Zur Mechanik der Kernteilung und der Befruchtung.

Von
Richard Geigel.

Hierzu 7 Textfiguren.

Von den Centrosomen nimmt man vielfach an, dass sie bei der Kern- und Zellteilung ein Attraktionszentrum für die Tochterchromosomen bilden. Indem diese gegen die beiden Pole gezogen werden, entsteht aus dem Monaster der Dyaster. Eine Rolle sollen dabei feine Fasern spielen, die vom Centrosoma zu den Tochterchromosomen ziehen, und die „Mantel-“ oder „Zugfasern“ genannt worden sind, letzteres deswegen, weil durch deren Zug oder Verkürzung die Bewegung der Chromosomen gegen das Centrosoma hin erfolge.

Wir wollen einmal die Möglichkeit untersuchen, ob die wohlbekannten Bewegungsvorgänge während der Karyokinese wirklich auf irgend eine Attraktion von den Centrosomen aus, wirkend auf die Chromosomen, zurückgeführt werden können. Sicher ist durch die Beobachtung festgestellt, dass der Abstand der Chromosomen von den Centrosomen immer kleiner wird und dass diese Bewegung erlischt, wenn die Entfernung beider voneinander sich bis auf eine gewisse kleine Grösse verringert hat. Die Fig. 1—4, nach Sobotta, Atlas der Histologie, S. 10, geben die bekannten Bilder der Zellteilung, worin C = Centrosoma, Ch = Chromosomen, Mf = Mantelfasern, Vf = Verbindungsfasern, Sp = Spindel bedeutet. Ich habe Kernteilungsfiguren an sehr schönen Präparaten studieren können, die mir Herr Collega Sobotta freundlichst zur Verfügung gestellt hat, es wird aber besser sein, wenn ich meinen Betrachtungen die Beobachtungen und Resultate der Autoren auf diesem Gebiet und nicht meine eigenen zugrunde lege.

Von den uns bekannten „in die Ferne wirkenden“ Kräften könnten in Frage kommen:

1. Die Gravitation. Es ist nicht wahrscheinlich, dass ein Centrosoma mit einer so ausserordentlich kleinen Masse eine

relativ so bedeutende Bewegung an anderen Körpern durch eine Kraft bewirken soll, deren Grösse proportional der anziehenden Masse gesetzt werden muss. Wäre allgemeine Massenanziehung hier wirksam, so sollte man eher erwarten, dass die augenscheinlich viel grösseren und wohl auch schwereren Chromosomen das Centrosoma zu sich heranziehen, nicht umgekehrt von diesem in merkbliche Bewegung gesetzt werden. Und die Locomotion der Chromosomen ist während der Metakinese gar keine unbeträchtliche (Fig. 2—4).

Fig. 1

Fig. 2

2. Hat man wirklich an die Wirkung elektrischer und magnetischer Kräfte gedacht. Da ferromagnetische Wirkung natürlich ausgeschlossen ist, weil eben nirgends ein permanenter Stahlmagnet oder ein stromumflossener weicher Eisenkern in der sich teilenden Zelle sitzt, so könnten nur in Betracht kommen die Anziehung von entgegengesetzt gerichteten Strömen im Centrosoma und in den Chromosomen oder elektrostatische Ladung beider mit den entgegengesetzten Elektrizitätsarten, mit anderen Worten, zwischen Centrosoma und Chromosomen müsste ein elektrisches Potential vorhanden sein.

Es wird schwer sein, in den winzigen Gebilden der Centro- und der Chromosomen sich eine Quelle für einen konstanten Strom zu denken, der zudem noch gegen die Umgebung isoliert sein müsste. Auf die Anwesenheit eines Diëlektrikums zwischen Centrosoma und Chromosomen könnte auch nicht verzichtet werden, wenn elektrostatische Anziehung die bewegende Ursache für die Metakinese abgeben soll. Es sind ungeheuerliche Unwahrscheinlichkeiten, welche der Annahme einer bisher bekannten Fernkraft im Centrosoma entgegenstehen, aber das Unwahrschein-

liche soll einmal wirklich sein, das Centrosoma soll die Chromosomen wirklich anziehen, wie es ja tatsächlich den Anschein hat. Dann muss sich aber auch die Bewegung der angezogenen Körper so vollziehen, wie sie sich unter Einfluss der Anziehung von seiten eines Attraktionszentrums nach den sichergestellten physikalischen Gesetzen nur vollziehen kann.

Wir wollen die Bewegung der Chromosomen von dem Augenblick an studieren, wo sie sich zwischen beiden Centrosomen in der Äquatorialstellung befinden und jetzt ihre Bewegung

Fig 3

Fig. 4

gegen die Centrosomen hin beginnen (Fig. 2). Diese Bewegung soll, so wollen wir einmal annehmen, unter dem Einfluss einer anziehenden Kraft, die vom Centrosoma ausgeht, erfolgen. Von jeder solchen Kraft wissen wir, dass ihre Wirkung mit der Entfernung abnimmt und zwar ganz allgemein mit dem Quadrat der Entfernung kleiner wird. Es soll möglich sein, dass unter ganz besonderen Verhältnissen die Kraft statt dessen mit der ersten oder der dritten, der vierten Potenz der Entfernung abnimmt, ganz gleichgültig: zunehmen kann sie mit wachsender Entfernung nach allem, was wir wissen, ganz gewiss nicht. Der nachfolgenden Untersuchung ist die überaus wahrscheinliche Voraussetzung zugrunde gelegt, dass die Anziehungskraft vom Centrosoma aus mit dem Quadrat der Entfernung abnimmt, aber das Resultat gilt mutatis mutandis für jede Kraft, die überhaupt mit wachsender Entfernung kleiner wird.

