





11

XV-3
-7
Towarzystwo Naukowe
Warszawskie
PRACOWNIA BIOLOGJI OGÓLNEJ

Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit

bei den
Pflanzen und Tieren

Von

Prof. Dr. **Franz Doflein**

Breslau

Mit 32 Abbildungen im Text und 1 Tafel



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1919

Alle Rechte vorbehalten



3792

Vorwort.

Im Jahre 1913 hatte ich an der Universität in Freiburg i. Br. meine Antrittsvorlesung zu halten. Ich wählte das Thema „Das Unsterblichkeitsproblem im Tierreich“, um Gelegenheit zu haben, zugleich meinen großen Vorgänger in der Professur für Zoologie anzuerkennen und zu ehren, wie auch die Gegensätze in unsern Anschauungen hervorzuheben. Dabei deutete ich an, in welcher Richtung nach meiner Meinung die Weismannschen Vorstellungen über die Unsterblichkeit der lebenden Substanz sich weiter ausbauen und durch Forschung prüfen ließen.

Diese in der Vorlesung nur kurz gefaßten Gedanken wurden in der Folge zum Teil falsch aufgefaßt. Es war mir daher ein willkommener Anlaß, meine Meinungen in ausführlicher Form darzustellen, als im Jahre 1914 die Wiener wissenschaftliche Gesellschaft Urania mich ersuchte, bei ihr einen Vortrag über mein Problem zu halten. Ich arbeitete die Tatsachen, welche auf das Problem Bezug hatten, auf das sorgfältigste durch und kam dabei zu manchen neuen Auffassungen, auch mehrte sich die Zahl der Fragestellungen.

Durch die Kriegereignisse wurde der Vortrag bis zum Februar 1918 verschoben. Bis dahin hatte das Problem mir keine Ruhe gelassen und es verfolgt mich auch weiter. Trotzdem hielt ich für richtig, das vorläufig gesichtete Material zu veröffentlichen, wenn auch meine Untersuchungen über das ganze Gebiet fortgesetzt werden.

Ich hoffe, die Form, in der ich das Problem hier aufrolle, wird Anregung zu seiner Diskussion liefern und den Fortschritt fördern.

Ich habe nicht versucht, die ganze große Literatur über das Problem des Todes und der Unsterblichkeit zu berücksichtigen. Doch war ich bestrebt, die wichtigsten Gesichtspunkte zu erörtern, welche diese großen Fragen angehen. Ich suchte hauptsächlich durch eine möglichst tief eindringende Analyse der Erscheinungen und der sie darstellenden Beobachtungen ihre Erkenntnis zu vertiefen.

So möge denn diese Abhandlung dazu beitragen, daß das größte Problem der Biologie erneut in Angriff genommen und der Klärung entgegen geführt werde.

Breslau, im Mai 1919.

Franz Doflein.

January

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort	III
1. Kapitel. Das Problem des Todes	1
2. Kapitel. Der Tod in einem bestimmten Stadium des Lebens (Subitantomod).	11
3. Kapitel. Der Alterstod	29
4. Kapitel. Das Problem des Alterns und des Todes bei den Einzelligen	36
5. Kapitel. Der Partialtod	59
6. Kapitel. Der Tod infolge unharmonischer Organisation	78
7. Kapitel. Potentielle Unsterblichkeit der Gewebezellen.	81
1. Teilung und Knospung bei Vielzelligen	
2. Differenzierung der Keim- und Somazellen	
3. Regeneration und Differenzierung	
4. Gewebekulturen und Unsterblichkeitsproblem	
5. Bedeutung der Geschwülste und Gallen für das Unsterblichkeitsproblem	
8. Kapitel. Endergebnisse	109
Literaturverzeichnis	118
Tafelerklärung	120

1. Kapitel.

Das Problem des Todes.

Wie leicht vergißt der Mensch, daß er sterben muß! Nichts ist uns so sicher als der Tod; und doch, der Alltag mit seinen vielfältigen Anforderungen, der Reichtum des Lebens entfernt die Gedanken der meisten Menschen weit vom Nachdenken über den Tod. Nur selten und zu bestimmten Zeiten beschäftigen sie sich mit dem Tod, und auch dann denken sie nur an ihren eigenen Tod und nicht an das Gesetz des Sterbens der Gesamtheit.

Wir leben jetzt in einer Zeit, während des gewaltigsten Krieges, den es jemals gab, da man oft an Tod und Sterben gemahnt wird. Da ist es wohl zeitgemäß, einmal einen Blick auf die Anschauungen zu werfen, welche die Wissenschaft sich von den Ursachen des Todes gebildet hat.

Menschen, Tiere und Pflanzen sehen wir um uns herum sterben. Und dabei sehen wir sogar solche Individuen sterben, welche lange Zeit allen Gefahren des Lebens entgangen sind. Denn daß lebende Körper durch übermäßige Hitze oder Kälte, durch mechanische und chemische Einwirkungen der verschiedensten Art, durch Gift, Krankheiten und andere Naturgewalten getötet werden können, das sind Erfahrungen, die so alt sind wie das Menschengeschlecht.

Wir bezeichnen als Tod den nicht wieder in Gang zu bringenden Stillstand der Lebenserscheinungen, deren wesentliche Grundlage die Stoffwechselforgänge sind. Ein solcher Stillstand tritt ein bei Aenderungen der chemischen und physikalischen Einflüsse der Umgebung, welche die Fortdauer der Stoffwechselforgänge verhindern. Er tritt aber auch dann ein, wenn die maschinenmäßige Verknüpfung der Körperbestandteile gelöst wird, so daß ein normales Arbeiten der Körpermaschine unmöglich wird. Auch Zersetzung der chemischen Baustoffe oder der Struktur der Teile kann zum Tode führen.

Dabei ist als wesentliches Merkmal des Todes zu beachten, daß der Lebensprozeß nicht wieder in Gang kommen kann, der Stillstand ist irreversibel, nicht umkehrbar. So sind die Zustände latenten Lebens, welche bei vielen niederen und manchen höheren Tieren beobachtet werden, etwas ganz anderes als der Tod. In Cysten eingeschlossene Urtiere können jahrelang (5—7 Jahre) in einem bewegungslosen Zustand verharren, ohne daß man bei ihnen irgendwelche chemischen Veränderungen, Atmung oder sonstige Anzeichen von Leben beobachten konnte. Aber bringt man sie nach langer Zeit in geeignete Lebensbedingungen, so leben sie wieder auf, bewegen, ernähren sich und pflanzen sich fort.

Die Dauer solchen latenten Lebens ist nicht unbegrenzt; das beweist, daß auch in solchem Zustand des scheinbaren Todes Lebensvorgänge weiter gehen müssen, die wir nur mit unsern Methoden meist nicht feststellen können.

Aehnlichen Scheintod können wir auch bei höheren Tieren beobachten. So beim Barentierchen, dessen ganzer, wohlhaltener Körper jahrelang in tätigkeitslosem Zustande verharren kann, um dann wieder neu aufzuleben. Zustände latenten Lebens treten uns als Kälte-, Wärme- und Trockenstarre in den Dauereiern und Samenkörnern vieler Organismen entgegen.

Ja selbst bei Wirbeltieren kommen Zustände des Scheintods vor, bei denen die Stoffwechselfvorgänge aufs äußerste verlangsamt sind. Sie sind bei Fischen und Amphibien, auch bei Reptilien beobachtet worden und werden als Trocken-, Sommer- und Winterstarre bezeichnet. Auch der Winterschlaf bei Säugetieren ist ein Zustand verlangsamtens Stoffwechsels wenn auch geringeren Grades. Ja manche Formen selbst höherer Tiere können einfrieren, um dann wieder aufzuleben. Stets sind solche Zustände durch Lebensbedingungen veranlaßt, welche den Ablauf chemischer Prozesse im Körper verhindern oder sehr verzögern. Eine Beseitigung dieser Hemmungen läßt den Lebensprozeß in alter Lebhaftigkeit wieder aufwachen. So unterscheiden sich alle die Verlangsamungen des Lebensprozesses, wenn sie auch sehr weit gehen können, darin wesentlich vom Tod, der ja ihren vollkommenen Stillstand bedeutet.

Wir sehen so oft um uns herum den Tod von Menschen, Tieren und Pflanzen eintreten, daß seit ältesten Zeiten niemand daran zweifelte, daß alle Organismen sterblich seien. Neben dem künstlichen Tod durch Einflüsse der Außenwelt, Krankheiten und Gifte, Mord, Blitzschlag sah man aber den Menschen, Haustiere, Pflanzen

in einem bestimmten Alter ohne Einwirkung erkennbarer äußerer Ursachen sterben. Einen solchen Tod nannte man auch einen natürlichen Tod und führte ihn auf innere Gesetzmäßigkeiten zurück, die mit dem Vorgang des Lebens aufs engste verknüpft seien.

Lange Zeit machte man sich keine Gedanken darüber, ob denn alle Organismen dem natürlichen Tode unterworfen seien. Zwar durfte man in dem Fortleben der Arten durch Generationen ein Ausweichen vor den Folgen des Todes erblicken, und Johannes Müller, der große Physiologe, sprach von einem Schein der Unsterblichkeit, welcher die Fortpflanzungserscheinungen umschwebe. Aber erst Weismann, mein Vorgänger an der Freiburger Universität, sprach es aus, daß an den lebenden Wesen Erscheinungen zu beobachten seien, welche auf die Unsterblichkeit der lebenden Substanz als solcher hinweisen.

Mit Weismann gleichzeitig war Bütschli auf die Vorstellung von der Unsterblichkeit der Protozoen gekommen. Auch andere Forscher erörterten damals lebhaft die Frage der Entstehung des Todes, so Goette u. a.

Bei den höheren Tieren und Pflanzen, deren Körper wir sterben sehen, sind es die Fortpflanzungszellen, in denen die Arten weiterleben; sie überleben das Individuum und erzeugen neue Vertreter der Art, die wiederum Keimzellen in ihrem sterblichen Körper bilden.

Die Keimzellen, aus denen die neuen Individuen der Pflanzen und Tiere entstehen, sind Teile und Abkömmlinge des lebenden Körpers, dessen Eigenschaften in ihnen fort dauern. Sie leben weiter und erzeugen einen neuen Körper und neue Keimzellen, während der alte Körper abstirbt.

Das Leben wird in den Keimzellen fortgepflanzt durch Teilungsvorgänge, wie wir sie gleich nachher bei den Protozoen betrachten werden. Es sind Teilprodukte der Zellen der ersten Entwicklungsstadien, welche bei ihren Teilungen einen Teil ihrer lebenden Substanz weitergeben an die Geschlechtszellen, aus denen später die nächste Generation entsteht.

Sterben des Körpers beobachten wir bei allen höheren Pflanzen und Tieren. Bei ihnen allen ist die Lebensdauer des Individuums begrenzt.

Aber die niedersten Tiere, welche wir kennen, die Protozoen oder Urtiere, pflanzen sich in ganz anderer Weise fort als alle höheren Organismen. Von diesen, den vielzelligen Tieren und Pflanzen,

unterscheiden sie sich durch die Einzelligkeit ihres Körpers. Sie bestehen nur aus einem jener Elemente, die in großer Zahl den Körper der vielzelligen Organismen aufbauen, aus einer Zelle.

Ihre Vermehrung ist eine einfache Teilung, bei der ihr Körper in zwei Hälften zerlegt wird. Jede dieser Hälften lebt weiter, ergänzt sich zu einem Ebenbild des Tieres, aus dem sie entstanden ist, wächst zu dessen Größe heran und vermehrt sich dann selbst wieder durch denselben Teilungsvorgang.

Die Nachkommen übernehmen also bei ihrer Entstehung einen Teil des Körpers ihres Vorfahren, der in ihnen weiterlebt, von dem dann ein Anteil sogar an die nächste durch neue Teilung entstehende Generation weitergegeben werden kann.

Es ist ausdrücklich hervorzuheben, daß bei diesen Vermehrungsteilungen der Protozoen oft mit sehr eigenartigen Methoden eine Teilung in gleiche Hälften herbeigeführt wird. Versuche haben gezeigt, daß die beiden Sprößlinge eines Teilungsvorganges sich nicht in der Lebenskraft, in der Vermehrungsintensität, in der Wachstumsschnelligkeit gesetzmäßig unterscheiden. Es ist festgestellt worden, daß die gelegentlichen Abweichungen von dieser Regel bald wieder ausgeglichen werden. Zufällig kleiner ausgefallene Teilhälften eines Vermehrungsaktes liefern nicht etwa eine kleinere Rasse von Nachkommen, sondern diese schlagen bald wieder auf die Durchschnittsgröße der Rasse zurück. Normalerweise sind die Sprößlinge eines Teilungsaktes in ihrer Nachkommenschaft beide gleich kräftig und vermehrungsfähig.

Ebensowenig wie Keimzellen finden wir bei diesen Organismen einen absterbenden Körper, eine Leiche, welche uns bei den höheren Organismen so deutlich vor Augen führt, daß die eine Generation stirbt, während die nächste weiterlebt.

Manche Autoren haben sich die Vorstellung gebildet, als sei das Verschwinden des einen Individuums bei der Teilung in die beiden Tochterindividuen dem Tode gleich zu achten. Diese Vorstellung wird von Einzelnen immer wieder vorgebracht. Mit Unrecht wird eine solche Idee in eine biologische Diskussion geworfen. Der Naturforscher kann mit ihr nichts anfangen. Das hieße den Begriff des Todes entmaterialisieren. Es wäre sozusagen ein „logischer Tod“, aber kein richtiger, bitterer, harter Tod. Zum Tod gehört die Leiche. „Der Erde geb' ich, der ewigen Sonne die Atome wieder“!

In dem oben erörterten Sinne konnte Weismann mit Recht von einer Unsterblichkeit der Einzelligen sprechen. Damit

war ein großes Problem aufgerollt: es erhob sich die Frage, ob denn die lebende Substanz an sich unsterblich ist, und ob es etwa besondere Ursachen sind, welche bei den höheren Organismen das Sterben der Körper bedingen. Diese Fragestellung war um so mehr berechtigt, als, wie wir sahen, ein Teil des Individuums der Vielzelligen in den Keimzellen seine Unsterblichkeit beibehält.

Wir kennen auf Erden nur Leben, das aus Lebendigem entsteht; alle Tiere und Pflanzen sind Nachkommen von Tieren und Pflanzen. Wenn wir auch theoretisch fordern, daß Leben auf der Erde einmal durch Urzeugung entstanden sein muß, so hat solche doch niemals beobachtet werden können. Wir sind genötigt anzunehmen, daß seit den Zeiten der Urzeugung das Leben von Individuum zu Individuum bis auf unsere Zeiten weitergegeben wurde. Hierin liegt der stärkste Beweis, daß es eine Unsterblichkeit der lebenden Substanz geben muß.

Es handelt sich bei dieser Forschungsaufgabe nur um körperliche Unsterblichkeit, d. h. um das Ausbleiben eines natürlichen Todes. Bei den höheren Organismen ist ein natürlicher Tod des Körpers stets zu beobachten. Selbstverständlich können auch die Urtiere sterben, wenn Kälte oder Hitze über ein gewisses Maß in ihrer Umgebung steigen, wenn andere Tiere sie fressen, wenn Krankheiten sie befallen, oder irgend andere ungünstige Einflüsse ihr Leben unmöglich machen. Die höheren Organismen sterben aber nach Ablauf von gewissen, für die einzelnen Arten verschiedenen Zeiten, auch wenn sie unter den günstigsten Bedingungen leben.

Man muß sich angesichts der Beobachtungsergebnisse an den Protozoen fragen, ob denn eine solche Unsterblichkeit der lebenden Substanz, wie sie uns bei ihnen so auffällig entgegentritt, überhaupt nach den uns bekannten Naturgesetzen möglich oder auch nur denkbar ist. Heißt es nicht das Problem des *Perpetuum mobile* wieder aufwecken, wenn man annimmt, daß die Maschine des Tierkörpers unablässig weiter zu funktionieren vermag? Tatsächlich stellen die Organismen einen Typus von Kraftmaschine dar, der geradezu an das *Perpetuum mobile* erinnert. Indem sie bei der Nahrungsaufnahme für beständige Energiezufuhr sorgen und ihren Körper durch beständigen Umbau und Neuaufbau vor Abnutzung der Maschinenteile bewahren, können gerade Organismen, die wie die Protozoen gebaut sind, das energetische Problem lösen, welches in dem alten Traum vom *Perpetuum mobile* enthalten war.

Die Fähigkeit zur Selbstregulation, zum Ausgleich von

Schäden, zur Anpassung an geänderte Bedingungen, zur Regeneration ist es, welche die lebenden Organismen von allen anorganischen Gebilden der Welt unterscheidet. Diese Besonderheit ermöglicht es, daß das scheinbare Perpetuum mobile des Organismenkörpers andauernd in Gang bleiben kann. Er schafft selbst immer wieder Energie in sich hinein, um den Verbrauch zu ersetzen. Denn die Nahrungsaufnahme stellt ja eine stete Zufuhr von Energie von außen her dar. Er gleicht also einer Uhr, die sich selbst immer wieder aufzieht. Ja mehr als das, der Organismus gleicht einer Uhr, die selbst ihre abgenutzten Räder neu aufbaut, sich selbst das Oel schafft, mit dem die Maschine geölt wird, und selbst alle Schlacken

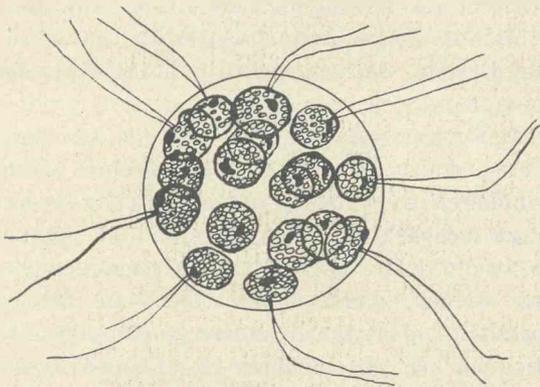


Fig. 1. *Eudorina elegans*. Kolonie von gleichartigen Individuen (16) Orig. n. d. Leben.

beseitigt, die beim Betrieb stehen müssen. Die ganze Betrachtung zeigt uns also, daß nur ein Vergleich mit dem Perpetuum mobile möglich ist.

