss an diesem Punkt eine tiefer gehende Analyse einsetzen können. So lange nämlich die einzelnen Keimbezirke noch für einander eintreten können, so lange müssen sie sich auch, falls dies technisch ausführbar ist, tatsächlich miteinander vertauschen lassen. Präsumptive Epidermis müsste dann zu Gehirn werden können und umgekehrt.

Die technischen Schwierigkeiten lassen sich durch ein sehr einfaches, selbst gefertigtes Instrumentarium überwinden, das Experiment geht und hat den erwarteten Erfolg.

Daraus folgt zunächst zweierlei:

Erstens folgt, in Uebereinstimmung mit dem Ergebnis der Durchschnürungsversuche, dass die einzelnen Keimbezirke zu Beginn der Gastrulation noch nicht, oder wenigstens noch nicht in fester, unwiderrufflicher Weise zu ihrem spätern Schicksal bestimmt sind; dass sie vielmehr noch mehrere Möglichkeiten der Entwicklung haben;

zweitens folgt daraus, dass an dem neuen Ort irgend ein Einfluss herrschen muss, durch welchen nunmehr die Richtung der Entwicklung festgelegt wird.

Auch dieser letztere Schluss liess sich schon aus den Zerteilungsversuchen ziehen und ist auch von HANS DRIESCH schon gezogen und in die Formel gebracht worden: Das Schicksal eines Keimteils ist eine Funktion seiner Lage im Ganzen. Aber doch hat die neue Methode ganz neue Wege zu einer tieferen Analyse eröffnet. Durch die nunmehr gegebene Möglichkeit, kleine Keimstücke von beliebiger Herkunft an bestimmter Stelle eines anderen

Keims einzupflanzen, ist zugleich die weitere Möglichkeit gegeben, diese Stücke sowohl wie den Ort der Einpflanzung auf ihre Fähigkeiten zu prüfen. Dazu kommt das weitere, dass die Methode nach verschiedenen Seiten hin abgeändert und besonderen Zwecken angepasst werden kann.

So kann man ein zu prüfendes Keimstück sehr leicht unter die Epidermis bringen, und zwar von frühesten Entwicklungsstadien an, indem man es durch einen kleinen Schlitz in die Furchungshöhle einer beginnenden Gastrula einsteckt. Mit dem Verschwinden der Furchungshöhle während der Gastrulation kommt das Implantat in den engen Spaltraum zwischen dem äusseren und den inneren Keimblättern zu liegen, kann sich den letzteren einfügen oder eventuell auf das erstere eine Wirkung ausüben.

Nicht weniger wichtig ist eine weitere Abwandlung der Methode. Statt Stückchen derselben Art (homöoplastische Transplantation) kann man auch solche fremder Arten (heteroplastische Transplantation), ja sogar Gattungen und Ordnungen (xenoplastische Transplantation) miteinander vereinigen. Namentlich diese letztere Methode hat in jüngster Zeit Ergebnisse von grosser theoretischer Tragweite zu Tag gefördert, worauf später noch zurückzukommen sein wird.

Die heteroplastische Transplantation bietet zunächst den grossen methodischen Vorteil, dass das eingepflanzte Gewebe lange Zeit, unter Umständen sogar dauernd vom Gewebe des Wirts unterscheidbar bleibt.

So lässt sich die Vertauschbarkeit der präsumptiven Epidermis und Medullarplatte mit unübertrefflicher Klarheit demonstrieren.

Auch in diesem Fall sind es wieder zwei Bezirke eines und desselben Keimblattes, welche für einander eintreten können. Die Vertretbarkeit geht aber noch weiter. OTTO MANGOLD hat gezeigt, dass auch mesodermale Organe, wie Muskeln, Nieren, aus verpflanztem Ektoderm entstehen können.

Uebereinstimmend folgt aus all diesen Experimenten einmal die relative Indifferenz der geprüften Keimteile in jenem frühen Entwicklungsstadium, und dann das Vorhandensein eines bestimmenden Einflusses am neuen Ort.

Von welchen Teilen mag nun dieser bestimmende Einfluss ausgeübt werden?

Die nächstliegende Vermutung ist: von solchen, welche dem zu determinierenden Stück direkt benachbart sind. Das hat sich denn auch schon in weitgehendem Masse bestätigt. Dafür nur einige Beispiele.