Nach den mir vorliegenden Abbildungen steht das Centrosoma senkrecht über dem Mittelpunkt des Monaster, später des Dyaster. Aus den Profilansichten ergibt sich, dass die Chromo-

somen schliesslich wieder in einer Äquatorialebene, dem Centrosoma aber näher stehenden kreisförmig begrenzten Ebene stehen. Wenn man die nach dem Centrosoma konkav gekrümmte Profilansicht nicht als absichtlich perspektivisch angelegte Zeichnung, sondern als Ausdruck wirklich vorhandener Krümmung ansehen soll, was ich nicht entscheiden kann, so wären die Chromosomen schliesslich auf einer Kugelschale mit dem Centrosoma als Mittelpunkt zur Ruhe gekommen. Der Durchschnitt ergibt dann ein Kreissegment.

Es wird gezeigt werden, dass ihre Anordnung unter dem Einfluss einer anziehenden, vom Centrosoma ausgehenden Kraft allein nicht in einer Ebene, auch nicht in einer Kugelfläche, sondern in einer von höherer Ordnung erfolgen muss.

Bezeichnen wir den ursprünglichen Abstand des angezogenen Körpers vom Kraftzentrum (Centrosoma) mit a , die beschleunigende Kraft mit P , die angezogene Masse des betreffenden Centrosoma mit m , die Zeit, während der die Kraft einwirkt mit t , den Weg mit s , so ist bekanntlich

$$\begin{aligned} ds &= \frac{P}{m} t \cdot dt \\ \text{und } \int ds &= \int \frac{P}{m} t \cdot dt \\ s &= \frac{P}{m} \frac{t^2}{2} \end{aligned}$$

Wir dürfen unbedenklich annehmen, dass die Chromosomen alle ungefähr die gleiche Masse haben, setzen wir die Masse $= 1$, so gibt P unmittelbar die Grösse der Beschleunigung für die Masse $= 1$ an, und es kommt die Gleichung

$$s = P \frac{t^2}{2} \dots 1)$$

Diese Gleichung ist nun für den sog. freien Fall richtig, aber nur deswegen, weil hier die im Fallen zurückgelegte Wegstrecke s so klein gegenüber dem Abstand vom Kraftzentrum, dem Erdmittelpunkt ist; dass man unbedenklich $P = \text{Const}$ setzen kann. Bei der Bewegung der Chromosomen gegen das Centrosoma hin trifft das aber keineswegs zu, hier verringert sich der Abstand vom Kraftzentrum mit fortschreitender zurückgelegter Weglänge sehr merklich. Da die Kraft umgekehrt proportional

dem Quadrat des Abstandes wachsen soll, so ist sie nach zurückgelegter Strecke s nicht mehr $\propto P$, sondern gleich

$$\frac{P a^2}{(a-s)^2}$$

Die obenstehende Gleichung muss also nach Einführung der Variablen p an Stelle der Konstanten P heissen:

$$s = \frac{t^2}{2} \int_0^p \frac{a^2 dp}{\left(a - p \frac{t^2}{2}\right)^2}$$

Man erkennt leicht, dass dieses Integral für $n \geq 1$ nicht existiert, denn es wird

$$\lim_{x=a} \frac{1}{(a-x)^n} = +\infty$$

Setzt man aber die Bedingung $p' \frac{t^2}{2} < a$, so lässt sich die Integration zwischen den Grenzen 0 und p' ausführen. Tut man dies, so kommt

$$s = \frac{t^2}{2} \cdot \frac{4a^2}{t^2} \left(\frac{1}{2a - p' t^2} - \frac{1}{2a} \right)$$

$$s = \frac{a p' t^2}{2a - p' t^2}$$

Der Unterschied gegenüber dem einfachen Fallgesetz

$$s = P \frac{t^2}{2} \quad (P = \text{Const.})$$

wird mit zunehmender Falldauer immer grösser. Nehmen wir z. B. an, es sei $a = 100$ mm, $P = 10$ mm, so wären die Fallstrecken bei $P = C$

für $t_1 = 1$	$s_1 = 5$
„ $t_2 = 2$	$s_2 = 20$
„ $t_3 = 3$	$s_3 = 45$

Im anderen Fall

für $t_1 = 1$	$s_1 = 5,3$
„ $t_2 = 2$	$s_2 = 25$
„ $t_3 = 3$	$s_3 = 82$

Die Fig. 5 stellt einen zum Dyaster senkrechten Durchschnitt durch das Centrosoma, das mit C bezeichnet ist, dar, die Chromosomen $b_1, b_2 \dots b_5$ sind auf einer Geraden angeordnet. Ein von C auf diese Gerade gefälltes Lot soll das Chromosoma b_0

treffen. Dieses würde also auf seinem Lot nach der Zeit t_1 um 5,3 mm, nach t_2 um 25 mm und nach t_3 um 82 mm dem C sich genähert haben.