Wir werden aber weiterhin sehen, daß gerade die energetische Betrachtungsweise uns auf gewichtige Einwände gegen die Unsterblichkeits-hypothese bringen muß.

Weismann brachte die Erfahrungen über die Unsterblichkeit der Protozoen in engen Zusammenhang mit seiner Haupttheorie vom Keimplasma. Bekanntlich unterschied er scharf bei allen vielzelligen Organismen zwischen Keimplasma und Soma. Unter dem Keimplasma verstand er die Vererbungssubstanz der Tierarten, welche in den Geschlechtszellen enthalten ist. Bei den vielzelligen Tieren werden diese oft schon in frühen Stadien der Entwicklung in besonderen Organen abgesondert und leben ein anderes Leben als die Zellen, aus denen der Körper aufgebaut wird. Letztere, die somatischen Zellen, erfahren vielfache Differenzierungen zum Zweck der Arbeitsteilung. Sie arbeiten während des Lebens des Individuums, während die Keimzellen in den Geschlechtsorganen unberührt von den Einflüssen und Unbilden der Außenwelt sich für die Entstehung neuer Generationen aufbewahren.

Am klarsten tritt uns die Differenzierung in Keim- und Körperzellen bei den einfachsten vielzelligen Organismen entgegen. Das

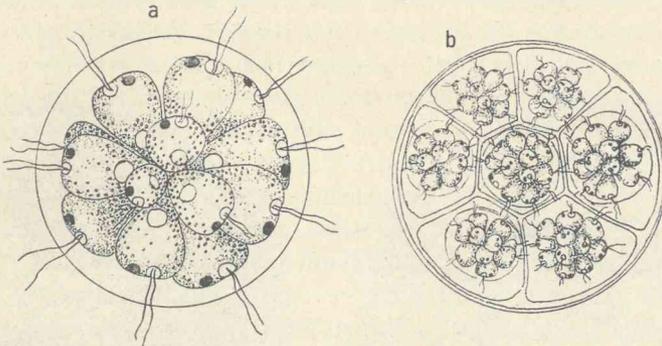


Fig. 2. *Pandorina morum*. a erwachsene Kolonie. b Fortpflanzung (ungeschlechtlich) Orig. Verg. 100.

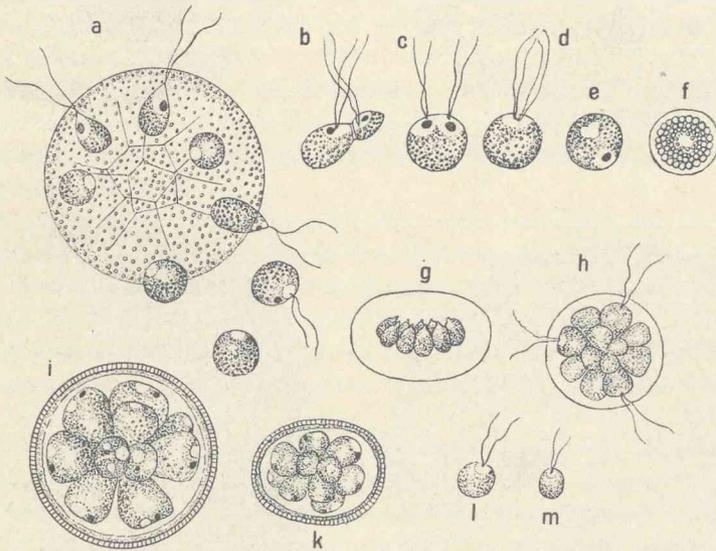


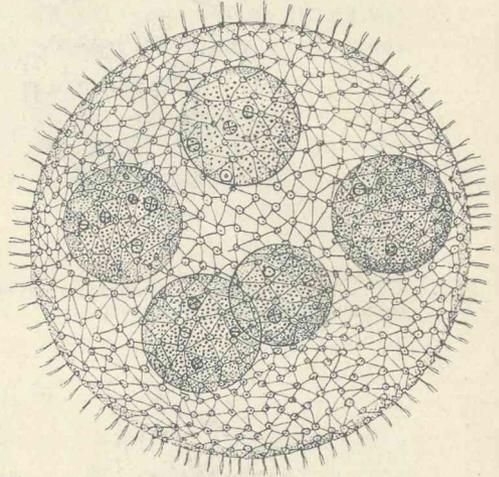
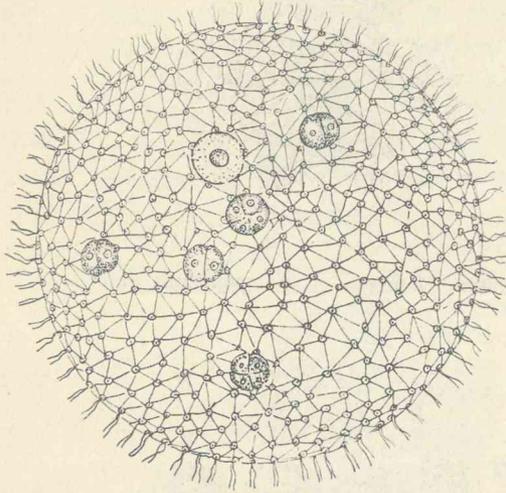
Fig. 3. *Pandorina morum*. a Bildung der Geschlechtsindividuen und deren Ausschwärmen. b-f Vereinigung der Anisogameten, Kopulation, Bildung der Zygote (Oospore). g-h Stadien der Entwicklung der neuen Kolonie aus der ausgeschlüpften Schwärmerspore. i-k Bildung der weiblichen (i) und der männlichen (k) Gameten. l-m Weiblicher (l) und männlicher (m) Gamet. (Im Anschluß an Pringsheim).

sind z. B. die *Volvocineen*, kleine Kolonien von Protistenzellen mit grünen Chromatophoren, Augenflecken, einem Kern und Geißeln, die

als Bewegungsorgane dienen. Manche von ihnen, wie z. B. *Pandorina morum* (Fig. 2 u. 3) und die Arten der Gattung *Eudorina* (Fig. 1) bestehen aus lauter gleichwertigen Zellen, deren jede

A

B



C

D

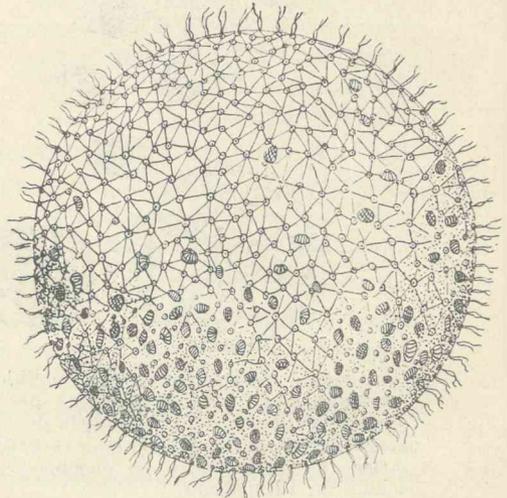
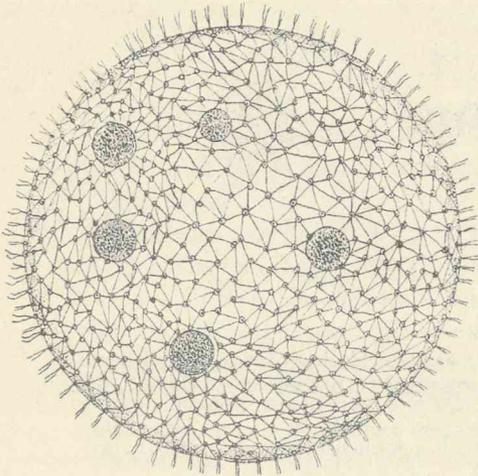


Fig. 4. *Volvox aureus*. A Kolonie mit Parthenogonidien und ungeschlechtlicher Vermehrung. B Kolonie mit ungeschlecht entstandenen Tochterkolonien. C Kolonie mit weiblichen Zellen. D Kolonie mit Bündeln männlicher Zellen (Orig.)

wie ein Protozoon sich fortpflanzen, aber daneben alle Lebensfunktionen ausfüllen kann.

Innerhalb der Reihe der Volvocineen vollzieht sich der Fortschritt zum typischen vielzelligen Organismus mit Arbeitsteilung zwischen Keimzellen und Körperzellen. Die Gattung *Volvox* hat einen kugeligen Körper, der aus einer großen Anzahl kleiner, gleichartiger Zellen besteht; bis 20000 können es ihrer sein. Sie alle können alle wesentlichen Lebensarbeiten verrichten. Während des Wachstums des *Volvox*körpers vermehren sie sich durch Teilung. Sie sind aber nicht imstande, einen neuen *Volvox*körper aus sich entstehen zu lassen. Für die Fortpflanzung ist ein zweiter Typus von Zellen ausgebildet, die Geschlechtszellen, welche bei *Volvox* in beschränkter Zahl auftreten und sich durch beträchtliche Größe von den Körperzellen unterscheiden (Fig. 4A). Sie allein sind dazu bestimmt, durch intensive Zellteilung neue *Volvox*körper (Fig. 4B) aus sich hervorgehen zu lassen, was sowohl nach einem Befruchtungsvorgang, als auch ohne daß ein solcher vorausgegangen ist, erfolgen kann.

Hier sind also nur zwei Zellarten vorhanden, welche den *Volvox* aufbauen: die Keimzellen (Fig. 4C u. D) und die untereinander vollkommen oder annähernd gleichartigen Zellen, das Soma des funktionierenden Körpers.

Es scheint übrigens, als vollziehe sich innerhalb der Gattung *Volvox* noch vor unseren Augen die Differenzierung in Keim- und Somazellen. Von einer Art von *Volvox* wird angegeben, daß bei ihr noch alle Zellen zu Fortpflanzungszellen werden können. Andererseits zeigt sich auch bei *Volvox*arten eine beginnende Differenzierung der Somazellen in Größe und Lage der Stigmen, vielleicht auch in anderen Merkmalen.

Jedenfalls tritt uns hier, bei der Gattung *Volvox*, zum ersten Male der natürliche Tod im Organismenreich entgegen.

Nach vollendeter Fortpflanzung sinkt der *Volvox*körper zu Boden und die Gesamtheit seiner somatischen Zellen stirbt ab. Hier sehen wir zum ersten Male in der Organismenreihe die „Leiche“ eines lebend gewesen Wesens vor uns. Wie der Tod eingetreten ist, diese Frage wollen wir an dieser Stelle nicht erörtern. Die Art aber lebt weiter in den Geschlechtszellen und den aus ihnen sich entwickelnden Nachkommen, die ein Teil jenes einst lebenden, jetzt toten Körpers waren.

Damit tritt uns jene Stufe der Entwicklung entgegen, die im

ganzen Tier- und Pflanzenreich bei allen höheren Formen ausgebildet ist, und die auch beim Menschen das Wesen des Lebens ausmacht.

Während bei *Volvox* nur eine Sorte von Somazellen sich entwickelt hat, oder doch wenigstens keine großen Unterschiede bemerkbar sind, entstehen bei höheren Organismen deren zahlreiche. Bei ihnen ist der Körper aus Geweben und Organen aufgebaut, welche aus ganz verschiedenen Zellen bestehen, die alle gemeinsam zum Nutzen des Gesamtkörpers arbeiten und voneinander in hohem Maße abhängig sind.

Und bei allen diesen vielzelligen Organismen glauben wir zu beobachten, daß — bei jedem zu seiner Zeit — der Tod eintritt. Das Stückchen Unsterblichkeit, das sie sich gerettet haben, ist auf die Keimzellen beschränkt, welche durch Generationen die Eigenschaften der Art erhalten, ihr Leben bewahren und Ebenbilder der gestorbenen Vorfahren aus sich erstehen lassen.

Welche Ursachen ermöglichen es aber den Protozoenkörpern und den Keimzellen, in dem bezeichneten Sinne unsterblich zu sein, und was ist schuld daran, daß die Körperzellen sterben müssen? Das sind Grundfragen der Biologie, und es ist nicht verwunderlich, daß die besten Forscher unendliche Arbeit an Experimenten und Nachdenken auf die Lösung dieser Probleme⁶ verwandt haben.

Viele von ihnen haben versucht, die Todesursache durch ein einheitliches Schlagwort zu bezeichnen. Nach den Erfahrungen am Menschen lag es nahe, die Abnützung nach einem langen Leben als Ursache des Todes anzusehen. Tod durch Altersschwäche kann aber nicht bei allen sterblichen Organismen beobachtet werden.

Die Todesursachen sind bei den vielzelligen Tieren und Pflanzen durchaus nicht einheitlich, das werden uns die in den folgenden Abschnitten angeführten Beispiele ohne weiteres zeigen. Weismann glaubte den Tod vielzelliger Organismen ganz allgemein als Anpassungserscheinung deuten zu dürfen. Er sah im Tod eine nützliche Erwerbung, welche die Allmacht der Naturzüchtung, wie so viele andere Eigenschaften der Tiere, hervorgebracht habe.

Er ging sogar so weit, daß er es für die Art für nützlich hielt, wenn das Individuum nach der Fortpflanzung verschwand und seinen Nachkommen nicht den Lebensraum wegnahm. Ich kann mir wohl vorstellen, daß, wenn der durch besondere Gesetzmäßigkeiten bedingte Tod des Somas der Erhaltung der Art nicht schädlich war, weil zur rechten Zeit Nachkommen an die Stelle der sterbenden Eltern traten, eine Tier- oder Pflanzenart trotz des aufgetretenen

Todes erhaltungsfähig bleibt. Durch ihre unsterblichen Keimzellen wich sie dem Tode aus. Aber daß der Tod eine für die Art nützliche Einrichtung sein sollte, das will mir nicht einleuchten. Warum sollte das bei den Vielzelligen der Fall sein und bei den Einzelligen nicht? Die Naturkräfte würden auch genug der unsterblichen Somata ausrotten, um den übrigen den Lebensraum zu sichern. Es müssen bestimmte Gesetzmäßigkeiten sein, welche den Tod bedingen. Die Anpassung der Art an den gesetzmäßigen Tod ist es, der sie erhält, nicht der Tod selbst ist eine Anpassung.

2. Kapitel.

Der Tod in einem bestimmten Stadium des Lebens (Subitantod).

Wir glauben heutzutage nicht mehr so fest an die Allmacht der Naturzüchtung und sind von den finalen Deutungen Weismanns nicht mehr befriedigt. Später hat er selbst seine Anschauungen weiter entwickelt und führte den Tod der Vielzelligen auf folgende Zusammenhänge zurück: „Jede Funktion und jedes Organ schwindet, wenn sie für die Erhaltung der betreffenden Lebensform überflüssig werden. Die Eigenschaft, unbegrenzt weiter leben zu können, ist für die Körperzellen und somit auch für den ganzen Körper überflüssig, da dieselben neue Keimzellen nicht mehr hervorbringen können, nachdem die einmal vorhandenen abgelegt worden sind; damit hört das Individuum auf, Wert für die Erhaltung der Art zu besitzen.“

Damit mag wohl erklärt sein, daß der Tod bei den vielzelligen Tieren auftreten konnte, ohne daß deswegen die Art aussterben mußte. Aber logische Erklärbarkeit ist nicht dasselbe wie Einsicht in die kausalen Zusammenhänge. Ist die lebende Substanz potentiell unsterblich, warum stirbt dann der Körper und nur die Keimzellen leben weiter? Welche Naturgesetze erlauben es dann den Körperzellen, ihre Unsterblichkeit zu verlieren, die sie als Abkömmlinge der Keimzellen ursprünglich ebenso besitzen mußten, wie die unzähligen Generationen, welche von einem Protozoenindividuum abstammen?

Darüber können wir nur Klarheit gewinnen, wenn wir untersuchen, unter welchen Umständen die verschiedenen Tiere und Pflanzen sterben.

Unter welchen Bedingungen tritt bei den höheren Organismen der Tod auf? Die unmittelbaren Ursachen des sogenannten natürlichen Todes sind offenbar sehr verschiedenartig. Liegt trotzdem dem Sterben eine einheitliche Gesetzmäßigkeit zugrunde? Dies müssen wir an den Geschehnissen zu erforschen suchen.