Das Wirbeltierauge ist ein zusammengesetztes Gebilde, dessen Bestandteile von sehr verschiedenen Mutterböden geliefert werden, welche ursprünglich flächenhaft nebeneinander ausgebreitet durch die Faltungsvorgänge bei der Entwicklung ineinander geschoben werden. Die Anlage der Retina, der Augenbecher, entsteht aus dem vordersten Teil der Hirnanlage; die Augenlinse aus der den Augenbecher bedeckenden Epidermis. An dem Ort, wo der Augenbecher die Epidermis berührt, in dem Zeitpunkt, in dem dies geschieht, wuchert die Linse ein. Es lag nahe, dieses räumliche und zeitliche Zusammenpassen auf einen kausalen Zusammenhang zwischen beiden Vorgängen zurückzuführen. In der Tat, nimmt man die Anlage des Augenbechers frühzeitig weg, so unterbleibt die Linsenbildung entweder ganz oder sie findet wenigstens in mehr oder weniger unvollkommener Weise statt. Bringt man andererseits fremde Epidermis über den Augenbecher, oder noch besser, verpflanzt man den ausgeschnittenen Augenbecher an anderer Stelle unter die Epidermis, so bildet sich, innerhalb gewisser Grenzen, an dieser fremden Stelle eine Linse.

Ebenso wird der Keimbezirk, aus welchem später das Zentralnervensystem entsteht, also die präsumptive Medullarplatte, bei der normalen Gastrulation von Chorda und Mesoderm unterlagert. Ich vermutete schon vor vielen Jahren, dass dadurch die Bildung der Medullarplatte hervorgerufen, induziert wird. Und in der Tat, bringt man solches Chorda-Mesoderm an fremder Stelle unter die Epidermis — nach der vorhin erwähnten Methode, durch Einstecken in die Furchungshöhle — so entwickelt sich an dieser Stelle, wie zuerst A. MARX gezeigt hat, nicht Epidermis, sondern Medullarplatte.

Ein weiteres Beispiel solcher induktiven Entwicklung wurde jüngst von O. MANGOLD beigebracht, durch ein Experiment, bei welchem ein Haftpfad durch untergeschobenes Kopfmesoderm hervorgerufen werden konnte.

Ein solches Hervorrufen eines Entwicklungsprozesses an einer Stelle, wo er sonst nicht stattgefunden hätte, kann man Induktion, diese Art der Entwicklung induktive Entwicklung nennen. Der

Keimbezirk, von welchem die Induktionswirkung ausgeht, ist das Aktionssystem, der Keimbezirk, welcher die Wirkung erfährt, das Reaktionssystem.

In allen bisher bekannt gewordenen Fällen ist die Induktion einseitig gerichtet. Der Augenbecher induziert Linse, Chordamesoderm induziert Medullarplatte, Kopfmesoderm induziert Haftfaden, und nicht umgekehrt.

Durch induktive Entwicklung können nun aber auch viel kompliziertere Gebilde entstehen, offenbar durch Zusammenwirken mehrerer Faktoren, die auch schon bis zu einem gewissen Grade einzeln unterscheidbar sind. So kann man vollkommene sekundäre Embryonalanlagen erhalten, mit eigener Beweglichkeit, mit Hirn, Augen und Hörblasen, Chorda, Muskeln und Exkretionsorganen; und zwar gemeinsam gebildet vom Implantat und vom Wirtskeim.

Derartige sekundäre Embryonalanlagen erhält man, wenn man ein Stück der oberen Urmundlippe einer jungen Gastrula einem anderen Keim an indifferenter Stelle einpflanzt.

Ein solches kleines Stück der oberen Urmundlippe bildet also im Wirtskeim ein neues Organisationszentrum; es wirkt organisatorisch auf seine neue Umgebung. Man kann es daher als einen „Organisator“ bezeichnen. Mit diesem komplexen Begriff lässt sich vorläufig der merkwürdige Sachverhalt am besten erfassen.

Dadurch ist natürlich unsere Neugierde noch nicht befriedigt; im Gegenteil, sie ist erst recht geweckt worden. Von den zahlreichen andrängenden Fragen sei hier nur noch eine von allgemeiner Bedeutung behandelt, auf welche neueste Experimente eine überraschende Antwort gegeben haben.

Es handelt sich um die Frage, welchen Anteil das Implantat und der Wirtskeim, also das Aktions- und das Reaktionssystem, am Zustandekommen und an der genaueren Beschaffenheit der induzierten Anlage haben, und damit um einen fundamentalen Wesenszug des Induktionsvorganges überhaupt.

Ist das Reaktionssystem nur der bildsame Stoff, aus welchem das Aktionssystem als Bildner das Organ, die Embryonalanlage formt, oder enthält es die Fülle der Anlagen und der „Organisator“ hat die Aufgabe, daraus die sinnvolle Auswahl zu treffen?