Rechts und links von dem einen Chromosoma sind auf dem nämlichen „Äquator“ noch je 5 weitere in den Abständen $b_1, b_2,$

b_3, b_4 und b_5 eingetragen. Für diese hat sich sowohl a_0 , der Abstand vom Kraftzentrum, dem Centrosoma, als auch p_0 , die Beschleunigung, geändert. Es ist

$$a_n = \sqrt{a_0^2 + b_n^2} \text{ und}$$

$$p_n = p_0 \frac{a_0^2}{a_n^2 + b_n^2}$$

Es soll ferner sein $b_1 = 10, b_2 = 20, b_n = n \cdot 10$ mm. Setzt man diese Werte in die Gleichung

$$s = \frac{a p t^2}{2 a - p t^2}$$

ein, und bezeichnet man die Wegstrecken in den Zeiten $t_1 = 1, t_2 = 2, t_3 = 3$ mit s_1, s_2, s_3 , so erhält man folgende kleine

Tabelle, die natürlich für die Chromosomen rechts und links vom ersten (b_0) in ganz gleicher Weise ergibt:

		b_0	b_1	b_2	b_3	b_4	b_5
für $t = 1$	$s_1 =$	5,27	5,21	5,07	5,03	4,49	4,15
„ $t = 2$	$s_2 =$	25,0	24,7	23,8	22,3	20,5	19,7
„ $t = 3$	$s_3 =$	81,8	79,3	75,8	68,3	60,6	56,9

(Die Dimensionen der Fig. 5, für welche die durchgeführte Rechnung gilt, sind wenigstens nicht unvernünftig gewählt und kommen bei Kernteilungen wirklich vor. So habe ich z. B. den Durchmesser der Äquatorplatte $= 9,5 \mu$, ihren Abstand vom Centrosoma $= 8 \mu$, ein andermal $= 9,5 \mu$ und 12μ gefunden.)

Die Weglängen sind aber (ausser für b_0) natürlich nicht als Ordinaten auf der Grundlinie aufzutragen, sondern auf Geraden, welche die Punkte $b_1, b_2 \dots b_n$ mit dem Centrosoma verbinden.

Tut man dies, wie dies in Fig. 5 geschehen ist, so erhält man drei Kurven, welche für die Zeiten t_1, t_2, t_3 die jeweilige Anordnung der Chromosomen angeben. Dass es keine Kurven zweiter, sondern höherer (dritter) Ordnung sind, ist auf den ersten Blick zu sehen.

Die körperliche Anordnung der Chromosomen ergibt sich, wenn man die erhaltene Kurve um die Gerade Cb_0 rotieren lässt, in Gestalt einer in der Mitte am höchsten kegelförmigen Erhebung.

Es hat keinen Zweck, die Kurve noch weiter zu diskutieren, denn unzweifelhaft ordnen sich die Chromosomen, wenn sie sich dem Centrosoma nähern, nicht so an. Im Gegenteil, die äusseren haben den längsten Weg, das mittelste den kürzesten Weg zurückgelegt, die Kurve wendet dem Centrosoma nicht die konvexe, sondern in Wirklichkeit die konkave Seite zu (Fig. 4), oder sie liegen in einer Ebene, eine Erhebung der Mitte fehlt.

Freilich gelten die oben entwickelten Formeln nur für die Bewegung im luftleeren Raum und ohne Zweifel werden die Kurven durch jeden Widerstand, der sich der fortschreitenden Bewegung entgegensetzt, deformiert. Der Widerstand ist abhängig von der Geschwindigkeit des bewegten Körpers, wächst im allgemeinen mit dem Quadrat der Geschwindigkeit, bei so langsamen Bewegungen, wie hier eine vorliegt, wahrscheinlicher nur mit der ersten Potenz der Geschwindigkeit. Ohne Zweifel erleiden aber, das eine Mal mehr, das andere Mal

weniger, die mittleren Teile der Kurve eine Abflachung, am meisten der Gipfel über b_0 . Niemals aber kann durch den Widerstand das Vorrücken der Mitte ganz verhindert, nie die Ebene erhalten bleiben, nie die konvexe Kurve gar in eine konkave verwandelt werden, niemals also, das ist hiermit erwiesen, die tatsächlich beobachtete Anordnung der Chromosomen um das Centrosoma herum, durch eine von diesem ausgehende Anziehungskraft allein bewerkstelligt werden, sofern die Bewegung in einem homogenen Medium erfolgt. Ist dies nicht der Fall und wird der Widerstand des Mediums z. B. im Abstand $= r$ vom Centrosoma so gross wie die beschleunigende Kraft an dieser Stelle, so bewegen sich von dieser Kugelschale mit dem Radius $= r$ aus die Chromosomen mit der erlangten Geschwindigkeit weiter, nimmt der Widerstand aber noch mehr zu, so wird es eine Kugelschale mit dem Radius ϱ geben, an welcher die Bewegung der Chromosomen halt macht, die von b_0 eher als die von den anderen und alle müssen sich also auf dieser Kugelschale mit dem Radius ϱ schliesslich anordnen.