Viele Pflanzen und Tiere haben eine sehr beschränkte Lebensdauer. Wir bezeichnen manche von ihnen als einjährige (annuelle) Pflanzen und Tiere. Sie sind vor allem in den Erdgegenden verbreitet, in denen gegensätzliche Jahreszeiten miteinander abwechseln. In der günstigen Jahreszeit treten jene Organismen auf, machen ihren ganzen individuellen Lebenszyklus durch, wachsen, pflanzen sich fort und ihr Leben erlischt, wenn die ungünstige Jahreszeit wieder eintritt. In einem Teil dieser Erscheinungen dürfen wir wohl Anpassungen erblicken. Nur dadurch, daß die Samen zur rechten Zeit keimen, hat die Pflanze Zeit, in der günstigen Jahreszeit ihre Entwicklung zu vollenden. Nur wenn sie ihre Samen vor dem Winter wieder reift, kann sie in latentem Leben das nächste Jahr erreichen. Bei uns sind im Winter fast alle einjährigen Pflanzen ausgestorben und nur ihr Keimplasma im Samen übersteht die schlechte Jahreszeit. Ihre Körperzellen sind alle tot und fallen der Verwesung anheim. Eine Ausnahme machen die sogenannten „winterannuellen“ Pflanzen, welche im Herbst keimen, um erst im nächsten Sommer zur Fortpflanzung und damit zum Sterben zu gelangen. Interessante Beispiele dafür sind unsere Getreidearten, so der Winterroggen und Sommerroggen, Winterweizen und Sommerweizen. Da finden sich sogar bei der gleichen Art langlebige und kurzlebige Rassen, indem z. B. der Winterroggen eine Lebensdauer von 10 Monaten, der Sommerroggen dagegen eine solche von nur 3—4 Monaten hat. Das gleiche gilt für die einjährigen Tiere, wie das z. B. viele unserer einheimischen Schmetterlinge und andere Insekten zeigen. Andere Formen, wie z. B. unter den Schnecken die einjährigen *Arion*-arten, werden nach dem Tode der Eltern schon im Herbst geboren und überwintern in jugendlichem Zustande, um im Laufe des nächsten Sommers zu sterben. Bei Hummeln und Wespen sterben alle Männchen und Arbeiterinnen im Herbst, während nur die befruchteten Weibchen den Winter überstehen. Auch bei den solitären Bienen, den Raubwespen und vielen anderen Insekten überwintern nur Eier, Brut oder Puppen, während die Imagines im Herbst sterben.

Was ist aber die Ursache, welche diese Anpassung, diese Einfügung in den Rahmen der Jahreszeiten ermöglichte? Offenbar liegen hier quantitative Stoffwechselverhältnisse zugrunde. Was eine einjährige Pflanze oder ein solches Tier in einer guten Jahreszeit in ihrem Stoffwechsel erzeugen können, reicht gerade aus, um das Wachstum und die Erzeugung der Geschlechtsprodukte zu bestreiten. Wurde über die Norm produziert, so kamen Stoff und Energie einer Mehrleistung in Erzeugung von Geschlechtsprodukten zugute. Blieb die Produktion unter der Norm, so wurden weniger Geschlechtsprodukte bereitet. Das kann von ganz verschiedenen äußeren Bedingungen abhängen, die in den verschiedenen Perioden der kurzen Entwicklung eine verschiedene Wirkung haben müssen. Die Material- und Energieerzeugung bei solchen Formen ist aber nicht genügend, um die Schutzanpassungen und Vorratsorgane für die Ueberstehung eines Winters zu bestreiten. So stirbt die Pflanze, das Tier nach der Fortpflanzung aus Vorratsmangel, der auch infolge der fortgeschrittenen Jahreszeit nicht ergänzt werden kann.

Unter besonders günstigen Verhältnissen, z. B. im Experiment, kann das Leben verlängert werden. Die Lebensdauer ist bei diesen Formen energetisch normiert. Beim Tode sind die Zellen nicht lebensunfähig.

Ebenso läßt sich unter Umständen die Lebensdauer verkürzen. So kann man Winterroggen auch kurzlebig machen, indem man ihn im Frühjahr aussät. Dann kann er bei Erfüllung besonderer Bedingungen nach 4 Monaten, also nach einem erheblich abgekürzten Leben zum Fruchten und Sterben kommen. Wie eigenartig die Bedingungen für die Lebensdauer sein können, zeigt die Erfahrung, daß der Winterroggen nur dann in einem Sommer seine Entwicklung abschließt, wenn er während der Keimung oder nach der Aussaat einer Winterkälte 2—3 Wochen lang ausgesetzt wird.

Bei solchen Formen scheint die wichtigste Ursache des Todes darin zu liegen, daß die Nährsubstanzen des Körpers von den sich entwickelnden Geschlechtsorganen an sich gerissen werden. Ja oft werden zum Aufbau der letzteren selbst die Zellen und Gewebe des Körpers aufgebraucht oder doch angegriffen. Das weist schon darauf hin, daß die Anpassung an das Klima nur eine sekundäre Anpassung ist, die sozusagen die beste Ausnützung der günstigen Jahreszeit darstellt.

Daß der Tod nicht primär durch den Eintritt der ungünstigen Jahreszeit bedingt ist, wird wohl am klarsten durch diejenigen

Pflanzen und Tiere bewiesen, welche ganz kurzlebig, innerhalb von Tagen oder Wochen ihren ganzen Lebenszyklus durchmachen. Es gibt bei uns Pflanzen und Tiere, denen unser kurzer Sommer lange genug ist, um in ihm mehrere Generationen zu erzeugen. Ich erinnere da an unsere einheimischen Pflanzen *Stellaria media*, *Veronica hederaefolia*, *Mercurialis annua*, *Senecio vulgaris*. Sie keimen, wachsen heran, blühen und fruchten im Verlaufe weniger Wochen, um dann ihre Samen auszustreuen, die von neuem keimen, heranwachsen und sich fortpflanzen. Dieselbe kurze Lebensdauer finden wir bei niederen Würmern (Nematoden), bei Arthropoden, so den kleinen Krebsen aus den Ordnungen der Copepoden, Phyllopoden, Cladoceren, bei Insekten wie Blattläusen und anderen Rüsselkerfen, bei Milben und vielen anderen. Ja auch höhere Tierformen können mehrere Generationen in einem Jahre erzeugen, unter Umständen ganz unabhängig von den Jahreszeiten.

Dabei kann der Tod in einem ganz verschiedenen Abhängigkeitsverhältnis von den Fortpflanzungserscheinungen stehen. Die Formen, welche wir hier zunächst ins Auge fassen, pflanzen sich nur einmal in ihrem Leben fort. Nach vollendetem Fortpflanzungsakt sterben sie ab. Solche Pflanzen wurden von Botanikern als monokarpisch bezeichnet und ihnen die polykarpischen Formen gegenüber gestellt, die in ihrem Leben mehrmals oder oft zur Fortpflanzung gelangen. Zu den monokarpischen Pflanzen gehören zunächst alle einjährigen Formen, welche besser einsommerige genannt werden sollten; denn es ist ja nicht der Verlauf des ganzen Jahres, welcher ihr Leben bestimmt. Ihre Vegetationsperiode ist die gute Jahreszeit, während sie den Winter in einem Ruhestadium verbringen. Ferner gehören hierher die vorhin besprochenen Pflanzen, welche man wohl am besten teilsommerige nennen sollte, da ein Teil des Sommers für ihren Lebenslauf genügt, der sich auch mehrmals im Verlaufe der günstigen Jahreszeit wiederholen kann.

Monokarpisch sind auch die zweijährigen Pflanzen. Auch bei ihnen haben die Jahreszeiten einen Einfluß auf den Lebensverlauf. Im ersten Sommer ihres Lebens genügt die Zeit nicht, um die Substanzmasse anzuhäufen, welche nach Leistung aller übrigen Arbeit notwendig ist, um die Geschlechtsprodukte aufzubauen. Das gelingt erst im zweiten Sommer, wofür unser roter Fingerhut (*Digitalis purpurea*) ein besonders auffallendes Beispiel ist.

Solche Formen müssen aber Einrichtungen haben, welche ihr

Leben über die ungünstige Jahreszeit erhalten. Reservestofflager in ihrem Körper müssen vorhanden sein, um sie lebend durch den Winter zu führen und ihnen im Frühling das Ausgangsmaterial liefern, aus dem neue Organe, also z. B. neue Blätter, sich bilden können. Das ist bei ihnen in ähnlicher Weise der Fall, wie bei den ausdauernden Pflanzen. Aber bei ihnen muß der Vorrat in anderer Weise normiert sein. Er erschöpft sich dennoch im zweiten Jahre beim Aufbau der Fortpflanzungsorgane.

Einen interessanten Beweis hierfür liefern Experimente, welche Pater bei Arzneipflanzen ausgeführt hat, um von zweijährigen Pflanzen in einem Sommer eine Ernte zu erzwingen. Bei dem giftigen Schierling (*Conium maculatum*) z. B. gelang es ihm durch frühzeitiges Beschneiden der jungen Pflanzen diese zu üppigen, reich verzweigten Büschen heranzuziehen. Die sonst zweijährige Pflanze blühte und fruchtete schon im ersten Sommer, starb dann ab und trieb im zweiten Jahr nicht wieder aus.

Andere Organismen können vieljährig und dennoch monokarp sein. Bei ihnen geht ein vieljähriges Wachstum dem einmaligen Fortpflanzungsakt voraus, dem der Tod sogleich nachfolgt. Manche Palmen, wie z. B. die Talipotpalme, Arten der Gattung *Corypha* (Fig. 5 u. 6) und andere wachsen jahrelang ohne zu blühen und zu fruchten. Einmal in ihrem Leben tun sie dies, erheben ihre leuchtenden Blütenwedel über den Urwald, setzen Früchte an, um dann abzusterben. Von der *Agave* ist dies Sterben nach dem Fruchten eine altbekannte Erscheinung. In ihrer tropischen, amerikanischen Heimat (Mexiko) gelingt es ihr in etwa 4—6 Jahren Material und Energie aufzubringen, welche in einem Aufwand zum Blühen und Fruchtttragen ausgegeben werden. Auch hier stirbt die Pflanze nach einmaliger Fortpflanzung. Für die Einsicht in die Ursachen



Fig. 5. *Corypha silvestris* Bl. Palme, welche nach dem Blühen abstirbt, in blühendem Zustand. (Aus P. u. F. Sarasin, Celebes).

des Todes ist von großer Bedeutung, daß die nach Europa in weniger günstiges Klima verpflanzten Agaven viel länger, etwa 60—100 Jahre brauchen, um zum Blühen zu gelangen. Mengenverhältnisse der Baustoffe und der energiebereitenden Substanzen müssen also in

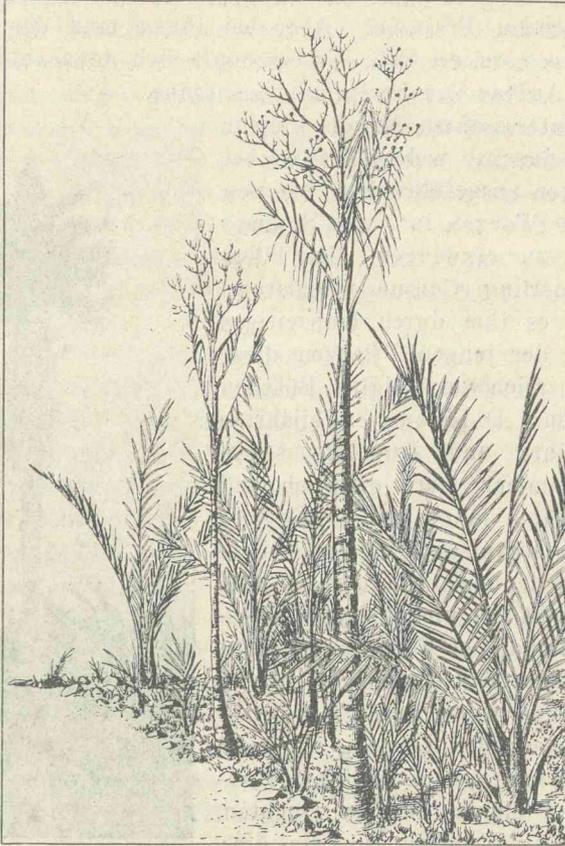


Fig. 6. *Corypha* sp. Palme, welche nach der Fruchtreife stirbt. Abgebildet während des Sterbens, neben den beiden sterbenden viele junge Individuen. Nach Photographie aus d. bot. Garten Buitenzorg (Java).

solchen Fällen die Grundlage für die Lebensdauer bilden. Wir können aus dieser Annahme den Schluß ziehen, daß, wenn sie zutrifft, auch die Lebensdauer variabel sein muß. Lebensverlängerung ist denn auch wirklich experimentell erzielt worden, und zwar in der Hauptsache durch zweierlei Methoden. Zunächst durch Verhinderung der Fortpflanzung, welche durch Beseitigung der in der

Entwicklung begriffenen Geschlechtsorgane oder Beeinflussung der ihre Reifung verursachenden Bedingungen erzielt wurde. Weiterhin

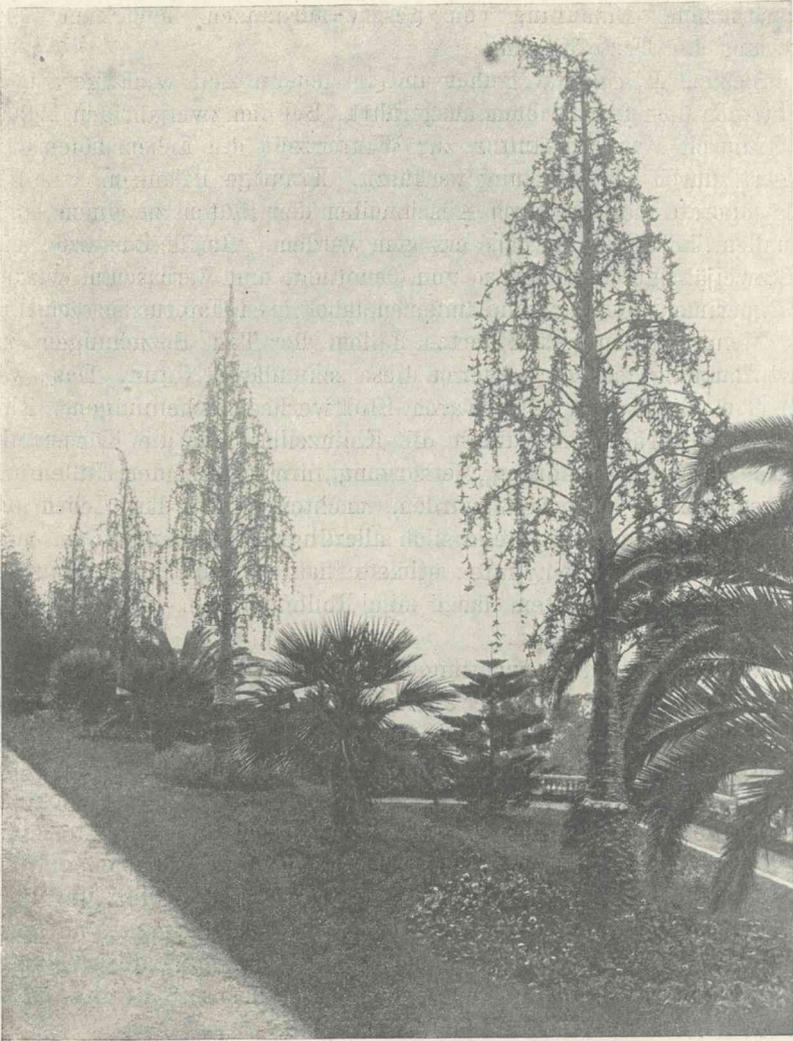


Fig. 7. Agave Sisalana. Pflanze, welche nach dem Blühen die Blätter abwirft; auch der Stamm verdorrt nach der Fruchtreife (n. Photographie).

waren aber auch Einflüsse lebenverlängernd, welche die Erzeugung größerer Mengen von organischer Substanz beförderten. So kann

Doflein, Tod u. Unsterblichkeit.

2

BIN

in Treibhäusern und durch Verpflanzung in wärmere Klimate die Lebensperiode bei vielen Pflanzen verlängert werden. Hier liegt wohl auch die Ursache der Lebensverlängerung in der durch die ununterbrochene Anhäufung von Reservesubstanzen bewirkten Verzögerung der Fortpflanzung.

Speziell Klebs hat früher und in neuerer Zeit wichtige Untersuchungen über dies Problem ausgeführt. Bei den zweijährigen Rüben wird durch Warmhauskultur zur Winterszeit die Lebensdauer verlängert, durch Kältewirkung verkürzt. Krautige Pflanzen, wie *Reseda odorata* können durch Abschneiden der Blüten zu einem langlebenden, holzigen Gewächs erzogen werden. Sterile Bastarde ein- und zweijähriger Pflanzen, so von *Oenothera* und *Verbascum* wurden im Experiment vieljährig und änderten dabei ihren Habitus beträchtlich.

Wenn in den geschilderten Fällen der Tod Beziehungen zur Fortpflanzung zeigte, so waren diese sekundärer Natur. Das, was den Tod direkt bewirkte, waren Stoffwechsellerscheinungen; Entziehung der Nährstoffe durch die Keimzellen und die Körperteile, welche für deren Ernährung, Versorgung, ihre schützenden Hüllen und Transportmittel aufgebaut wurden, machten ihnen das Leben unmöglich. Um welche Stoffe es sich allerdings dabei handelt, ist noch nicht geklärt. Kohlehydrate, stickstoffhaltige Substanzen, Enzyme, aber auch Salze könnten dabei eine Rolle spielen. Darauf weisen manche Erfahrungen hin.

Gewisse neuere Beobachtungen scheinen mir sehr für meine Annahme zu sprechen, daß die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane die Lebenskraft des Pflanzenkörpers bei den erwähnten Formen stark beeinträchtigt. So hat Correns beschrieben, daß bei einer Pflanze in der Blütezeit die in der geschlechtlichen Entwicklung vorausgehenden männlichen Individuen rascher einer Bakterieninfektion erliegen, als die noch nicht soweit fortgeschrittenen weiblichen Pflanzen der dioecischen Art. F. Weber gibt in einem Aufsatz, den ich noch bei der Korrektur berücksichtigen konnte, an, daß bei der getrenntgeschlechtlichen *Datisca cannabina* die verblühten männlichen Pflanzen lange vor den noch in der Fruchtreife befindlichen weiblichen dem Herbstfrost erliegen.