Oder anders ausgedrückt: werden im Implantat durch die Induktion eigene Gestaltungstendenzen geweckt, oder werden ihm solche, zugleich mit seinem Schicksal am neuen Orte, aufgeprägt?

Eigene Gestaltungstendenzen des Implantats lassen sich naturgemäss nur nachweisen, sofern sie von denen des Wirts abweichen; sie können also bei der gewöhnlichen Transplantation, homöoplastisch, nicht sichtbar gemacht werden. Sie werden dies aber, wenn die verbundenen Partner in ihrer Form genügend verschieden sind, also unter Umständen schon bei Vereinigung von Keimen verschiedener Spezies (heteroplastisch).

So zeigte schon das vorhin geschilderte Austauschexperiment zwischen Triton taeniatus und cristatus einen derartigen Unterschied. Dort war an einer cristatus-Gastrula präsumptives Kiemenektoderm durch präsumptive Medullarplatte von taeniatus ersetzt worden. Diese hatte sich ortsgemäss an der Kiemenbildung beteiligt, dabei aber die herkunftsgemässen taeniatus-Charaktere beibehalten. Die Kiemenstummel dieser Seite waren weiter entwickelt und anscheinend auch anders verteilt als auf der normalen cristatus-Seite.

Sollte es nun gar möglich sein, Keime verschiedener Gattungen oder gar Ordnungen durch xenoplastische Transplantation zur Wechselwirkung zu bringen, so wären höchst interessante Aufschlüsse zu erwarten. Denn solche Embryonen haben unter Umständen an entsprechenden Orten Organe von ganz verschiedener Herkunft und Gestalt.

So hat die Tritonlarve im Munde kleine Zähnchen, entsprechend den Zähnen der übrigen Wirbeltiere; die Kaulquappen dagegen haben an derselben Stelle Hornkiefer, welche nicht nur ganz anders aussehen, sondern auch ihrer Entstehung nach mit Zähnen nicht das geringste zu schaffen haben. Die Tritonlarve hat ferner hinter dem Munde lange Haftfäden; die Kaulquappe breite, niedere Haftnäpfe.

Wenn es nun möglich sein sollte, Froschepidermis, etwa von der hinteren Bauchgegend, in frühesten Entwicklungsstadien in die Mundgegend einer Tritonlarve zu verpflanzen, wird sie dann dort den Charakter von Mundhaut annehmen, wie Tritonhaut es nach solcher Verpflanzung tut? Wird sie also Mundorgane bilden? Und Mundorgane welcher Art? Zähne und Haftfäden, wie es dem Wirtskeim entspricht, oder Hornkiefer und Haftnäpfe, wie es den Anlagen des Spenders zukommt?

Dass dieses unwahrscheinliche Experiment ausführbar ist, davon konnte ich mich schon vor vielen Jahren durch eigene

Versuche überzeugen; doch starben die operierten Keime immer ab, ehe sie eine Antwort auf die gestellte Frage gegeben hatten. Im Sommer 1931 ist es aber dem Geschick und der Ausdauer eines meiner Mitarbeiter, Dr. SCHOTTÉ, gelungen, diese Schwierigkeit zu überwinden, und der Erfolg lohnte die Mühe. Es liess sich mit Sicherheit zeigen, dass Bauchhaut von Frosch in der Mundgegend einer Tritonlarve zu Mundhaut umgewandelt wird und dort an der richtigen Stelle das ihr eigentümliche Haftorgan, nämlich Haftnäpfe bildet.

Daraus lassen sich nun aber Schlüsse von grosser Tragweite ziehen.

Die Haut der Bauchgegend, welche normalerweise keine Haftnäpfe bilden würde, enthält doch — neben vielen andern — die Anlagen dazu. Diese werden geweckt durch einen ihnen gemässen Reiz, der insofern spezieller Natur sein muss, als er eben das ortsgemässe Organ hervorruft, insofern aber allgemeiner Natur, als er in Tritonektoderm nicht Haftnäpfe, sondern Haftfäden induziert hätte. Der Auftrag an die Epidermis hatte gewissermassen nur ganz allgemein auf „Mundbewaffnung“ gelautet, und nun lieferte die fremdartige Epidermis diejenige Art von Mundbewaffnung, welche ihr eigentümlich ist.

Einen derartigen Reiz könnte man einen „komplexen Situationsreiz“ nennen.

So wird auch bei der Verkettung der Vorgänge nach homöoplastischer Transplantation und wahrscheinlich auch bei der normalen Entwicklung der Anruf des Aktionssystems immer allgemeinerer Natur sein als die Antwort des Reaktionssystems.