Es könnte z. B. recht gut sein, dass die Fäden der Astrosphäre Streben sind, die vom Centrosoma ausgehen und dem Fortschreiten andrängender Körperchen, der Centrosomen, einen wachsenden Widerstand entgegensetzen, ebenso die in diesem Stadium der Karyokinese aufgetretenen Mantelfasern (mf.). Das sind aber dann nicht, wie angenommen wird, „Zugfasern“, sondern im Gegenteil Druckfasern.

Jetzt wäre noch eine Möglichkeit für die Bewegung der Chromosomen und ihre endgültige Gruppierung im Kreissegment um das Centrosoma herum zu besprechen. Es wäre möglich, dass eine Kontraktion der Zugfasern, welche Centrosoma und die Chromosomen verbinden, die Annäherung ersterer an letzteres herbeiführte. Zweierlei wäre hier wieder möglich:

1. Die wirkende Kraft könnte die elastische Kraft der vorher gespannten Fäden der Zugfasern sein. Dies würde allerdings die Annäherung und Anordnung annähernd in Halbkreisform physikalisch sehr gut erklären, weil hier als bewegende Ursache keine äussere Kraft in Betracht kommt, die mit wachsender Entfernung abnimmt, sondern eine im Innern eines Körpers wirksame, die elastische Kraft, die in der Tat um so grösser wird, je weiter die Enden des passiv gedehnten, elastischen

Körpers voneinander entfernt werden. Ist q der Querschnitt der gedehnten Substanz, C ihr linearer Verlängerungscoefficient, δ die Verlängerung durch den Zug, so ist die durch die Dehnung geweckte elastische Kraft bekanntlich

$$p = \frac{\delta q}{C}$$

Wären z. B. zu irgend einer Zeit der Anaphase die Tochterchromosomen in gleichem Abstand von ihrem Centrosoma und mit diesem durch elastische Fäden verbunden, so könnte man sich wohl vorstellen, dass mit dem Wandern des Centrosomas gegen den Pol hin diese Fäden bei noch wenig oder unbeweglichen Chromosomen verlängert und gespannt werden, und dass die Chromosomen, sobald sie frei beweglich werden, etwa dann, wenn die ursprünglichen Chromosomen sich in die Tochterchromosomen spalten, die Tochterchromosomen einfach dem elastischen Zug der gespannten Fäden folgen. Dieser Zug wirkte auf die vom Centrosoma entfernten Teile stärker als auf die nähergelegenen und die Folge wäre richtig eine annähernd halbkreisförmige Anordnung in dem früher schon einmal gegebenen Abstand vom Centrosoma. Ich will natürlich nicht behaupten, dass dem wirklich so ist, ich halte vielmehr einen anderen Vorgang für wahrscheinlicher, ich wollte nur diese physikalische Möglichkeit nicht unbesprochen lassen. Sache der Beobachtung, natürlich von seiten derer, die mehr davon verstehen als ich, müsste es sein, die tatsächlichen Vorgänge der Mitose auf diese Möglichkeit hin zu prüfen.

Noch eine Möglichkeit gäbe es, einen Zug innerhalb der „Zugfasern“ für die endgültige Anordnung der Chromosomen verantwortlich zu machen, an die manche gedacht haben, eine Kontraktion oder Schrumpfung der Fasern selbst. Die Schwierigkeit liegt hier nur in der Erklärung, warum dann der Kontraktionsvorgang in den einzelnen Fasern nicht überall gleich, zur Länge proportional gleich erfolgen soll, sondern so, dass die längsten Fasern gerade die grösste Verkürzung erleiden sollten.

Man würde hier kaum umhin können, eine Finalität des Bewegungsvorganges anzunehmen, statt die Kausalität und damit den Boden mechanischer Untersuchung zu verlassen.

Hiermit nähere ich mich dem Schlusse des ersten Teiles meiner theoretischen Erörterungen.

Nur flüchtig habe ich oben angedeutet, welche Schwierigkeiten auftauchen, wenn man bei der Karyokinese ein Attraktionszentrum annimmt, und das gilt ohne Zweifel für alle biologischen Probleme insgesamt. Es mag augenblicklich recht bequem sein, von einem Attraktionszentrum zu sprechen, um die geometrische Darstellung anschaulicher zu machen, es gehört aber doch noch mehr dazu, um eine in die Ferne wirkende Anziehungskraft als Ursache für die beobachteten Vorgänge wirklich annehmen zu dürfen; für das Verhalten vom Centrosoma zu den Chromosomen glaube ich das Gegenteil in den obigen Ausführungen nachgewiesen zu haben. Wenn aber „einen Vorgang erklären“ heisst „ihn auf andere wohlbekannte zurückführen“, so geht es vielleicht bei der Karyokinese, wenn man einfach auf die allgemeine Lebereigenschaft des Wachstums zurückgreift, von dem man weiss, dass es zu bestimmten Zeiten, in bestimmtem Maß und nach bestimmter Richtung zu erfolgen pflegt. Physikalisch stellt dieser Vorgang nichts anderes dar als Apposition oder Einlagerung neuer Teile, die Raum beanspruchen und demgemäss andere verdrängen müssen.