Alle beschriebenen Vorgänge erlauben uns diese Form des Todes vielzelliger Organismen wohl am besten als den „Stoffwechseltod“ zu bezeichnen.

Für einen Stoffwechseltod, wie wir ihn hier in der Hauptsache für niedere Tiere und Pflanzen schildern konnten, hält Rubner offen-

bar auch den Tod der Säugetiere. Er bringt die Lebensdauer der Tiere in Zusammenhang mit dem Energieverbrauch in den verschiedenen Lebensabschnitten. Wie auch sonst von vielen Forschern wurde von ihm die Erreichung der Fortpflanzungsperiode mit der Gesetzmäßigkeit der Lebensdauer in Zusammenhang gebracht. Da aber viele Tiere sich im Leben während einer langen Periode zu wiederholten Malen fortpflanzen und auch nach dem Aufhören der Fortpflanzungsfähigkeit lange weiterleben können, so ist an einen direkten Zusammenhang, wie bei den oben geschilderten Fällen von Stoffwechselftod nicht zu denken. Es ist doch klar, daß bei einem Tier, das nach der Fortpflanzung zur Durchführung der Stoffwechselfvorgänge untauglich wird und daher stirbt, und einem, das nach einer Periode der Fortpflanzung normal weiterleben und sich ernähren kann, ein großer Unterschied vorliegen muß, auch wenn letzteres nicht mehr wächst. Die Verhältnisse liegen da viel zu kompliziert, als daß man einfache Zahlenbeziehungen der Energieausgabe als Ursachen annehmen könnte. Gewiß bestehen Beziehungen zwischen Wachstum und Lebensdauer der Tiere. Sehr große Tiere wie Elefanten und Wale sind auch langlebige Tiere. Hier hat sicher die lange Dauer des Wachstums einen nicht unwesentlichen Anteil an der Gesamtdauer des Lebens. Aber die aus solchen Tatsachen erschlossene Annahme, daß große Tiere langlebiger seien als kleine, ist ohne weiteres durch die Beobachtung widerlegt, daß die viel kleineren Vögel so z. B. Papageien ein ebensolanges, ja ein längeres Leben haben, als die Riesen unter den Säugetieren.

Die Beziehungen zwischen Wachstum und Altern lassen uns noch keine klaren Gesetzmäßigkeiten erkennen. Korschelt hat sehr interessante Zusammenstellungen über die Lebensdauer der einzelnen Tierarten gegeben.

Unsere Erfahrungen auf diesem Gebiet sind noch nicht sehr groß. Eines geht aber aus den Tabellen von Korschelt mit Sicherheit hervor. Entwicklungshöhe und Größe des Körpers sind für die Lebensdauer nicht entscheidend. Wir sehen oft bei nahe verwandten Tieren eine ganz verschiedene Lebensdauer.

Hier sind noch neue Beobachtungen nötig, um die Fragen zu klären, welche sich aus den bisher noch zusammenhangslos erscheinenden Tatsachen ergeben.

Immerhin kann der Zusammenhang zwischen Ausgewachsensein und späterem Tod des Tieres nicht bezweifelt werden. Es ist ja eine sehr merkwürdige Erscheinung, daß bei höheren Tieren die

Körperzellen oft jahrelang sich lebhaft vermehren und dadurch das Wachstum des Tieres bedingen, um dann mit der Vermehrung aufzuhören und dennoch jahrelang weiterzuleben. Und nicht minder bemerkenswert ist die Tatsache, daß es in solchen erwachsenen Körpern nicht alle Zellen sind, welche die Vermehrung einstellen, sondern daß manche Zelltypen sich dauernd noch weiterteilen können und müssen, solange der Gesamtkörper noch weiterlebt.

Enger sind die Beziehungen des Todes zur Fortpflanzung bei Organismen, bei denen der Körper beim Akt der Geburt direkt zerstört und lebensunfähig gemacht wird. Goette hat in einem Aufsatz über das Todesproblem die Beziehungen der Fortpflanzung zum Tod besonders hervorgehoben. Er wies auf die Fälle hin, in denen bei der Geburt der Fortpflanzungsprodukte der elterliche Körper zerstört wird. *Volvox* ist ein Beispiel dafür, die Mesozoen überhaupt, bei denen der Körper einen einschichtigen Zellsack darstellt, der beim Hervortreten der Geschlechtsprodukte zerplatzt und zugrunde geht. Hier tritt uns eine Erscheinung entgegen, die auch bei höheren Tieren wiederkehrt, daß der Körper sozusagen nur ein Behälter, ein Transportmittel für die Geschlechtszellen ist. Seine Funktion ist mit der Ausbreitung der Keime erloschen.

Als Fortpflanzungstod können wir das Ende des individuellen Lebens wohl besonders klar bei jenen *Anneliden* erkennen, welche den hinteren Teil ihres Körpers zur Fortpflanzungszeit ab-schnüren. Hier finden wir alle Uebergänge vom abgeschnürten Körperteil zum selbständigen Geschlechtstier. Und beide, geschlechtliches Körperende wie Geschlechtstier sind nach der Fortpflanzung dem Tode geweiht.

Es lohnt sich, im Interesse der von uns erörterten Frage etwas näher auf diese eigenartigen Vorgänge einzugehen. Sie werden in ihrem Wesen als Anpassungen am besten verständlich, wenn wir die ganze Reihe verfolgen, welche offenbar zur Bildung rasch sterbender Geschlechtstiere bei diesen Würmern geführt hat.

Viele Arten der in unseren Meeren häufigen Arten *Nereis* und *Syllis* erfahren während ihrer Fortpflanzungszeit eine sehr eigenartige Umwandlung. Sie entwickeln hauptsächlich im Hinterende Geschlechtsprodukte, und zwar sowohl die Männchen als auch die Weibchen. Die Segmente des Hinterendes, welche die Geschlechtszellen in ihrem Inneren erzeugen, verändern während deren Entwicklung auch ihr äußeres Aussehen in hohem Grade.

Die Bewegungsorgane, die Parapodien, welche an allen Segmenten

sitzen, sind bei diesen Tieren, die am Boden des Meeres im Schlamm, in Schwämmen, Korallen, leeren Muschelschalen u. dgl. ein wenig bewegliches Leben führen, kurze Stummel. An den hinteren Segmenten, welche die Geschlechtszellen enthalten, entwickeln sich in der Fortpflanzungszeit die Parapodien zu breiten Schwimmlatten. Auch am Kopf, besonders an den Sinnesorganen, gehen Veränderungen vor sich. Die Tiere werden zu beweglichen, geschickt schwimmenden Wesen, die sich in das freie Meerwasser erheben. Sie können auf größere Strecken wandern. Männchen und Weibchen finden sich gegenseitig in den oberflächlichen Schichten des Meeres, die Befruchtung findet dort statt, und mit ihrer Sicherung wird gleichzeitig die Verbreitung der Art über ein weites Gebiet vermittelt. Das Tier hat sich zur Fortpflanzungszeit so verändert, daß es früher für einen Vertreter einer besonderen Gattung gehalten wurde. Entsprechend verhält sich der in Muschelschalen lebende marine Borstenwurm *Dodecaceria concharum* (Fig. 8).

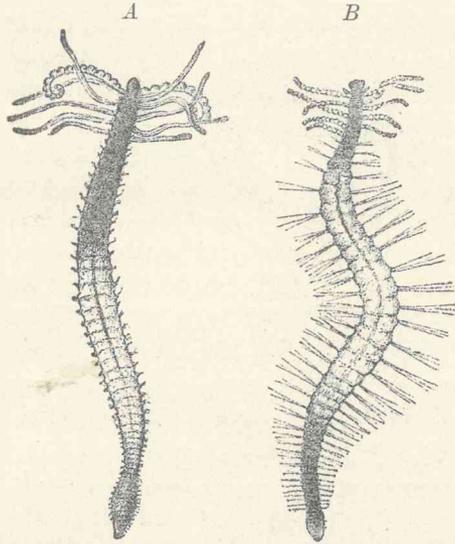


Fig. 8. Borstenwurm (*Dodecaceria concharum*). A Atoke (ungeschlechtliche) Form. B Epitoke (geschlechtliche) Form (n. Caullery u. Mesnil aus Boas).

Bei anderen Formen wandelt sich das Hinterende des Körpers in der gleichen Weise um, löst sich aber vom vorderen Ende ab und schwimmt wie ein selbständiges Tier ins freie Wasser, wo die Geschlechtsprodukte entleert werden. Diese geschlechtlichen Körperteile sterben nach der Ausschleuderung der Geschlechtszellen ab und sinken zu Boden. Die vorderen Teile sind am alten Wohnort geblieben und ergänzen ihre Hinterenden, die nach Ablauf einer gewissen Zeit sich wieder zu Trägern von Geschlechtsprodukten entwickeln und loslösen. Das ist der Fall bei *Haplosyllis* und am bekanntesten ist es bei *Eunice viridis* Gr., dem Palolowurm der Samoa- und Fidschi-Inseln, geworden (Fig. 9). Von diesem Wurm erscheinen die kopflosen Hinterenden zu einer bestimmten Zeit im

Jahre zu vielen Millionen an der Oberfläche des Meeres, um nach der Entleerung der Geschlechtsprodukte zu sterben. Aehnlich sich fortpflanzender Formen gibt es eine ganze Anzahl in den verschiedenen Meeren.

Wieder bei anderen Arten ergänzt sich das mit den Geschlechtsprodukten beladene Hinterende nach oder vor der Ablösung zu einem ganzen Tier, das Kopf, Augen, Tentakel, Gehirn in normaler Weise besitzt. Das ist bei der Gattung *Autolytus* der Fall, von der manche Arten eine ganze Kette, bis zu 15 Stück von vollkommenen

Geschlechtstieren an ihrem Hinterende erzeugen. Auch in Fällen, wo nicht das ganze Hinterende, sondern nur das hinterste Segment die hervorknospenden Geschlechtstiere liefert, ist es ein einziger Darm, welcher durch die ganze Kette von Tieren hindurchreicht und sie alle ernährt.

Hesse sagt in unserm gemeinsamen Werk über diese Formen: „In allen diesen Fällen sind die abgetrennten Teilstücke Geschlechtstiere, die mit der Entleerung der Geschlechtsprodukte ihr Dasein beendet haben und sterben. Das ursprüngliche Stück enthält zuweilen ebenfalls Eier, meist aber nicht. Indem so von einem Wurm aus eine Anzahl Geschlechtstiere zu verschiedenen Malen entstehen, ist es ohne Schaden für die Art möglich, daß diese ihre ganze Existenz mit der einmaligen Bildung von Eiern und Samenfäden erschöpfen;

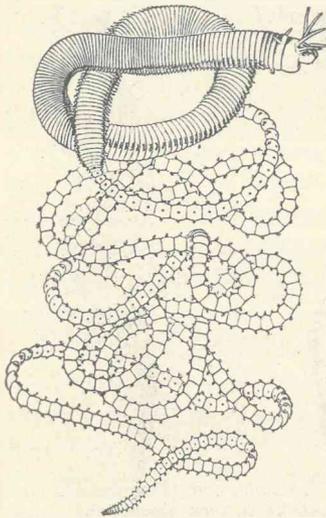


Fig. 9. Palolowurm *Eunice viridis* Gr. vollständiges Individuum. Vorderungeschlechtlicher Teil, hinterer Teil mit Geschlechtszellen erfüllt (n. Woodworthaus, Boas).

oft wird fast die gesamte Stoffmasse dieser Sprosse dazu aufgebraucht: ihr Darm schrumpft zu einem Faden ein, ihre Körperwand verdünnt sich unter Degeneration der Muskulatur, und nur die Muskulatur der Parapodien bleibt unbeeinträchtigt und sorgt für die Fortbewegung des Individuums und damit für die Verbreitung der Art.“

Hier sehen wir eine deutliche Anpassung vor uns, die in der ganzen Reihe eine allmähliche Vervollkommnung erfährt. Die Geschlechtsstücke oder Geschlechtstiere stellen sozusagen nur ein Schrapnell dar, das vom Körper in die Welt abgeschossen wird, und das,

wie jenes seine Kugeln, seine Geschlechtsprodukte austreut. Es hat nicht länger zu leben und bekommt keine Nährstoffe mit, um das Leben länger zu erhalten; es hat auch keine Organe, um neue Nahrung aufzunehmen und so neue Energien zu gewinnen. Der Tod wird hier dadurch bedingt, daß keinerlei Einrichtungen vorgesehen sind, um den Stoffwechsel in Gang zu erhalten.

Ganz besonders interessante Beispiele eines solchen „Hungertodes“ infolge der Unmöglichkeit von Nahrungsaufnahme nach Erreichung eines bestimmten Entwicklungsstadiums bieten die Monstrilliden, eine Gruppe von parasitischen Copepoden. Diese kleinen Krebse dringen im Larvenstadium des Nauplius aus dem freien Meerwasser, in welchem sie aus den Eiern ihrer Mütter entstanden waren, durch die Haut in die Leibeshöhle kleiner sessiler Anneliden aus der Gattung *Salmacys* u. a. ein. Dort entwickeln sie sich in der Leibeshöhle zu mundlosen, eigenartig langgestreckten Gebilden, die sich durch osmotische Aufnahme der Blutflüssigkeit ernähren. Die Blutaufnahme geschieht durch die Haut von langen schlauchförmigen Fortsätzen des Vorderendes, welche aus Antennenanlagen entstanden sind. Wenn das Tier (♂ oder ♀) zur Geschlechtsreife herangewachsen ist und die Geschlechtsorgane ausgebildet hat, sprengt es die Körperwand seines Wirts, dringt unter Zurücklassung der Saugfortsätze vollkommen mundlos ins freie Meerwasser, wo es planktonisch sich bewegt, bis die Begattung und Ablage der Eier vollzogen ist. Nahrung wird keine mehr aufgenommen, es sind dazu keine Organe vorhanden. Alle Energie für die Eiablage und Bewegung muß durch die wenigen, beim Bau der Geschlechtszellen übrig gelassenen Reservestoffe bestritten werden. Sind diese erschöpft, so werden Körperorgane zerstört, Zellen vertilgt. Die Augen und das Gehirn verschwinden zuerst, der Körper zehrt sich auf und stirbt dann bald.

Vergleichbar diesen Erscheinungen sind auch gewisse Vorgänge bei den Cestoden. Viele Bandwurmarten stoßen periodisch die letzten Proglottiden ihres langen, kettenförmigen Körpers ab. Es sind das Glieder des Körpers, welche je einen vollkommenen zwitterigen Geschlechtsapparat enthalten. Bei manchen Arten, so z. B. bei solchen aus dem Darm von Haien, lösen sich Proglottiden ab, bleiben aber im Darm ihrer Wirte, entwickeln sich dort weiter und pflanzen sich geschlechtlich fort. Aber auch sie haben eine begrenzte Lebensdauer. Das ist in noch ausgesprochenerem Maße der Fall bei jenen Bandwürmern, deren Proglottiden nach der Ablösung sofort entleert

werden. Sie bewegen sich noch eine Zeitlang umher; aber da sie nicht fähig sind, in der neuen Umgebung Nahrung aufzunehmen, sind sie auf ihre im Körper abgelagerten Reservestoffe angewiesen. Sobald diese aufgebraucht sind, hören ihre Bewegungen auf. Sie haben die Geschlechtsprodukte an die Stelle gebracht, wo deren Fortkommen gesichert ist. So sterben sie denn nach Verbrauch der zur Erfüllung dieses Zweckes notwendigen, ihnen mitgegebenen Energiequellen.

Aehnlich müssen wir die Verhältnisse bei den vielen, rasch sterbenden Insekten beurteilen. Auch sie dienen vielfach nur als eine Maschine zum Transport der Geschlechtsprodukte.

Einen besonders starken Eindruck machten mir Beobachtungen, welche ich im Sommer 1917 in Mazedonien über das Auftreten und Verschwinden von Insektenarten machen konnte. In dem heißen Sommerklima dieses Landes zeigen sich manche Lebensprozesse in voller Fülle und Kraft. Ich sah dort in auffallendster Weise viele Arten von Käfern, Schmetterlingen, Fliegen, Ameisenlöwen, Zikaden u. a. an wenigen Tagen an einem Ort als Imagines in großen Mengen auftreten. Nach einigen Tagen waren sie vollkommen verschwunden. Nur einzelne Exemplare waren noch aufzufinden. Meist war es kaum möglich, gestorbene Exemplare nachzuweisen, wenn ich auch öfters sterbende Schmetterlinge und Ameisenlöwen fand. Die Tätigkeit der Ameisen, der Vögel und anderer Vertilger ist zu ausgiebig und rasch, als daß Reste gestorbener Tiere sich lange erhalten könnten. In einzelnen Fällen konnte ich aber sichere Beobachtungen machen. So fand ich in dem albanischen Grenzgebirge des Schardakh einzelne Exemplare des dortigen Apollofalters am Ende der Flugzeit auf Blüten in sterbendem oder totem Zustande. Es waren sowohl abgeflatterte Männchen als auch Weibchen nach vollzogener Eiablage. Häufiger waren im Gebiete tote Carabiden zu entdecken. Auch von anderen Käfern konnte ich nach der Fortpflanzungszeit oft tote Exemplare in größerer Zahl auffinden.