Was die Natur eines solchen komplexen Situationsreizes sein könnte, dafür fehlen uns bis jetzt alle sicheren Anhaltspunkte. Ich will deswegen darauf verzichten, mich hier in die Diskussion von Möglichkeiten einzulassen.

* * *

Nach all diesen neueren Erfahrungen scheint nun der alte Streit zwischen den Theorien der Präformation und der Epigenese mit einem vollen Siege der letzteren geendigt zu haben. Aber so einfach liegen die Dinge doch nicht. Tatsachen von genau demselben Gewicht wie die zuletzt angeführten scheinen auch wieder in die Richtung der Präformation zu deuten. Darüber und

über die Möglichkeit einer Vermittlung zwischen den anscheinend unversöhnlichen Gegensätzen zum Schluss noch ein paar Worte.

Wir haben vorhin gehört, dass bei manchen Amphibien die Linsenbildung vom Augenbecher abhängig ist, indem einerseits ohne Augenbecher zum mindesten keine vollkommen ausgebildete Linse entsteht, anderseits aber der Augenbecher auch in fremder Epidermis eine Linse zu induzieren vermag. Nun hat sich aber bei anderen Formen, sogar bei solchen, welche mit den zuerst untersuchten nahe verwandt sind, eine weitgehende Unabhängigkeit der Linsenbildung gezeigt; und was das merkwürdigste ist: es hat sich herausgestellt, dass bei einer Form (*Rana esculenta*), bei welcher der Augenbecher nachweislich die Fähigkeit besitzt, in fremder Epidermis eine Linse zu induzieren (Filatow), trotzdem die normalen Linsenbildungszellen ihrerseits imstande sind, sich auch ohne Augenbecher zur Linse zu differenzieren.

Diese doppelte Bestimmtheit schien auch für die Determination der Medullarplatte zu gelten; doch weisen neuere Ergebnisse von W. ERDMANN, welche in neuester Zeit von J. HOLTFRETER (noch unveröffentlicht) bestätigt wurden, darauf hin, dass hier noch andere höchst merkwürdige Verhältnisse vorliegen. Im übrigen aber ist dieses Verhalten weit verbreitet beim werdenden und beim fertigen Organismus. H. BRAUS, dem es zuerst bei einem Entwicklungsprozess aufstieß, nannte es im Anschluss an W. RHUMBLER mit einem der Technik entlehnten Ausdruck das „Prinzip der doppelten Sicherheit“. F. E. LEHMANN spricht im gleichen Sinn von einer „kombinativen Einheitsleistung teilweise gleichsinniger Faktoren“. Ich habe dafür die Bezeichnung „synergetisches Prinzip der Entwicklung“ vorgeschlagen. Die Bestätigung und Festigung dieses Prinzips scheint mir eines der wichtigsten Ergebnisse all dieser und ähnlicher Versuche.

* * *

Und nun noch einmal: Epigenese oder Präformation, induktive Entwicklung oder Selbstdifferenzierung? So hatte die ursprüngliche Frage gelautet. Die Experimente gaben darauf die überraschende Antwort: sowohl das eine wie das andere.

Oder vielleicht richtiger: erst das eine, dann das andere?

So scheint es in der Tat zu sein. Zum mindesten lässt sich ein solcher Fall experimentell herstellen.

Man kann in präsumptiver Epidermis durch unterlagertes Mesoderm Medullarplatte induzieren — also sicher induktive Entwicklung. Ist die Wirkung aber einmal erfolgt, ist das unterlagerte Stück entgegen seiner natürlichen Bestimmung zu Medullarplatte determiniert, so geht seine Entwicklung auch nach seiner Isolierung in der neu eingeschlagenen Richtung weiter — also ebenso sicher Selbstdifferenzierung. Es ist durchaus wahrscheinlich, dass auch die normale Entwicklung in dieser Weise verläuft.

* * *

Lassen Sie mich mit einem Wort persönlicher Ueberzeugung, die ich niemand aufdrängen will, also mit einem Bekenntnis, schliessen. Bei all meinen Experimenten wurde der werdende Organismus nicht als ein totes Ding betrachtet und behandelt, sondern als ein lebendiges Subjekt. Ich bin nicht gesonnen, darauf eine Philosophie aufzubauen; jedenfalls keine, die über meinen eigenen Hausbedarf hinausgeht. Wohl aber habe ich die Absicht, nach diesem heuristischen Prinzip exakt weiter zu experimentieren; denn ich glaube, die Erfahrung gemacht zu haben, dass man gut mit ihm fährt, und ich möchte glauben, dass man auch über das engere Gebiet der Entwicklungsphysiologie hinaus bis weit in die Medizin hinein gut damit fahren würde.