Dass diese Dinge aber zu bestimmten Zeiten, in bestimmter geometrischer Ordnung, in bestimmtem Maße bei Lebewesen und ihren Teilen erfolgen, kann freilich auf einen letzten Grund nicht mehr zurückgeführt werden; ebensowenig wie die Tatsache, dass ein frei beweglicher Körper sich gegen den Mittelpunkt der Erde hin bewegt, dass er fällt, wenn er nicht festgehalten wird. Soweit man also von einer „Erklärung“ vernünftigerweise überhaupt sprechen kann, würde sie gegeben sein, wenn z. B. ein Wachstum zwischen den beiden Reihen der Tochterchromosomen stattfände. Nehmen wir an, es sei so. Es könnten z. B. die „Verbindungsfasern“ durch ihr Längenwachstum die Tochterchromosomen nach den beiden Polen hindrängen, soweit, bis die entgegenstehenden vom Centrosoma radiär ausgehenden „Zug-“, richtiger „Druckfasern“ und die Fasern der Asträa einen unüberwindlichen Widerstand entgegensetzen. Damit wäre sowohl die Annäherung der Chromosomen an das Centrosoma, als auch ihre Anordnung auf einer Kugelschale um dieses herum physikalisch einwandfrei „erklärt“. Und so einfach ad oculos demonstriert wäre diese Druckwirkung durch Wachstum vielleicht nirgendmehr wo und so deutlich wie gerade hier, wollte man nur sich an die

Vorstellung gewöhnen, dass die Verbindungsfasern (Vf Fig. 2—4) nicht sowohl durch die auseinander gegen die Pole hinwandernden Chromosomenreihen verlängert und gedehnt werden, als vielmehr, dass diese Verbindungsfasern in die Länge wachsen und die Chromosomen vor sich her treiben. Ja noch mehr! Auch die Trennung der beiden Centrosomen C_1 und C_2 während der Prophase (Fig. 1) voneinander, ihr Wandern je einem entgegengesetzten Pol zu, ist ja geradezu durch die zwischen beiden auftretende Spindel (Fig. 1), die immer länger wird, wächst, nicht gedehnt wird, auf einen solchen Wachstumsvorgang zu beziehen. Nur nebenbei soll bemerkt werden, dass die Form der hier auftretenden Spindel geradezu an Druck, nimmermehr aber an Zug gedehnter Fäden denken lässt¹⁾.

Dem sei wie ihm wolle, es mögen die Kollegen vom histiologischen Fach ihre Einwendungen machen, ich möchte kurz meine Darlegungen in folgende Sätze zusammenfassen.

Vom physikalischen Standpunkt aus lässt sich zeigen, dass die bisherige mechanische Erklärung der Karyokinese durch Attraktion falsch ist.

Die Centrosomen sind nicht Attraktionszentren und auch die Kontraktion der Mantelfasern ist durchaus unwahrscheinlich. Wirken diese bei den Bewegungsvorgängen und der endlichen räumlichen Anordnung der Chromosomen mit, so sind sie nicht „Zugfasern“, sondern Druckfasern.

Die Annahme, dass Wachstumsvorgänge zwischen den Reihen der Tochterchromosomen, speziell Längenwachstum der Verbindungsfasern, die Ursache für Bewegung und endgültige Anordnung der Chromosomen abgeben, kann physikalisch allein in Betracht kommen, dazu der mechanische Widerstand von der Umgebung der Centrosomen aus.

Ähnlich bewirkt wohl auch Längenwachstum der Spindel die Trennung und Entfernung der beiden Centrosomen²⁾.

Es wird sich empfehlen „Centren der Anziehung“ „oder auch der Abstossung“ anders als nur zu didaktischen Zwecken nur da anzunehmen, wo ein beobachteter Bewegungsvorgang auf Wachstum (oder Involution) einzelner Teile gar nicht zurückgeführt

¹⁾ Wie ich nachträglich sehe (Gurwitsch, „Morphologie und Biologie der Zelle“) hat schon früher Drüner ganz die nämliche Erklärung gegeben.

²⁾ Vgl. Anmerkung 1.

werden kann und wenn namentlich ferner die endgültige geometrische Anordnung der Teile mit dem Resultat der Bewegungsgleichungen in Einklang steht.