Solche Formen, wie ich sie in den letzten Abschnitten besprach, leben nur so lange, als das Heizmaterial ausreicht, das der Maschine mitgegeben wird. So sind Eintagsfliegen, manche Schmetterlinge und andere Insekten ohne funktionsfähige Mundwerkzeuge nicht im Stande, Nahrung aufzunehmen. Alles, was zum Aufbau ihres Körpers nötig war, hat die fressende Larve im Laufe ihres oft langjährigen Lebens erworben und in sich angespeichert. Die Larven von Eintagsfliegen leben 2—4 Jahre

die *Cicada septemdecim*-Larve lebt sogar 17 Jahre in der Erde, ehe sie sich für eine kurze Zeit oberirdischen Lebens in die geschlechtsreife Imago verwandelt.

Bei diesen Organismen ist die Lebensdauer somit von der Wachstumsdauer abhängig. Letztere wird durch den Stoffwechsel bedingt. Die Erreichung des Reifestadiums kann durch die Nahrungsmenge und vor allem durch die Temperatur beeinflusst werden. So wandelt sich die Larve von *Cicada septemdecim* in den wärmeren Südstaaten von Nordamerika schon nach 13 Jahren in die Imago um. Der Maikäfer steigt im kalten Ostpreußen erst nach 5-jährigem Engerlingsdasein als fertiges Tier aus der Erde, während in Mitteldeutschland seine Entwicklungsdauer 4 Jahre, in Süddeutschland gar nur 3 Jahre beträgt.

Auch experimentell gelingt es, durch tiefe Temperaturen die Entwicklungsdauer und damit die Lebensdauer bei Tieren zu verlängern.

Bei Fischen finden wir ebenfalls Beispiele, welche die Abhängigkeit der Lebensdauer von quantitativen Stoffwechselverhältnissen beweisen. Bei den Salmoniden findet vielfach während der Laichwanderung keine Nahrungsaufnahme statt. Vor allem die Männchen der Lachse magern während der Fortpflanzungszeit enorm ab. Ein großer Teil ihrer Körpersubstanz, Muskeln, Knochen und andere Gewebe werden zum Aufbau der Geschlechtsprodukte verarbeitet. Viele der Lachsmännchen sind nach der Laichzeit so abgemagert und kraftlos, daß sie die Flüsse hinabgetrieben werden und daß nicht wenige von ihnen zugrunde gehen. Ja bei den pazifischen *Oncorhynchus*-Arten ist es sogar die Regel, daß nach der Fortpflanzung die Männchen und Weibchen sterben. Das ist z. B. beim Königslachs [*Oncorhynchus tshawytscha* (Walb.)] der Flüsse Alaskas und Nordkaliforniens der Fall. Ein anderer Fisch, *Latrunculus pellucidus*, ein Verwandter unserer Grundel, lebt nur ein Jahr und stirbt bald nach dem Ablaihen. Auch unser Flußneunauge (*Petromyzon fluviatile*) stirbt nach der Fortpflanzung, welche nur einmal nach 7-jähriger Larvenzeit erfolgt.

In all diesen Fällen erscheint das erwachsene Tier nur als Mittel zur Fortpflanzung und als Transportmittel für die Geschlechtszellen. Die Nahrungsaufnahme spielt bei einer solchen Fortpflanzungsmaschine keine wesentliche oder gar keine Rolle mehr. Der Körper wird zur Fortpflanzung zum großen Teil aufgebraucht. Bei den Schmetterlingen tritt uns der energetische Zusammenhang sehr deut-

lich vor Augen. Diese schönen, auffallenden Organismen bekommen ihren ganzen Körper aus der Nahrung der Raupe aufgebaut. Sie fliegen im Sonnenschein, um die Geschlechtszellen zu vereinigen und die Eier zu versorgen. Wie die meisten höheren Insekten wachsen sie als Imago nicht mehr, verändern auch meist ihre Organe nicht wesentlich. So sind sie denn in ihrer Ernährung auf die Kohlehydrate des Blumenhonigs angewiesen, welche kein Wachstum und keine Erneuerungen am Körper ermöglichen, sondern gleichsam das Brennmaterial für die Flugmaschine darstellen. Schon durch ihre eiweißlose Ernährung ist ihnen ein früher Todetermin bestimmt. Solche Träger von Fortpflanzungskörpern sind für ihren speziellen Zweck ausgestattet mit Reservevorrat, der ihre Funktion zeitlich begrenzt. Das Typische der Funktion der tierischen Maschine, die beständige Ergänzung und Erneuerung der Körpersubstanz auf Grund der Ernährung fehlt bei ihnen. Auch bei denjenigen Insekten, bei denen die Geschlechtsorgane erst im Imagozustande sich entwickeln, erfolgt dies vielfach auf Kosten von Stoffreserven, die im Körper während der Larvenzeit aufgespeichert wurden. Ihr Aufbrauchen beraubt die Imago der Rücklagen, welche ein längeres Leben ermöglichen könnten und kennzeichnet den Tod dieser Tiere als Fortpflanzungstod.

Aehnliche, wenn auch in manchen Vorgängen kompliziertere Todesbedingungen liegen wohl auch bei den Männchen von *Dinophilus*, Rädertierchen, *Bonellia*, Cirripedien vor, deren Lebensdauer auch von Stoffwechselbedingungen abhängt, zum Teil aber noch unvollständig bekannt ist.

Alle diese Todesformen, welche mit der Fortpflanzung in enger Beziehung stehen, sind wohl auf noch ungenügend erforschte quantitative Stoffwechselverhältnisse zurückzuführen. Das Leben dieser Tiere und Pflanzen ist innerhalb gewisser Grenzen in einer gesetzmäßigen Weise energetisch normiert. So sind wohl diese Formen des Todes in ihrer Abhängigkeit von den Energiequellen den oben beschriebenen Formen des Stoffwechseltodes anzuschließen. Bis zu einer genaueren Untersuchung dieser mannigfaltigen Todesarten, welche vielleicht zu weiteren Gruppierungen führen mögen, kann man wohl die letztbeschriebenen Formen des Todes als Fortpflanzungstod besonders aufführen.

Stoffwechseltod und Fortpflanzungstod sind unzweifelhaft Formen des „natürlichen Todes“. Bei den angeführten Pflanzen und Tieren sehen wir den Körper sterben auf Grund von

Bedingungen, die in seiner Organisation liegen. Man kann sagen, bei diesen Würmern, Insekten, Fischen ist das Weiterleben des Individuums unnötig, weil der Bestand der Art durch die Geschlechtszellen und deren Versorgung gesichert ist. Auf die Einrichtungen für das Weiterbestehen des Individuums konnte verzichtet werden, weil die Art so in ihrem Lebensraum eingefügt ist, daß dessen Tod sie nicht verschwinden macht. Hier ist der Tod ein unvermeidlicher biologischer Vorgang, bedingt durch die spezielle Organisation des Tieres oder der Pflanze. Es ist kein Zweifel, daß es sich bei diesen Todesformen um Sonderfälle handelt. Als Tod der einzelnen Tierart ist es unzweifelhaft ein natürlicher Tod, also ein Tod, der von den Gesetzen abhängt, welche das Leben der betreffenden Organismenart beherrschen. Er ist unvermeidlich, weil regelmäßig im Leben der Art ein Moment eintritt, in welchem das Weiterleben der Zellen und Gewebe unmöglich gemacht wird.

Das Sterben des Individuums ist hier wohl ein natürlicher Tod; aber überlegen wir die Zusammenhänge genauer, so kann kein Zweifel herrschen, daß der Tod der lebenden Substanz in den einzelnen Zellen durch schädliche äußere Einflüsse bedingt ist. Nahrungsmangel, osmotische Störungen, chemische Einflüsse, mechanische Zerstörungen sind es, welche das Leben der Einzelzellen unmöglich machen. Wir wissen nicht, ob nicht die einzelnen Zellen eines solchen Organismus weiterleben würden, wenn wir ihnen in künstlicher Kultur die geeigneten Lebensbedingungen bieten könnten. Später zu erörternde Erfahrungen machen dies sogar sehr wahrscheinlich. Jedenfalls haben wir kein Recht, den natürlichen Stoffwechsel- und Fortpflanzungstod als durch Grundgesetze des Lebens und ihres Trägers bedingt anzusehen. Es handelt sich um Sonderfälle bei lebenden Organismen, um besondere Verknüpfungen der das Leben ermöglichenden Bedingungen.

Aehnlich verhält es sich mit dem Shocktod, den wir auch als eine besondere Form des Todes bezeichnen können. Wir kennen einige wenige Tiere, bei denen ein ganz plötzlicher Tod unter besonderen Umständen eintritt.

Der bekannteste Fall von Shocktod ist derjenige bei der Drohne der Honigbiene. Bekanntlich begattet eine einzige Drohne die Bienenkönigin. Aus dem Schwarme von etwa 200 Drohnen ist nur eine einzige bestimmt, der Königin den Samenvorrat für mehrere Jahre mitzugeben. Es ist nun höchst merkwürdig, daß die Drohne den Moment der Begattung kaum um Sekunden überlebt. Ja es läßt

sich experimentell nachweisen, daß die Ausstülpung des Penis den Tod verursacht. Durch Tastreiz und andere Reize kann man bei der Bienendrohe das Ausstülpfen des Penis veranlassen; das hat ähnlich wie beim Begattungsakt den schnellen Tod des Männchens zur Folge, während die vielen anderen Drohnen eines Stockes längere Zeit weiterleben können, um schließlich oft eines gewaltsamen Todes durch den Stich der Arbeitsbiene zu sterben.

Ein solcher Shocktod nach der Begattung kann auch bei vielen Ameisenarten beobachtet werden. Wenn am Gipfelkreuz eines hohen Berges die Hochzeitsversammlungen der Geschlechtstiere der Ameisen stattfinden, sieht man die Männchen massenhaft zu Boden fallen, während die Weibchen zu einem langjährigen Leben bestimmt sind. Bei der körnersammelnden Ameise *Messor barbarus* konnte ich in Mazedonien das Sterben der Männchen nach der Begattung an Hunderten von Individuen beobachten.

Shocktod scheint in der Natur noch öfter vorzukommen; nur ist auf ihn selten geachtet und er selten als solcher bezeichnet worden. So wird von manchen Fischen angegeben, daß sie, aus dem Wasser genommen, sofort tot seien; das wird z. B. vom Hering behauptet. Solche Angaben sollten nachgeprüft und genauer untersucht werden.

Die Plötzlichkeit dieser Todesform scheint dafür zu sprechen, daß es sich nicht um einen Stoffwechselftod handeln kann. Man ist geneigt, ihn mit nervösen Erscheinungen in Zusammenhang zu bringen, um so eher, als die Individuen, wenn der „Shock“ sie nicht betroffen hätte, imstande gewesen wären, weiterzuleben.

Der bekannteste Fall des Shocktodes ist der im sogenannten „Goltzschen Klopfversuch“ herbeigeführte Tod. Bei diesem Experiment wird der Tod momentan durch einen raschen Schlag auf das Abdomen eines Frosches oder eines anderen Tieres herbeigeführt. Es ist wohl kein Zweifel, daß es eine nervöse Reizung durch den Schlag ist, welche den plötzlichen Tod veranlaßt. Eine Verletzung irgendwelcher Organe findet nicht statt. Nach den Erfahrungen der Chirurgie und Neurologie, welche oft zur Beobachtung von nicht notwendig den Tod veranlassenden Shockerscheinungen führen, handelt es sich dabei um einen rein nervösen Vorgang.

Als Shock bezeichnen wir im Anschluß an Monakow eine durch rohen Insult des Nervensystems oder durch schwere funktionelle Erschütterung (z. B. Gemütsregung) bewirkte, plötzlich eintretende Funktionseinstellung („Betriebsstörung“) innerhalb eines ausgedehnten zentralen Erregungskreises, ohne daß dabei die ihre

Funktion einstellenden Elemente in ihrer anatomischen Struktur geschädigt werden.

Shock führt durchaus nicht immer zum Tode. Der letztere ist veranlaßt durch Aussetzen eines lebenswichtigen Organs in seiner Funktion. Es handelt sich also um einen ganz besonderen Typus des Todes, der unbedingt bei Tieren genauer studiert werden müßte.

Ohne Zweifel kommt Shocktod nur bei höheren Tieren vor und setzt ein hoch organisiertes Zentralnervensystem voraus. Durch dessen Störung wird das normale Zusammenarbeiten der Organe verhindert und so der Tod herbeigeführt.

In all den beschriebenen Formen des natürlichen Todes handelt es sich um den Tod vielzelliger Individuen als solcher. Bei diesen Todesarten sind die Zellen nur indirekt beteiligt, sie werden durch den natürlichen Tod des von ihnen zusammengesetzten Individuums einem gewaltsamen Tode ausgeliefert. So haben wir denn im Stoffwechselftod mit der besonderen Form des Fortpflanzungstodes und im Shocktod bei niederen und höheren Organismen Todesformen kennen gelernt, welche insofern einen natürlichen Tod darstellen, als sie mit Organisation und Lebenserscheinungen ihrer Arten gesetzmäßig verknüpft sind.

3. Kapitel.

Der Alterstod.

In all den oben erörterten Fällen handelt es sich nicht um einen Tod durch Altern. Von einem solchen können wir nur bei Organismen mit längerer Lebensdauer sprechen. Nur bei ihnen können wir Alterserscheinungen allmählich auftreten sehen. Es wäre nicht unmöglich, aber nicht sehr wahrscheinlich, daß bei den vorher besprochenen Todesarten ähnliche Gesetzmäßigkeiten in beschleunigtem Ablauf mitwirken. Darüber wissen wir noch nichts. Es liegt aber näher, anzunehmen, daß ihre Zellen und Gewebe an sich noch lebensfähig sind, daß nur die Zerreißen der morphologischen, chemischen oder nervösen Organzusammenhänge die Bedingungen zerstört, welche nötig waren, um dem vielfach nur teilweise erschöpften Körper die Erholung zu vermitteln, die zur Regeneration und damit zum Weiter-

leben nötig wäre. Solche Formen könnten ein dankbares Material für Versuche darstellen, die darauf hinzielten, Gewebe und Zellen durch Züchtung in künstlichen Kulturen weiter am Leben zu erhalten.

Alterserscheinungen sind fast nur beim Menschen und einigen höheren Tieren, speziell Haustieren studiert worden. Sie bestehen vor allem in einem Kleinerwerden der Organe, im Schwund an Knochen, so an Schädel und Kiefer usw., der Altersatrophie, die sich auch an den Geweben äußert. Es wird eine Vermehrung des Bindegewebes und eine dadurch bedingte Sklerose der Gewebe als Alterserscheinung beschrieben. Auch Mehrung der elastischen Fasern ist zu beobachten. Manche Gewebe neigen zur Verfettung. Vor allem ist es aber die Sklerose, welche kein Organ verschont, die als wesentliches Merkmal des alternden Körpers des Menschen angesehen wird.

Das Ergrauen und Weißwerden der Haare, die durch die Gewebeänderungen bewirkte Haltung des Körpers, Verlagerung der Organe, Abnutzung der Zähne, Abnahme der Leistungsfähigkeit von Muskulatur und Sinnesorganen sind auffällige Merkmale, welche wir mit dem Altern in Verbindung zu bringen pflegen. Alle diese Erscheinungen sind auf Veränderungen der den Körper aufbauenden Zellen zurückzuführen. Da die Zellkerne in gealterten Zellen kleiner sind im Verhältnis zur Größe des Zellprotoplasmas, als in jugendlichen Zellen, hat man an Beziehungen zu R. Hertwigs Theorie der Kern-Plasmarelation gedacht. Die Störung der normalen Relation zwischen Kern- und Plasmamasse wurde als ein Alterssymptom betrachtet. Vor allem wurde aber als regelmäßiges Merkmal der Zellen gealterter Individuen die Pigmentierung vieler Körperzellen angesehen. Man beobachtet mit zunehmendem Alter eine erhebliche Vermehrung eines braunen bis schwarzen Pigments in allen parenchymatösen Zellen des Menschenkörpers, vor allem aber im Herzmuskel und in den Ganglienzellen des Zentralnervensystems. Viele Forscher sind der Meinung, daß solche Pigmente nur ein Beispiel der in den Zellen sich anhäufenden schädlichen Stoffwechselprodukte seien, welche mit dem Alter immer weniger sicher aus den Zellen ausgestoßen würden und so ihre schädigende Wirkung immer mehr ausübten.

Diese Annahmen gehen alle von der Vorstellung aus, daß Tod durch Altersschwäche eine durch den Lebensprozeß gesetzmäßig bedingte Erscheinung sei. Und zwar ist dabei eine wesent-

iche Voraussetzung, daß die Zellen des vielzelligen Körpers altern. Ist das Altern etwas, was mit dem Lebensprozeß enge Beziehungen hat, so muß es die Träger des Lebens im vielzelligen Körper treffen, und das sind eben die Zellen.

Die Alterserscheinungen beim Menschen, erkennbar äußerlich nur an der Haltung, an Muskelbewegungen, am Gang, am Mienenspiel treten bei verschiedenen Individuen zu verschiedener Zeit auf, bei manchen früher, bei anderen später. Und nicht bei allen Individuen gibt es, wie es Rössle nennt, ein „harmonisches Altern“. Die verschiedenen Organe und Gewebe zeigen ihre Alterserscheinungen oft nicht gleichzeitig, sondern sie können dies in ganz verschiedener Reihenfolge tun.

Wenn ein vielzelliger Organismus sich entwickelt, so findet zum Teil gleichzeitig, zum Teil in der Aufeinanderfolge Wachstum und Vermehrung der Zellen und deren Differenzierung in verschiedene Formen zu verschiedenen Leistungen statt. Mit der steigenden Differenzierung scheint die Teilungsfähigkeit der Zellen abzunehmen. So können die Zellen eines vielzelligen Körpers zu verschiedener Zeit zum Abschluß der Entwicklung gelangen. Zu solchen im Entwicklungsverlauf bald zum Ziel gelangten Zellen gehören im menschlichen Körper die Ganglienzellen des Nervensystems und die Herzmuskelzellen. Ja bei manchen niederen Tieren wird früh die definitive Zellzahl bestimmter Organe oder des ganzen Körpers erreicht; letzterer wächst dann nur mehr durch Wachstum der einzelnen Zellen. Das ist z. B. bei Nematoden und Rotatorien der Fall. Bei solchen Zellen von geringer Vermehrungsfähigkeit wären Alterszustände vor allem zu erwarten, und wir sahen vorhin, daß es gerade beim Menschen solche Zellformen sind, in denen schon relativ früh die sogenannten Alterspigmente auftreten, so Herzmuskelzellen und Ganglienzellen.

Sonst sind an den Zellen der höheren Tierkörper kaum Veränderungen beobachtet worden, welche direkt als Alterssymptome bezeichnet werden könnten. Wohl aber kommen, wie wir sahen, Veränderungen in den Geweben vor, so Vermehrung des Bindegewebes und der elastischen Fasern, sowie Verfettung.

Rössle ist der Meinung, daß die Vermehrung des Bindegewebes eine kompensatorische Erscheinung ist, welche für das Nachlassen des alten Bindegewebes eintritt. Mit der Entwicklung solchen kompensatorischen Bindegewebes im zunehmenden Alter würden die Funktionen der verschiedenen Gewebe und Organe beeinträchtigt

Das Nachlassen der Leistung von Bindegewebe und glatter Muskulatur im Alter wird aus der Verlagerung der Organe erschlossen. Da es sich bei dieser Minderleistung des Bindegewebes speziell um die Funktion der Fibrillen handelt, weist Rössle darauf hin, daß kolloid-chemische Vorgänge der Veränderung möglicherweise zugrunde liegen. Aehnlich wie neuwucherndes Bindegewebe die Leistung des alten zu ergänzen strebe, so springe neues elastisches Gewebe für nachlassendes Bindegewebe und Muskulatur ein.

Vor allem wichtig für die Aufhellung des Altersproblems beim Menschen sind folgende Hinweise Rössles: Wenn auch Altersveränderungen an allen oder fast allen Organen anzutreffen seien, so erfolgten doch die einzelnen Veränderungen, wie die Altersatrophy, die Alterspigmentierung, die Alterssklerose, die Anreicherung des elastischen Gerüsts und die Fettablagerungen in den verschiedenen Geweben zu sehr verschiedenen Zeiten.

So kommt der Zustand des alternden Körpers zustande, den Rössle als das „disharmonische Altern“ bezeichnet. Dieses ist dadurch gekennzeichnet, daß ein oder mehrere Organe im Altern mit den anderen nicht Schritt halten, indem sie entweder in der Entwicklung zurückbleiben oder dem übrigen System vorausseilen. Es können Organe und Organsysteme „infantil“ bleiben, während umgekehrt „Frühreife“ nicht selten vorkommt. Es tritt auch manchmal eine frühe Greisenhaftigkeit einzelner Organe oder Gewebe ein, so frühzeitiges Ergrauen, vorzeitige Senkung der Eingeweide, verfrühte Rückbildung der Milchdrüse. Nach neuen Untersuchungen ist die senile Demenz eine Ueberstürzung sonst normaler Altersvorgänge am Gehirn.

Gerade das disharmonische Altern weist uns auf die eigentliche Todesursache beim natürlichen Tode hin. Das Versagen eines bestimmten Organs wird den Tod bedingen, wenn es hinreichend lebenswichtig ist. Das gleiche ist auch beim harmonischen Altern der Fall, indem ein Organ zuerst die Funktion versagt in seiner Abhängigkeit von dem Getriebe, in welches es mit den anderen Organen eingefügt ist.

Bei den höchsten Organismen wird der Körper samt seinen Funktionen von einem Zentrum aus zusammengehalten und dirigiert. Es ist dies das Zentralnervensystem. Je höher wir in der Tierreihe nach oben aufsteigen, um so leichter wird durch eine Verletzung des Zentralnervensystems das Leben zerstört.

Viele Forscher sind geneigt, den Tod speziell beim Menschen

in letzter Linie auf ein Versagen des Zentralnervensystems zurückzuführen. Der Eintritt des Todes beim Menschen und höheren Wirbeltier ist fast stets bedingt durch das Aufhören der Atmung. Ein Versagen des Atemzentrums im Zentralnervensystem ist auch bei Krankheiten eine der häufigsten direkten Todesursachen. Der normale Ablauf fast aller Organfunktionen ist bei höheren Tieren vom Zentralnervensystem abhängig. Dessen Funktionsunfähigkeit muß stets den Tod herbeiführen.

So wird denn der natürliche Tod häufiger auf disharmonisches als auf harmonisches Altern zurückzuführen sein; denn selbst bei letzterem wird in dem Schlußstadium wohl das Vorgehen eines Organs, wohl meist des Zentralnervensystems entscheiden.

Auch bei Tieren sind gelegentlich ähnliche Zellveränderungen beschrieben worden, wie sie beim Menschen als Alterserscheinungen betrachtet werden. Es liegen aber noch kaum systematische Forschungen vor. Befunde bei Säugetieren und Vögeln deuten auf ähnliche Verhältnisse wie beim Menschen hin.

Beobachtungen an Wirbellosen liegen noch sehr wenig vor und sind natürlich besonders vorsichtig zu beurteilen. So hat z. B. Harms bei einem marinen Röhrenwurm (*Hydroides pectinata*) Alterserscheinungen beschrieben. Er hat bei „alten“ Tieren Degeneration von Teilen des Nervensystems beobachtet und zwar an Ganglienzellen, der Fasermasse und größeren Nervenstämmen. So interessant die Beobachtungen sind, es ist doch noch nicht genügend geklärt, ob es sich wirklich um Alterserscheinungen und nicht um Schädigungen aus anderen Quellen handelt, da es sich um Tiere handelt, die im Aquarium ohne besondere Vorsichtsmaßregeln gehalten waren.

Ueber Alterstod und Alterserscheinungen bei Pflanzen gibt es keine zusammenfassende und kritische Darstellung. Wenigstens war mir eine solche nicht zugänglich. Immerhin finden sich, in der botanischen Literatur zerstreut, ziemlich viele Beobachtungen, welche mit dem Altersproblem in Beziehung gebracht werden können und auch vielfach auf dieses bezogen worden sind.

Aus diesen scheint mir hervorzugehen, daß es einen natürlichen Alterstod bei den pflanzlichen Individuen nicht gibt. Die Bäume und Sträucher, welche ein hohes Alter erreichen, enthalten in ihren Körpern einen nicht unwesentlichen Anteil toter, abgestorbener Gewebe. Viele Bäume und Sträucher erreichen ein Lebensalter, welches weit über das höchste Alter von Tieren hinausgeht. Bäume im Alter von 200—300 Jahren sind nicht selten. Wenn auch die früher an-

gegebenen Baumalter von 3000—4000 Jahren überschätzt sind, so gibt es manche Baumgreise von 800—1000 Jahren und für die Sequoien Kaliforniens mag 1500 Jahre keine übertriebene Altersschätzung sein.

Ein solch hohes Alter verdanken Bäume und Sträucher der Holzbildung, welche bei den meisten Bäumen in einer eigenartigen Form des Partialtodes zur Bildung toter Gewebe führt. Es sind ja vor allem Kernhölzer, die so alt werden, während die Splinthölzer mit ihrem lebenden Holz meist nicht so viele Jahre erleben. Der Partialtod (vgl. S. 73) der Holzzellen erfolgt offenbar als Differenzierungstod, da der Inhalt der Zellen sich beim Absterben in Gerbstoffe, Gummi und Farbstoffe umwandelt.

Die toten Teile der alten Bäume bilden einen Angriffspunkt für Insektenfraß und Pilzkrankheiten, so daß die Bäume hohl werden. So sterben sie denn meist keines Alterstodes, sondern erliegen in Sturm und Gewitter einem katastrophalen Tod.

Wenige Beobachtungen deuten darauf hin, daß bei alten Bäumen gewisse Alterserscheinungen auftreten, indem etwa die Triebspitzen der Endzweige unterernährt sind, oder daß nach Molisch ein von einem alten Baum entnommenes Ppropfreis schwachen Wuchs zeigt. Ob diese Beobachtungen wirklich mit dem Alter zu erklären sind, scheint mir zweifelhaft. Es scheinen mir dabei Ernährungsbehinderungen eine Rolle zu spielen, welche nicht direkt mit dem Alter zusammenhängen.

Wenn somit Alterstod von Pflanzenindividuen bisher nicht erwiesen ist, so sind bei dem Partialtod von Pflanzenorganen Vorgänge beschrieben worden, welche vielfach als Alterserscheinungen gedeutet worden sind. Gerade bei den Pflanzen spielt Partialtod eine große Rolle. Der Pflanzenorganismus ist ja vor dem tierischen Körper in bezug auf das Altern insofern bevorzugt, als gerade bei den höheren Pflanzen Gruppen von omnipotenten Reservezellen stets vorhanden sind. Durch Regeneration neuer Teile, von Sprossen, Blättern, Blüten erhält das Pflanzenindividuum sich frisch und lebendig.

Bei der Erörterung des Partialtodes im 6. Kapitel werden wir auf das Absterben der Blütenteile und Blätter, die Opferung von Zellen beim Aufbau von Früchten u. dgl. zu sprechen kommen.

Gerade das Welken der Blätter, ihr Vergilben und Abfallen ist im Leben und in der Dichtung immer wieder mit dem Tode in Zusammenhang gebracht worden. Tatsächlich handelt es sich beim Abfallen der Blätter um den Tod von Pflanzenorganen, und die weh-

mütige Stimmung, welche die meisten Menschen angesichts der Pracht eines in den Herbstfarben prangenden Waldes ergreift, ist wohl durch Gedanken an das Sterben bedingt.

Es ist aber eine ganz besondere Art des Sterbens, die wir an den Blättern der Pflanzen beobachten können. Sie vergilben, verlieren ihre grüne Farbe, sie werden schlaff, der Turgor nimmt ab, die Permeabilität der Zellmembranen ändert sich: im Innern der Zellen zerfallen die Chlorophyllkörper, das Chlorophyll ändert und verfärbt sich, Karotin entsteht, die Eiweißsubstanzen werden aufgelöst und eine große Menge der Bestandteile der Zellen wandern in die ausdauernden Teile der Pflanze ab. Das abfallende Blatt, die Blattleiche, hat eine ganz andere Beschaffenheit, als das lebende Blatt sie hatte.

Manche Autoren haben nun geglaubt, daß diese Vorgänge durch Erscheinungen allmählichen Alterns bei den Blättern vorbereitet würden. Vergleichung des Verhaltens junger und alter Blätter wiesen darauf hin. So beobachtete Willstätter und Stoll eine viel stärkere Assimilation der Kohlensäure bei jungen Blättern als bei älteren. Große Verschiedenheiten fanden sich vor allem im Herbst kurz vor dem Vergilben der Blätter beim wilden Wein (*Ampelopsis quinquefolia*), wo die jüngeren Blätter eine 8mal größere assimilatorische Leistung aufwiesen, als die älteren Blätter vom gleichen Zweig (Assimilationszahlen 9:0,9).

Ebenso findet sich bei älteren Blättern geringere Transpiration und geringere Beweglichkeit der Spaltöffnungen.

Alle diese Beobachtungen scheinen mir aber mehr auf Unterschiede zwischen jungen und erwachsenen Pflanzenteilen als auf Alterserscheinungen hinzuweisen.

Etwas anders steht es mit Beobachtungen, welche von Vöchting, Haberlandt, Benedikt und anderen gemacht worden sind, und welche zeigen, daß gewisse Vorgänge bei älteren Pflanzen in ähnlicher Weise herabgesetzt sind, wie dies von gealterten Tieren und Menschen bekannt ist. So wird Verringerung der Teilungsfähigkeit der Zellen, der Regenerationstüchtigkeit von Geweben, Verlangsamung der Knospenbildung und der Entwicklung neuer Teile bei älteren Pflanzen angegeben. Auch eine Herabsetzung der Reizbarkeit wurde bei solchen beobachtet.

Immerhin scheint auch bei diesen Beobachtungen oft eher ein Unterschied zwischen jugendlichen und erwachsenen Geweben vorzuliegen. Die Verhältnisse sind bei den Pflanzen noch bei weitem weniger erforscht und geklärt als bei den Tieren.

4. Kapitel.

Das Problem des Alterns und des Todes bei den Einzelligen.

Wenn wir somit den Alterstod der höheren Tiere durch eine Veränderung der ihren Körper zusammensetzenden Bestandteile, der Gewebe und Zellen veranlaßt sehen, so sind wir wieder vor die Frage gestellt, ob es die Zellen sind, welche altern, ob dies Altern in den Zellen selbst und in ihren Lebensvorgängen bedingt ist, oder ob die Art der Vereinigung mit anderen Zellen im vielzelligen Körper die Alterserscheinungen verursacht.

Die Frage läßt sich an den vielzelligen Tierkörpern viel schwerer verfolgen, als an den schnell sich vermehrenden Körpern der Einzelligen. Wenn letztere schon altern und sterben, so wäre wohl zu vermuten, daß auch die Zellen der vielzelligen Organismen nach den gleichen Gesetzen altern und sterben. Jedenfalls würde die Erforschung des Alterns und Sterbens der höheren Tiere auf eine ganz andere Basis gestellt, könnten wir feststellen, daß die Einzelligen nach ewigen Gesetzen ebenfalls sterblich sind.

Nun wiesen wichtige Beobachtungen an gewissen Protozoen, welche zum Teil durch die Theorien Weismanns angeregt und befördert wurden, darauf hin, daß doch bei diesen niederen Organismen Vorgänge festzustellen seien, welche an das Altern der höheren Tiere erinnerten, und daß der bei solchen Tieren beobachtete Tod doch eine Form des natürlichen Todes sei.

Diese Fragen müssen wir zunächst untersuchen und klären, ehe wir an die Vorgänge bei den Zellen der vielzelligen Organismen herantreten.

Könnten wir nachweisen, daß auch die Einzelligen sterblich sind, daß bei ihnen Alterserscheinungen vorkommen, so wäre das Entsprechende als allgemeine Eigenschaft des Lebens auch für die Zellen der Vielzelligen anzunehmen. Wir könnten bei der Erforschung ihres Todes von den Erfahrungen bei den Einzelligen ausgehen und fänden so eine vereinfachte Aufgabe vor. So wollen wir zunächst prüfen, ob nicht Alter und Tod bei den Einzelligen doch vorkommt.

Schon bald nach der Aufstellung der Weismannschen Theorie von der Unsterblichkeit der Einzelligen haben sich Widersprüche gegen sie erhoben. Die Einwände waren aufs engste verknüpft mit

den Entdeckungen über geschlechtliche Vorgänge bei Protozoen. Zwar hatte man schon frühzeitig als Geschlechtsprozesse gedeutete Erscheinungen bei *Phytomonadinen* beobachtet. Aber diese kleinen Organismen boten kaum geeignetes Material, um bei der damaligen Technik die Einzelheiten des in den allgemeinen Umrissen nachgewiesenen Befruchtungsvorgangs zu erforschen.

Dagegen gelang es bei einer Gruppe höherer Protozoen ziemlich tief in die Vorgänge und morphologischen Grundlagen der Befruchtung Einblick zu gewinnen. Es waren dies die ciliaten Infusorien, hochdifferenzierte und einseitig entwickelte Protozoen. Diese weichen nicht nur durch den komplizierten Bau ihres lebenden Plasmakörpers, sondern auch durch ihre Zweikernigkeit von allen anderen Protozoen, und allen Zellen der höheren Organismen ab.

Bei den Infusorien wurde beobachtet, daß sie die für Protozoen sonst so charakteristische fortgesetzte Fortpflanzung durch Zweiteilung nicht in ununterbrochener ewiger Dauer weiterzuführen imstande sind. Züchtet man sie in den üblichen Kulturen, in sogenannten Infusionen, in denen ihnen reichlich Nahrung in Gestalt von Bakterien usw. zur Verfügung steht, so stellt sich immer nach einiger Zeit eine Unterbrechung der regelmäßigen Zweiteilung ein und an deren Stelle erfolgen die geschlechtlichen Prozesse, welche man als Konjugation bezeichnet. Die Konjugation der Infusorien ist bei den als typisch angesehenen Formen eine Wechselbefruchtung. Zwei Individuen, welche vorübergehend mit Teilen ihrer Oberfläche verschmelzen, befruchten sich gegenseitig. Dabei liegt wohl Isogamie vor, wenn auch in manchen Fällen Anzeichen einer sexuellen Differenzierung beobachtet worden sind, am ausgesprochensten wohl bei den Peritrichen.