Diese beiden Forderungen scheinen mir aber in der Tat erfüllt zu sein bei einem Befruchtungsvorgang, wie ihn die Autoren beschreiben. Ich meine die kegelförmige Erhebung, mit der die Eioberfläche dem sich nähernden Spermatozoon entgegenkommt, wie sie meines Wissens von Fol zuerst beobachtet worden ist. O. Hertwig, „Elemente der Entwicklungslehre“ 1907, S. 25 (Fig. 6 und 7 nach Hertwig) bildet diesen „Empfängnishügel“ (Fig. Eh) ab. Speziell bei der Befruchtung der Eier vom See-

Fig. 6

Fig. 7

stern ist solches gesehen worden. Hier muss ich gleich gestehen, dass mir jede eigene Anschauung davon fehlt. An konservierten Präparaten kann man das, worauf es ankommt, nicht mehr studieren und den Befruchtungsvorgang mir *in vivo* vorführen, das kann ich auch nicht, weil ich gar keinen Seestern habe. Den Vorwurf der Keckheit muss ich also auf mich nehmen, wenn ich, wie man sehen wird, recht weittragende Schlüsse aus einem Phänomen ziehe, dessen Kenntnis ich nur anderen verdanke, dessen Richtigkeit mir nur andere, allerdings Namen ²von erstem Rang, verbürgen.

Bei diesem Vorgang könnte man in erster Linie daran denken, dass eine Änderung in der Spannung oder in der Kohärenz der äussersten Schichten an einer kleinen Stelle die Vorwölbung des Empfängerhügels verschulde, wie man ja auch das Vortreiben der Pseudopodien von Amöben usw. auf Spannungsverminderung der Hülle durch chemische Stoffe zurückgeführt hat. Man nimmt an, dass ein recht hoher Druck, etwa von sechs bis sieben

Atmosphären, im Innern eines einzelligen Wesens herrscht, das Gleichgewicht hält diesem Druck die Oberflächenspannung der Grenzschicht oder die Spannung und Festigkeit einer etwa vorhandenen Hülle. Man kann sich nun recht gut vorstellen, dass etwa von einem herankommenden Spermatozoon aus chemische Körper diffundieren, die werden sich dann im allgemeinen in der Form von Kugelschalen verbreiten und die Oberfläche des Eies zuerst an einem Punkt treffen. Wird dadurch die Oberflächenspannung herabgesetzt, so wird sich hier eine Vorwölbung bilden. Es ist nun aber der Druck eine Kraft, die normal auf jedes Flächenelement wirkt, wie dieses auch gerichtet sein mag. Die Vorwölbung muss also allgemein eine kugelförmige sein, denn in der Vorwölbung selbst wirkt der Druck nach allen Seiten gleich stark. Wenn er auch eine bedeutendere Deformierung und Vortreibung an den Stellen hervorbringen muss, die widerstandsfähiger sind, im allgemeinen also am Scheitel der Vorwölbung als an der Stelle, die dem Spermatozoon am nächsten ist, so muss doch gefordert werden, dass mit Ausbildung des Hügels dieser immer weiter und weiter werden muss, wenn er durch den Druck von innen heraus erzeugt wird. Anders natürlich, wenn eine anziehende Kraft den Empfängnishügel erzeugt. Bevor wir diese Möglichkeit analysieren, wollen wir nur noch einen Grund anführen, der unseres Erachtens ganz entschieden dagegen spricht, dass der Empfängnishügel durch intracellularen Druck erzeugt wird. Dies würde, wenn es richtig wäre, überhaupt nur die Bildung des Hügels am Ei erklären, nicht aber den Umstand, dass das herantretende Spermatozoon auch den Empfängnishügel wirklich trifft und wirklich auch an der Spitze trifft. Wird nicht auch das Spermatozoon vom Empfängnishügel angezogen, von einer gerichteten Kraft darauf hingetrieben, so müsste es ein merkwürdiger Zufall sein, wenn dieses noch dazu mit Eigenbewegung begabte Spermatozoon nicht auch daneben geraten, hier und dort einen neuen Hügel oder wenigstens am ersten seitliche Auswüchse, Vortreibungen, Ausbuchtungen durch die lokale Schwächung der Wand erzeugen könnte.

Wenden wir uns zur einzig offen bleibenden Möglichkeit und nehmen einmal an, dass zwischen Spermatozoon und Ei eine Fernkraft im Sinne einer Anziehung auftrete, sobald das Spermatozoon in das „vitale Feld des Eies“ gelangt.

Mechanisch ist dieser Vorgang bei weitem nicht so leicht zu übersehen, wie der, welcher sich bei der Karyokinesis vollzieht. Bei letzterer bleibt das Centrosoma von einem gewissen Zeitpunkt an ruhig an seiner Stelle und nur die Chromosomen nähern sich ihm. Beim Befruchtungsvorgang hingegen bewegt sich sowohl das Spermatozoon gegen das reife Ei, wie dessen Umgrenzung gegen das Spermatozoon hin. Wenn sich zwei Körper gegenseitig anziehen, müssen sich beide bewegen, wenn nicht der eine durch irgend eine andere äussere Kraft in seiner Lage festgehalten wird, und die Bewegung des Spermatozoon und die der Eihülle ist hier eine sehr bemerkbare. Wüsste man etwas über die Masse, die am Spermatozoon und am Ei in Bewegung gerät, hätte man genaue Messungen über die von beiden ausgeführten Bewegungen, so könnte man allerdings an eine mathematische Analyse des Falls herantreten. Aber nicht nur fehlen beide Bedingungen, es sind auch die Spermatozoen mit einer ihnen eigenen Fortbewegung begabt, die auch unabhängig von einer Attraktion erfolgt und die durch die bekannten schlängelnden Bewegungen des Schwanzes hervorgerufen werden. Ob diese, durch die Nähe des Eies angeregt, stärker oder schwächer werden, steht dahin. So sind wir leider hier auf folgende theoretische Betrachtungen angewiesen, welche nur auf eine gewisse, wie mir scheint aber doch grosse Wahrscheinlichkeit Anspruch machen können.