Der Konjugationsprozeß ist begleitet von einer Erneuerung des einen der beiden Kerne des Infusorienkörpers. Seit man die Infusorien als einzellige Gebilde erkannt hat, bezeichnet man die beiden kernähnlich aussehenden Körper in ihrem Plasma als Kerne, und zwar als den Groß- und Kleinkern, den Makronukleus und den Mikronukleus (Fig. 10). Man hat im Lauf der Zeit erkannt, daß beide sich, wie im Aussehen auch in den Funktionen wesentlich von-

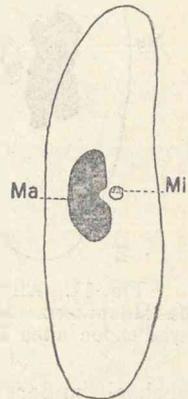


Fig. 10. Schema eines zweikernigen Infusors. Ma Makronukleus = Hauptkern. Mi Mikronukleus = Nebenkern.

einander unterscheiden. Der Mikronukleus ist klein, zeigt deutlich in seinem Bau die Trennung stark und schwach färbbarer Substanz. Bei der Teilung treten in ihm deutliche, oft zählbare Chromosomen auf, seine Teilung ist eine mitotische. Während des Wachstums und bei der verschiedenen Beeinflussung durch Wirkungen der Außenwelt ändert sich, soweit es morphologisch nachweisbar ist, nichts Wesentliches am Mikronukleus. So hat man ihn wohl mit Recht den dem Lebensgetriebe entzogenen Keimzellen der Vielzelligen verglichen, als den Träger der Erbsubstanz angesehen, und als den Geschlechts- oder Vererbungskern bezeichnet.

Der Makronukleus dagegen zeigt sich von den Vorgängen im Infusorienkörper erheblich beeinflußt. Seine Größe und Form

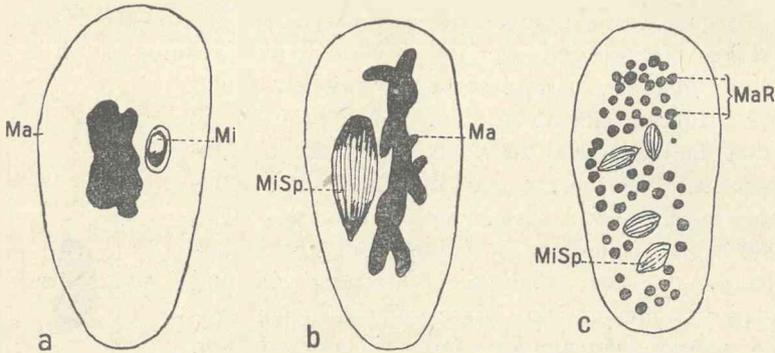


Fig. 11. Allmählicher Zerfall des Hauptkerns bei *Paramecium putrinum*. Ma Hauptkern. Mi Nebenkern. MiSp Nebenkernspindel. MaR Trümmer des zerfallenden alten Hauptkerns.

wechselt außerordentlich stark nach den Stoffwechszuständen. Er kann groß und klein sein, einen festen Umriß haben, oder gelaopt, ja in Stücke zerfallen erscheinen. Wir können ihn durch starke Fütterung oder Hungern, durch Wärme und Kälte experimentell verändern. Alle Makronuklei teilen sich amitotisch. Was die verschiedenen Formen und inneren Strukturen der Makronuklei zu bedeuten haben, darüber sind wir noch ungenügend unterrichtet. Manche Formen deuten auf Oberflächenvergrößerung hin; jedenfalls handelt es sich um ein lebhaft tätiges, kräftig reagierendes Organ des Infusorienkörpers.

Während nun der Mikronukleus die Forderung der Kontinuität, welche wir an einen echten Kern stellen müssen, vollkommen erfüllt, ist das beim Makronukleus nicht der Fall. Bei jeder Konjugation

geht der Makronukleus zugrunde und wird aus Mikronukleusmaterial neu gebildet, während der Mikronukleus seine eigene Substanz, ergänzt durch solche des Partners bei der Konjugation, auf neue Generationen weitervererbt.

Bei der Konjugation zerfällt in jedem Konjuganten der alte Makronukleus vollständig und wird im Plasma resorbiert (Fig. 11). Der Mikronukleus macht Reifungsteilungen durch, durch welche sein Chromosomenbestand auf die Hälfte der Normalzahl reduziert wird. Beim Befruchtungsvorgang findet ein Austausch von Kernsubstanz zwischen den beiden Konjuganten statt; dadurch erhalten beide im typischen Fall wieder einen Mikronukleus von normaler Chromosomenzahl. Der so beschaffene Frischkern erzeugt nun durch eine bei den verschiedenen Arten verschieden große Zahl von Teilungen eine Anzahl von Mikronukleis, die zum Teil zugrunde gehen, zum Teil zu Makronukleusanlagen umgewandelt werden. So entstehen die Makronuklei für eine Anzahl von Teilprodukten des befruchteten Infusors aus dem befruchteten Mikronukleus (vgl. Fig. 13 S. 48).

Es sind ihrer eine ganze Anzahl (3—7), welche bei den ersten Teilungen des befruchteten Infusors nicht selbst Teilungen durchmachen, sondern allmählich auf die verschiedenen Nachkommen verteilt werden, bis jeder von diesen nur einen Makronukleus neben seinem Mikronukleus hat. Die neuen Makronuklei haben nur eine beschränkte Funktionsdauer.

Diese Beobachtungen wurden bald theoretisch als gewichtige Einwände gegen Weismanns Unsterblichkeitshypothese ausgenützt. Das Zugrundegehen des Makronukleus wurde als eine Abnutzung, ein Altern gedeutet, welches unvermeidlich sei und zum Tode führen müsse, wenn nicht durch den Befruchtungsprozeß eine Verjüngung des Protozoenkörpers gesichert sei.

Bütschli war der erste, welcher es klar aussprach, daß durch die Lebensvorgänge eine Abnutzung des Protozoenkörpers erfolge, welche dem Altern entspreche. Für diese Annahme sprechen auch die Beobachtungen von Maupas, R. Hertwig u. a.

Solche Abnutzungsvorgänge sind bei manchen Infusorien am Körper leicht zu beobachten. So werden z. B. bei *Stentor*, *Stylonychia* und anderen Formen Teile des Wimperkleides, so die adorale Spirale von Zeit zu Zeit abgeworfen und erneuert. In sehr alten Kulturen findet man verkrüppelte und verwachsene Individuen, bei denen vor allem die Bewimperung abgeändert ist. Auch an den Kernen lassen sich Aenderungen erkennen; vor allem der Makro-

nukleus ist oft vergrößert und hat die Neigung, in Stücke zu zerfallen. In alten Kulturen beobachtet man auch häufig tote Infusorien, die am Boden liegen und allmählich zerfallen.

Es findet also sicher eine Degeneration bei lange gezüchteten Infusorien statt. Die Degenerationserscheinungen wurden nun als Anzeichen des Alters angesehen, man sprach von „senilen“ Infusorien. Diese Beobachtungen wurden in engen Zusammenhang mit Theorien über die Bedeutung der Befruchtung gebracht. Da „senile“ Infusorien durch den Konjugationsvorgang vor dem Tode bewahrt und da man ihre Lebenstätigkeiten durch jenen Vorgang gesteigert glaubte, so sah man in der Konjugation einen Verjüngungsprozeß.

Damit war eine neue Verknüpfung der Infusorienfortpflanzung mit den Problemen des Alters und des Todes entstanden. Aber gerade hier ließen sich bald schwache Seiten der Theorie aufweisen. R. Hertwig hatte beobachtet, daß, wenn man Konjugationspaare vor der Befruchtung trennt, die entkonjugierten Individuen sich sehr stark vermehren, während nach einer erfolgreichen Konjugation eine starke Verlangsamung der Teilung eintritt. Auch sonst bei Protozoen knüpft an die Befruchtung nicht immer eine starke Zellvermehrung an, sondern es folgt ihr z. B. bei *Phytomonadinen* eine lange Zellruhe. Auch bei Dauereiern von Tieren ist ähnliches zu beobachten, und unter den Pflanzen gibt es viele derartige Fälle.

Also führt die Befruchtung nicht zu einer gesetzmäßigen Steigerung der Vermehrungsfähigkeit.

Immerhin konnte man in einem gewissen Sinne an einen Verjüngungsprozeß im Anschluß an die Befruchtung denken. Den Weg dazu bot R. Hertwigs Theorie der Kernplasmarelation. Nach dieser Lehre verändert sich während der Funktion jede Zelle in den Massenverhältnissen von Kernsubstanz zu Plasma. Ist die normale Relation gestört, so leidet die Lebenstätigkeit der Zelle. Erstere wird in der Regel bei der Zellteilung wiederhergestellt. Noch intensiver ist die Reorganisation der Zelle bei der Befruchtung. Diese stellt nach Hertwigs Theorie das Normalverhältnis von Kern und Plasma wieder her, wodurch auch die Funktionen der Zelle wieder normal würden.

Daß die Zellteilung jedenfalls einen starken Einfluß auf Leben und Organisation der Zelle hat, ist durch viele Beobachtungen bewiesen. Wir werden später auf den Zusammenhang zwischen Zellteilung und Unsterblichkeit zurückkommen müssen. Hier an dieser

Stelle können wir auf eine weitere Verfolgung dieser Probleme verzichten.

Zeiten gestörter Organisation bezeichnet man als Depressionen im Leben der betreffenden Organismen. Gerade bei den Infusorien wurden diese Erscheinungen vielfach studiert. Bei lange dauernden Zuchten stellen sich immer zeitweise Depressionszustände in den Kulturen ein, während deren die Infusorien nicht mehr normal aussehen, Veränderungen an Körper und Kernen zeigen und in vielen Fällen aussterben. Solche Dauerzuchten haben vor allem Maupas, R. Hertwig und Calkins durchgeführt. Während aber die beiden ersteren bei solchen Kulturen ein Weiterleben nur nach Eintritt einer Konjugation beobachteten, konnte Calkins feststellen, daß allerhand Reizmittel, wie Aenderung der Ernährungsweise, chemische Reize, mechanische Reize, Temperaturänderungen genügten, um die Kulturen über die Depressionszustände hinauszuführen und auch ohne Konjugation am Leben zu erhalten.

Auch Enriques ist es gelungen, Infusorien durch hunderte von Generationen hindurch zu züchten, ohne daß Konjugation, aber auch ohne daß Depressionen eintraten. Er schließt daraus, daß an den Resultaten der früheren Untersucher deren Züchtungsmethoden schuld waren, bei denen eine Anhäufung von Stoffwechselprodukten der Infusorien in den Kulturflüssigkeiten nicht ausgeschlossen war. Bei seinen in dieser Hinsicht vorsichtig geführten Kulturen pflanzten sich die Infusorien beliebig lange durch einfache Zweiteilung fort.

So schienen schon diese Beobachtungen darauf hinzuweisen, daß nur äußere Schädigungen es seien, welche solche Kulturen mit dem Aussterben bedrohten, ein künstlicher Tod durch Einflüsse der Außenwelt bedingt, nicht ein natürlicher Tod, aus den Gesetzen des Lebens erwachsend.

Noch beweisender waren aber die Zuchtresultate von Woodruff, welcher mit einer beispiellosen Geduld und Ausdauer im ganzen fast 10 Jahre lang eine Kultur durch 5—6000 Teilungsgenerationen fortsetzte, die vielleicht jetzt noch weiterlebt. Von einem Individuum ausgehend, jeden Tag die neu entstandenen Individuen isolierend, züchtete er durch die vielen Jahre in immer erneuerter, sorgfältig zusammengesetzter Nährlösung. So konnte er die Tiere durch die Jahre hindurch sich nur durch Teilung vermehren lassen, ohne daß je Konjugation bei den immer wieder isolierten Individuen möglich war. So schien denn die Weismannsche Annahme der Unsterblichkeit der Protozoen

einwandfrei bewiesen. Die Konjugation war in keiner Weise notwendig, um das Leben zu erhalten. Eine Degeneration des Infusors war zu vermeiden, wenn alle eine solche befördernden Bedingungen ihm ferngehalten wurden. In Kulturen haben wir dies in der Hand; im Freien werden selten die Bedingungen, welche die Degeneration einer ganzen Population herbeiführen, vorhanden sein. Diejenigen Individuen, welche ihnen ausweichen können, sind es, welche das Fortleben der Art sichern und sie unsterblich machen. So konnte ich denn in meiner Freiburger Antrittsvorlesung 1913 die Infusorien nach den Versuchen Woodruffs als die Träger des ewigen körperlichen Lebens, im Sinne Weismanns, bezeichnen, bei denen einwandfrei das Fehlen des natürlichen Alterstodes nachgewiesen sei (Doflein 1913).

Nun erhoben sich aber bald neue Schwierigkeiten für diese Deutung aus Beobachtungen, welche eine genauere morphologische Erforschung von Woodruffs Kulturtieren mit sich brachte.

Woodruff selbst und er und Erdmann haben gemeinsam an den Dauerkulturen des ersteren nachgewiesen, daß die Fortpflanzung nicht gleichmäßig ungestört weitergeht, sondern daß in einem bestimmten Rhythmus eine Verlangsamung der Teilungsgeschwindigkeit eintritt. Während der Perioden verlangsamer Teilung erfolgt ein Zerfall des Hauptkerns des Infusors. Ein neuer Hauptkern wird gebildet unter Erscheinungen, welche sehr an die Vorgänge bei der Konjugation erinnern. R. Hertwig deutet diese Vorgänge als Parthenogenesis. Diese Deutung ist auch berechtigt, wenn wir den gegenwärtigen Anschauungen entsprechend die Konjugationserscheinungen als einen ausschließlich geschlechtlichen Prozeß ansehen. Auch wäre es dabei unwesentlich, ob die Vierteilung der Nebenkerne bei dem Reorganisationsprozeß von einer Reduktion begleitet ist. Jollos hat mit Recht darauf hingewiesen, daß es haploide und diploide Parthenogenesis bei den höheren Tieren auch gibt. Das Wesentliche des Vorganges ist jedenfalls die Neubildung des Makronukleus. Bei der Konjugation erfolgt sie normalerweise, indem nach vollzogener Befruchtung der Frischkern (das Synkaryon) sich in 8 Teilkerne teilt, von denen 4 zu Makronukleusanlagen werden, während 3 weitere absterben und der letzte als Mikronukleus die Vererbungssubstanz auf die weiteren Generationen überträgt. Diese Vorgänge können bei verschiedenen Infusorienarten etwas verschieden verlaufen; so können bei den verschiedenen Arten 4, 8 und 12 Mikronuklei gebildet werden. Bei der Parthenogenesis von *Paramecium*

aurelia erfolgt auch, wenn die Deutungen von Woodruff und Erdmann richtig sind, erst eine Viertelung jedes Nebenkernes, während der Hauptkern zugrunde geht (vgl. auf der Tafel die Fig. 12). Von den vier Teilprodukten jeder der beiden Nebekerne gehen wiederum drei zugrunde. Bei *Paramaecium aurelia*, welches von vornherein zwei Mikronuklei besitzt, entstehen Tiere, welche nur zwei Kerne haben, die wahrscheinlich bei einer anschließenden Körperteilung auf zwei Tochtertiere verteilt werden, so daß einkernige Tiere ohne Makronukleus aus ihnen werden. Es ist nicht ganz klar, ob nicht die Einkernigkeit dieser Tiere statt durch eine Teilung durch Zugrundegehen des einen Kernes erzielt wird (?).

Jedenfalls ist der eine übriggebliebene Mikronukleus der Ausgangspunkt der Bildung des neuen Hauptkerns. Er vermehrt sich auf vier Kerne, von denen je zwei zu Mikronukleis, je zwei zu Hauptkernanlagen werden (Taf.-Fig. 12). Letztere wandeln sich in derselben Weise, wie bei der Konjugation, in Hauptkerne um. Indem die Mikronuklei noch eine Teilung durchmachen, erhält jedes der aus einer weiteren Teilung hervorgehenden Tochtertiere je einen Makronukleus und zwei Mikronuklei, wodurch die Rekonstruktion des normalen *Paramaecium aurelia* abgeschlossen ist.

Es scheint mir nun nicht absolut sicher, ob wir in der Neubildung des Hauptkerns bei der Konjugation der Infusorien wirklich einen wesentlichen Bestandteil des geschlechtlichen Aktes sehen dürfen.

Bei den Infusorien betrachtet man schon seit langer Zeit den Makronukleus als den Stoffwechselkern, während der Mikronukleus als Geschlechtskern bezeichnet wird. Vielleicht wäre es richtiger, letzteren den Vererbungskern zu nennen. Denn nur in ihm bleibt das „Keimplasma“ in unverändertem Zustande, während es im Makronukleus erhebliche Umwandlungen erfährt. Jedenfalls deuten alle unsere Erfahrungen darauf hin, daß der Makronukleus keinen neuen Mikronukleus aus sich hervorgehen lassen kann. Umgekehrt ist es wahrscheinlich, daß ein Mikronukleus jederzeit einen neuen Makronukleus bilden kann. Doch sind diese Verhältnisse bisher nicht experimentell hinreichend genau untersucht. Jedenfalls stellt der Makronukleus eine sekundäre Umbildung, ein Umwandlungsprodukt eines Mikronukleus dar.

Bisher ist die Frage noch kaum erörtert worden, ob wir denn wirklich den Makronukleus als einen echten Kern bezeichnen und mit den Kernen anderer Zellen homologisieren dürfen. Wir wollen

diese Frage einmal genau prüfen. Dabei will ich nicht scheuen, einiges früher schon Gesagte zu wiederholen, um den klaren Gedankengang nicht durch Knappheit der Darstellung zu stören.