Die oben entwickelte Form für die Annäherung der Chromosomen kann beim Befruchtungsvorgang geometrisch nicht genau dieselbe sein. Erstens sind die Teile der Eihülle nicht wie bei der obigen Annahme der Äquatorialstellung in einer Ebene, im Durchschnitt also in einer Geraden angeordnet, sondern auf einer Kugelschale, auf dem Durchschnitt gesehen also auf einem Kreissegment. Zweitens gesellt sich zu der Bewegung des einen Teils die des anderen, um in jedem Zeitabschnitt den zurückgelegten Weg zu vergrössern, die Entfernung des Spermatozoon vom Ei zu verkleinern, die Attraktionskraft, falls eine solche überhaupt besteht, zu vergrössern. Aus beiden Gründen kann wohl die oben entwickelte Kurve steiler, sonst aber qualitativ wohl nur bei grösserer Steifigkeit der Eihülle geändert werden. Stets müssen die mittleren dem Spermatozoon nächsten Teile der Eihülle den anderen, den lateralen, in ihrem Wege voraneilen, beim Befruchtungs-

vorgang jedenfalls in den späteren Stadien der Bewegung noch mehr als bei dem analysierten Vorgang der Karyokinese. Dieser Forderung scheint nun in aller wünschenswerten Weise wirklich die Gestaltung des Empfängnishügels zu entsprechen, wie er z. B. in den Abbildungen von Hertwig wiedergegeben ist. Ich glaube nicht zu viel zu behaupten, wenn ich sage: Geht vom Spermatozoon eine anziehende Kraft aus, die auf die Oberfläche des Eies wirkt und ist diese überhaupt beweglich, so muss sich die Oberfläche so verändern, wie es tatsächlich beobachtet wird, so muss sich ein Empfängnishügel bilden, der anfangs flach gewölbt ist, später fast zugespitzt verläuft.

Hieraus liessen sich einige nicht ganz uninteressante Folgerungen ableiten. Wenn zwischen zwei Körpern eine anziehende Kraft wirksam ist, die mit abnehmender Entfernung zunimmt derart, dass ihre Grösse nicht gegen einen endlichen Wert konvergiert, so ist die Kraft in Abstand 0 gleich unendlich. Wie klein auch immer die beschleunigende Kraft in einem endlichen Abstand $= a$ sein mag, sie wird, wenn sie bei zunehmender Entfernung mit der ersten Potenz oder einer grösseren, z. B. der zweiten abnimmt, in Abstand Null $= \infty$ werden. Dieser Grenzfall der Annäherung bis zu Null, also das Zusammenfallen in einen mathematischen Punkt kann ja niemals in Wirklichkeit eintreten, man kann aber mit Sicherheit sagen, dass in der Nachbarschaft dieses Punktes schon eine ausserordentlich grosse Anziehungskraft herrschen muss, die beliebig hoch gedacht werden kann, je kleiner man den Abstand wählt. Daraus muss man schliessen, dass an der Spitze des Empfängnishügels unter dem herankommenden Spermatozoon die mittleren Teile den benachbarten in einem Grade voraneilen müssen, dass auch die stärkst gedachte Eihülle, wenn eine solche überhaupt vorhanden ist, oder die unter Oberflächenspannung stehende, äusserste Schichte einreissen muss, gleichviel ob man das sehen kann oder nicht, und hier ist die Stelle, wo der Kopf des Spermatozoon in das Ei eindringt. So viel ich weiss, kommt den anderen, den gegen das erste zurückgebliebenen, Spermatozoen kein Empfängnishügel entgegen, mit der Verschmelzung des einen Spermatozoon mit dem Ei, mit dessen Befruchtung scheint die gegenseitige Anziehung des männlichen und des weiblichen Teils verschwunden zu sein. Dann bedarf es zum Schutze gegen einen zweiten Eindringling

gar nicht der Dotterhaut, die sich bekanntlich nach erfolgter Befruchtung bildet, die anderen Spermatozoon mögen um das Ei aktiv herumschwänzeln, sie können schon deswegen nicht hinein, weil sie gar keinen Empfängnishügel mehr fertig bringen, um damit die noch so zarte Eihülle zu sprengen.

Auf solche Einzelheiten, die hauptsächlich die Mikroskopiker und Embryologen angehen, will ich aber weiter kein Gewicht legen und nur einen Punkt als Resultat meiner, zugestanden etwas ausgefallenen, Betrachtungen hervorheben.

Ein wohlbekannter, sich in der Natur stets in derselben Weise wiederholender Vorgang ist derart, dass er so und nicht anders dann verlaufen muss, wenn als bewegende Ursache eine anziehende Kraft wirksam ist, die nicht molekularer Art, sondern als Fernkraft mit der Entfernung, wahrscheinlich wie andere Fernkräfte mit dem Quadrat der Entfernung, abnimmt. Diese Kraft ist an das Leben bestimmter organischer Substanz geknüpft, so viel ich weiss, kommt kein Empfängnishügel zustande, wenn entweder das Ei oder das Spermatozoon tot ist. Schwerkraft, Massenattraktion ist also diese supponierte Kraft gewiss nicht, ein toter Mensch fällt so schnell wie ein lebender. Für das Walten elektrischer oder magnetischer Kräfte spricht gar nichts. Wäre etwa das Ei mit Elektrizität geladen und die Spermatozoen mit der vom anderen Vorzeichen und wäre auch dazwischen ein Diëlektrikum vorhanden, das den Ausgleich der elektrischen Spannung verhinderte, so müssten sich wenigstens die gleichnamig geladenen Spermatozoen gegenseitig abstossen und davon hat man nichts gesehen. Auch alles andere in der Umgebung zeigt, soviel man weiss, keine Bewegung, die auf Anziehung oder Abstossung bezogen werden könnte. Die Kraft, die zwischen männlichem und weiblichem Keim wirkt, wirkt ausschliesslich elektiv. Nur das Spermatozoon zieht das Ei an und das Ei wirkt auch auf die Spermatozoen anziehend, wie schon aus ihrer Anordnung — Kopf voraus gegen das Ei — sich ergibt, und auf sonst nichts.

Es bleibt also — mit aller in so weittragenden Dingen gebotener Zurückhaltung muss ich es doch offen aussprechen — nichts übrig, als die Annahme einer eigentümlichen, soviel man bis jetzt weiss, nur bei gewissen Lebensvorgängen auftretenden, neuen Kraft. Bei welchen Lebensäusserungen sie wirksam ist,

wie ihr Verhältnis etwa zu chemotaktischen Vorgängen (Leukocytose u. dgl.) steht, von denen man jetzt schon wie von etwas ausgemachtem spricht, das können und werden vielleicht weitere Untersuchungen ergeben, die aber nicht meine Sache sind, wenn ich mir auch darüber vielleicht meine eigenen Gedanken machen darf.

Ohne dass wir mit allem brechen, was wir jetzt in der Physik für richtig halten müssen, können wir nicht annehmen, dass die oben von uns geforderte vitale Anziehungskraft anders als durch Umwandlung einer anderen Energieform entsteht. Diese mag in dem Stoffumsatz der Zelle, also in chemischen Vorgängen zu suchen sein, deren Ablauf wie sonst überall in der belebten Natur in einer für jeden Organismus, für jede Zellform festgelegten Weise und zwar auf Reize hin erfolgt, die als „innere“ oder von aussen her die belebte Substanz treffen. So ganz im allgemeinen gesprochen — und eine demgegenüber erst sekundäre Frage ist es, ob diese Umwandlung chemischer Attraktion in bewegende Kraft erst auf dem Umwege der Wärmebildung erfolgt oder direkt, ob eine kalorische Maschine vorliegt oder nicht. Bekanntlich nimmt man für die Muskelkontraktion auch einen solchen direkten Übergang chemischer Energie in Massenbeschleunigung an, seitdem A. Fick nachgewiesen hat, dass der Muskel keine kalorische Maschine sein kann. Dass unter dem Einfluss chemischer Körper in der organischen Welt Bewegungsvorgänge ausgelöst werden, wie sie hier in Frage stehen, dafür sind viele Beispiele bekannt. Man weiss, dass sich Leukocyten den Stellen nähern, wo Eindringlinge verschiedener Art zu „bekämpfen“ sind und nimmt dabei wohl mit Recht an, dass chemische, z. B. von Bakterien abgeschiedene, Stoffe bis zu den Leukocyten vordringen und deren Bewegung veranlassen. Auch die Botanik kennt Beispiele der Art¹⁾. Die geringsten Spuren von Apfelsäure oder ihren Salzen genügen zur Anlockung der Samenfäden von Farnen in den Hals der Archegonien. Die Apfelsäure könnte sowohl die chemische Energie etwa durch Verbrennung direkt liefern oder nur als Reiz wirken, auf den hin die vitale Attraktionskraft von der Zelle erzeugt wird. Für letztere Auffassung spricht entschieden der Umstand, dass es

¹⁾ Noll in Lehrbuch der Botanik von Strassburger, Noll, Schenck und Karsten. 7. Aufl., S. 218.

(Noll, l. c.) auch eine „Thigmotaxis“ oder „Stereotaxis“ gibt, wonach „schwärmende Zellen durch mechanische Berührung gereizt und dadurch bestimmt werden, in steter Berührung mit dem umschwärmten Gegenstande zu bleiben. Diese Eigenschaft ist z. B. an Samenfäden der Fucaceen und an Chromatium Weissii, einem Schwefelbakterium, beobachtet worden.“

Die Existenz einer noch unerforschten vitalen Fernkraft, die mechanisch an die Seite der Schwerkraft und der elektrischen und magnetischen Anziehung zu treten hätte, nicht identisch mit diesen ist, hat sich mir ungewollt bei meinen Untersuchungen aufgedrängt, ich möchte sie zur Diskussion stellen.