Als Kern der Zelle bezeichnen wir deren unentbehrliches Zentralorgan, welches das Keimplasma, die Vererbungssubstanz enthält. Unzweifelhaft gehört zur Definition des Zellkerns seine Eigenschaft als Vererbungsträger. Alle neueren Forschungen sprechen dafür, daß Uebertragung vererbbarer Eigenschaften an Kernsubstanzen gebunden ist und daß dem Protoplasma bei deren Vererbung nur eine untergeordnete Rolle zukommt.

Neben der Vererbungsvermittlung schreibt man aber schon längst dem Zellkern noch andere Fähigkeiten zu. Man nimmt an, daß der Kern einen wesentlichen Einfluß auf die Stoffwechselfvorgänge und andere Lebenserscheinungen der Zelle hat. Bei Pflanzen- und Tierzellen ist eine Wanderung des Kerns an solche Stellen der Zelle beobachtet worden, an denen Bautätigkeit oder eine andere Arbeitsleistung stattfand. Man nimmt an, daß die Tätigkeit des Protoplasmas von dem Kern beeinflußt wird. Die histologische Differenzierung der Zellen wird ebenfalls einer Bewirkung durch den Kern zugeschrieben. Alle diese Annahmen sind durchaus hypothetisch, wenn auch manche Beobachtungen für ihre Richtigkeit sprechen.

Als Beweise für manche von ihnen können immerhin die Erfahrungen an Protozoen dienen. Wenn man den Körper eines einkernigen Protozoons durch einen Schnitt in eine kernlose und eine kernhaltige Hälfte teilt, so verhalten sich beide ganz verschieden. Die kernhaltige Hälfte lebt weiter, sie nimmt Nahrung auf, ihre Organellen funktionieren normal, und vor allem, sie kann die abgeschnittenen Teile wieder ergänzen. Das erfolgt in den normalen Größenverhältnissen und bald setzen Wachstum und Fortpflanzung wieder ein.

Die kernlose Hälfte bewegt sich dagegen nur noch kurze Zeit; sie kann es nur, solange noch Stoffe in ihr enthalten sind, die von der noch einheitlichen Zelle aufgenommen und aufgespeichert waren. Sind diese verbraucht, so stirbt sie ab, da sie ohne Kern sich nicht zu ernähren vermag; sie ist auch außerstande, die verlorenen Teile zu regenerieren.

Diese Versuchsergebnisse weisen darauf hin, daß der Kern im Stoffwechsel eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Ueber die Art und Weise dieses Einflusses haben wir aber sehr wenig Erfahrungen. Man hat schon an eine Produktion von Enzymen im Kern gedacht.

Jedenfalls wird von fast allen Autoren ein gegenseitiger Stoffaustausch zwischen Kern und Protoplasma vorausgesetzt. Ein solcher ist wohl sicher anzunehmen.

Es ist nun eine wichtige Frage, ob alle Bestandteile des Zellkerns gleichmäßig an den Stoffwechslerscheinungen beteiligt sind, oder ob in jedem Kern neben den am Stoffwechsel nur mittelbar beteiligten Vererbungssubstanzen besondere Substanzen vorhanden sind, welche am Kreislauf direkt teilnehmen, der den Stoff- und Energiewechsel bedingt.

Eine Anzahl von Forschern nimmt an, daß im Kern zwei Arten von Chromatin enthalten sind, die sie als *Idiochromatin*, die Vererbungssubstanz, und *Trophochromatin*, die Stoffwechselsubstanz, unterscheiden.

Diese Auffassung erweist sich bei kritischer Prüfung als ungenügend durch Tatsachen gestützt, wenn auch manche Beobachtungen sie diskutabel erscheinen lassen. Sie hat zur Voraussetzung, daß alle Bestandteile des Kerns, welche sich mit den üblichen Kernfarbstoffen färben, „Chromatin“ seien. Nun haben wir keinen Farbstoff, der eine chemische Reaktion bestimmter Kernbestandteile mit Sicherheit ergäbe. Wollen wir wirklich bei der Erforschung der Kernbestandteile in die Tiefe dringen, so müssen wir eine kritisch durchdachte Methodik anwenden. Wir haben keinen Beweis dafür, daß irgendein Farbstoff die als Chromatin bezeichnete Substanz elektiv färbt. So müssen wir denn eingestehen, daß die gefärbten Bestandteile von Kernpräparaten ganz verschiedene chemische Zusammensetzung haben können, daß ganz verschiedene Kernsubstanzen sich gleichartig färben lassen. Ja wir können sogar feststellen, daß Bestandteile des Kerns sich in den verschiedenen Phasen des Kernlebens ganz verschieden färben, obwohl wir nachweisen können, daß sie morphologisch die gleichen Gebilde geblieben sind, die höchstens in gesetzmäßiger Weise Aenderungen in Form und Lage erfahren haben. Wir können „Chromatin“ nur morphologisch mit Sicherheit definieren, indem wir die Chromosomensubstanz als solches bezeichnen. Nur wenn wir Chromosomensubstanz bei ihrer Umwandlung aus Chromosomen in Stränge, Körner und andere Gebilde bei lebenden Objekten oder in Serien von gefärbten Stadien verfolgt haben, können wir mit einigem Recht von Chromatin als der sie aufbauenden Substanz sprechen.

Nun ist ja in einigen Fällen eine solche Umwandlung beschrieben worden. Die Beschreibungen sind aber durchaus nicht genügend

und meist auch ohne kritische Anwendung des Chromatinbegriffs durchgeführt.

Man kann daher nur sagen, daß offenbar in vielen Kernen neben der färbaren Substanz, welche durch ihre Beziehungen zu den Chromosomen ihre Bedeutung als Idioplasma erkennen läßt, andere färbare Substanzen vorhanden sein können, welche Beziehungen zu Stoffwechslerscheinungen zeigen. Jedenfalls ist es theoretisch von der größten Bedeutung, solche Substanzen, deren Anordnung, Verhalten im Zelleben, Abstammung und Umwandlung genau kennen zu lernen. Leider sind unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete noch sehr gering.

Immerhin steht fest, daß färbare Substanzen in den Kernen neben den Chromosomen auftreten, sich vermehren, verringern und verschwinden können, ohne daß dadurch der Bestand der Chromosomen berührt wird. Ähnlich aussehende Substanzen hat man aus dem Kern sich ins Protoplasma verbreiten sehen, oder vielmehr, man hat aus mikroskopischen Bildern eine solche Wanderung erschlossen.

Somit sind sicher in den Kernen färbare Substanzen enthalten, welche bei Stoffwechslvorgängen Veränderungen zeigen, welche auf Beziehungen zu ihnen hinweisen.

Selbst Beziehungen dieser Substanzen zu den Chromosomen sind beobachtet worden. Auch haben wir allen Anlaß, anzunehmen, daß der Kern mit seiner ganzen Substanz an Stoffwechslvorgängen der Zelle lebhaften Anteil nimmt. Ebenso sind wir berechtigt, zu schließen, daß im Kern Substanzen vorhanden sind, welche unmittelbar an den Stoffwechslprozessen beteiligt sind, als die in den Chromosomen lokalisierte Vererbungssubstanz.

So dürfen wir mit solchen Substanzen im Kern rechnen und operieren und ihre Bezeichnung als Trophochromatin hat eine gewisse Berechtigung. Nur dürfen wir aus dieser Bezeichnung nicht auf enge Beziehungen zum Idioplasma schließen und auf dieser Annahme weitere Schlüsse aufbauen, ehe nicht die Beziehungen klar erwiesen sind.

Wollen wir diese bisher erworbenen Erfahrungen auf die Kerne der Infusorien anwenden, so können wir wohl zugeben, daß die Mikronuklei bei allen gut untersuchten Formen außer Chromosomen-substanz nur Gerüstsubstanz und Bewegungssubstanz enthalten. Auffälligere Bestandteile, die von Stoffwechsel oder anderen Lebenserscheinungen beeinflußt würden, sind in diesen, wohl mit Recht,

als Geschlechts- oder richtiger Vererbungskerne bezeichneten Gebilden nicht nachgewiesen. Sie müssen jedenfalls an Menge dem Idioplasma gegenüber sehr zurücktreten.

Ganz anders verhalten sich die Makronuklei; sie zeigen unter Stoffwechseleinflüssen starke Veränderungen, so z. B. bei starker Fütterung oder beim Hungern des Infusors. Auch die Anhäufung von Stoffwechselprodukten im Infusorienkörper ändert ihr Aussehen, welches dann vielfach zur Charakterisierung der Depressionserscheinungen dient.

In einem Makronukleus eines Infusors unterscheiden wir meist eine weniger färbare Gerüstsubstanz von einer feinkörnigen, stark färbaren Substanz, die massenhaft den Kern erfüllt. Man bezeichnet diese letztere wegen ihrer Färbbarkeit als Chromatin.

Um den Bau eines Makronukleus richtig beurteilen zu können, ist es von Bedeutung, seine Entstehung zu verfolgen. Sie ist im Grunde genommen nicht schwer zu studieren, da ja bei jeder Konjugation neue Makronuklei entstehen, und nach den neuen Forschungen auch bei nicht konjugierenden Infusorien in regelmäßigen Zeitabständen solche Neubildungen erfolgen. Solche Umwandlungen sind nun bei einer Reihe von Formen untersucht worden; leider ist das meist nicht nach besonderen Gesichtspunkten geschehen und vor allem wurden bisher noch kaum Makronuklei von komplizierter Struktur bei ihrer Neubildung studiert.

Verfolgen wir immerhin, was bisher über diese Vorgänge bekannt geworden ist. Bei der Konjugation pflegt der alte Makronukleus beider Konjuganten zu zerfallen und zugrunde zu gehen. Der Mikronukleus macht zunächst zwei Teilungen durch. Diese Vierteilung entspricht den Reduktionsteilungen der Gameten anderer Organismen. Sie führt zur Bildung eines befruchtungsfähigen Mikronukleus in jedem der Konjuganten. Die drei anderen Produkte der Teilung schrumpfen zusammen und gehen zugrunde.

Nach vollzogener Befruchtung macht der „Frischkern“ jedes Konjuganten wieder zweimal Teilungen durch, wodurch nun 8 Mikronuklei gebildet werden. Diese bilden zwei Gruppen von je 4. Von der einen gehen wieder 3 in der gleichen Art wie bei der Reifungsteilung zugrunde. Der vierte wird zum Mikronukleus, also zum Vererbungskern, und liefert durch Teilung die Mikronuklei von 4 Individuen, welche durch metagame Fortpflanzung aus den befruchteten Infusorien entstehen. Die andere Gruppe von 4 Mikronukleis wandelt sich aber in Makronuklei um.

Entsprechende Veränderungen gehen bei der Parthenogenese vor sich. Da sollen in jedem Tier zunächst aus je einem Mikronukleus, während des Zerfalls des Makronukleus, 4 entstehen. Von diesen gehen wieder 3 zugrunde, der vierte bleibt übrig und läßt aus sich durch neue Teilungen wieder neue Mikronuklei entstehen, von denen ein Teil zu neuen Vererbungskernen, ein Teil zu Makronukleis wird. Angeblich kommt es dabei nur zur Bildung von zwei Makronukleusanlagen. Reduktion ist bei der Parthenogenese nicht nachgewiesen worden. Möglicherweise handelt es sich also um eine sogenannte diploide Parthenogenese (vgl. S. 42).

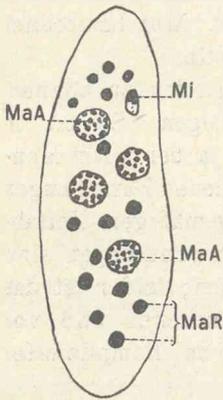


Fig. 13. Rekonstruktionsstadium eines *Paramaecium caudatum* nach der Konjugation. Mi der einzige Nebenkern. MaA Hauptkern-Anlagen. MaR Zerfallstücke des alten Hauptkerns (Orig.).

Wie gehen nun aus den Mikronukleis die neuen Makronuklei hervor (Fig. 13)? Die eingehendsten Beobachtungen über diese Umwandlung hat in einer kurzen nachgelassenen Arbeit Klitzke (1916) gegeben. Er hat gerade die färbaren Substanzen genauer berücksichtigt und kommt zu dem Schluß, daß im Verlaufe der Bildung des Makronukleus aus dem Mikronukleus sich generatives Chromatin in vegetatives umwandle. So wenig wie einer der früheren Untersucher wendet er aber den Chromatinbegriff kritisch an. Aus Färbungsunterschieden erschließt er den Unter- gang und die Umwandlung der Chromosomen- substanz. Diese Schlüsse sind so wenig gesichert wie alle ähnlichen Folgerungen aus der Färbungs- intensität auf chemische Qualitäten von Kern- substanz, wie sie ja in der Literatur uns so häufig begegnen.

Immerhin scheinen die morphologischen Befunde auf eine erhebliche Umwandlung der Chromosomensubstanz der zu Makronukleusanlagen werdenden Mikronuklei zu deuten. Es scheint mir sicher zu sein, daß im Makronukleus das Keimplasma eine weitgehende Veränderung erfährt und damit seine generativen Funktionen verliert. Die einzige Angabe über Regeneration eines Mikronukleus aus dem Makronukleus halte ich für sehr zweifelhaft (le Dantec). Auch die Angabe über die Entstehung des Kleinkerns aus dem Großkern bei *Ichthyophthirius* sind nach meinen eigenen Beobachtungen nicht gesichert. Ich bin der Ansicht, daß eine falsche Deutung richtiger Beobachtungen vorliegt.

Der Makronukleus unterscheidet sich in Bau und Teilungserscheinungen sehr wesentlich von typischen Kernen. Die Teilungsbilder selbst der kompliziert gebauten Großkerne entsprechen einer Amitose. Die Angaben Näglers über Mitose des Makronukleus von *Chilodon* sind nicht stichhaltig, wie ich auf Grund eigener Untersuchungen weiß. Seine Präparate waren ungenügend und seine Schlüsse sind unkritisch.

Die starke Veränderung, die der Makronukleus bei seiner Entstehung aus dem Mikronukleus erfährt, und welche ihm offenbar die Bedeutung als Vererbungsträger genommen hat, erlaubt es kaum mehr, ihn als einen Kern zu bezeichnen. Er hat ja die wesentlichen Eigenschaften des Kerns verloren: Chromosomen kann er nicht mehr bilden. Er ist offenbar zu einem Zellorganell zu Stoffwechselzwecken geworden.

In seinem ganzen Verhalten gleicht der Makronukleus der Infusorien manchen Kernen von Metazoenzellen. Ich denke da vor allem an die Drüsenzellen höherer Tiere, die bei ihrer Funktion zugrunde gehen. Bei vielen solcher Zellen ist Form und innerer Bau der Kerne dem des Makronukleus sehr ähnlich. Dichte Anhäufung kleiner stark färbbarer Körnchen auf einer Gerüstsubstanz ist auch für sie charakteristisch. Sie haben oft dieselben verästelten, strangförmigen, gelappten Formen wie die Makronuklei. Vor allem ist ihnen mit ihm die amitotische Teilung gemeinsam. Es wurde oft hervorgehoben, daß bei Metazoenzellen Amitose nur den degenerierenden Zellen zukomme.

So kämen wir denn auch für den Makronukleus der Infusorien zu der Annahme, daß er von vornherein eine zur Degeneration bestimmte Bildung sei. Seine periodische Erneuerung wäre ebenso notwendig, wie diejenige der Drüsenzellen z. B. im Insektdarm¹⁾.

1) Allerdings steht eine neuerdings veröffentlichte Beobachtung mit allen bisherigen Erfahrungen über die Natur des Makronukleus in schroffem Widerspruch. v. Dobkiewicz gibt in einer kurzen Notiz an, durch Radiumbestrahlung bei *Paramecium* den Mikronukleus abgetötet zu haben, und zwar sei das ohne Schaden für das Leben des Infusors geschehen. Es sei gelungen, eine nebenkernlose Rasse von *Paramecium* lange fortzuzüchten. Wenn diese Angabe sich bestätigte, so wären viele unserer bisherigen Annahmen über den Hauptkern hinfällig. Da gäbe es keine Möglichkeit der periodischen Erneuerung des Hauptkerns mehr. Es könnte keinen „Rhythmus“ im Lebenslauf der betreffenden Art geben, und sie müßte entweder nach einiger Zeit eines natürlichen Todes sterben oder nun erst recht das klassische Beispiel potentieller Unsterblichkeit werden. Bei eigenen Versuchen und solchen, welche Dr. Grasnick in meinem Institut ausführte, gelang niemals die Abtötung des Mikronukleus durch Radiumbestrahlung.

Doflein, Tod u. Unsterblichkeit.

Es fragt sich nun, bis zu welchem Grade diese Degenerationserscheinungen mit den Problemen des Todes und der lebenden Substanz in Verbindung gebracht werden können.

Ueberlegen wir uns genauer, wie das Absterben der Mikronuklei im Infusorienkörper bedingt sein kann. Bei der Konjugation werden im Anfang des Prozesses aus dem alten Mikronukleus durch zweimalige Teilung 4 Mikronuklei gebildet. Einer von ihnen wird zum Befruchtungskern. Die drei anderen gehen zugrunde. Man könnte sie also mit den Richtungskörpern der tierischen Eier vergleichen. Mit diesem Vergleich ist aber noch nicht erklärt, warum sie absterben. Wenn sie alle vollkommen untereinander gleich wären, so wäre nicht zu verstehen, warum sie nicht wie die aus einer Spermatogonie entstehenden Spermatozyten am Leben bleiben sollten. Es ist ja auch nicht sicher, ob alle 4 Mikronuklei dieses Stadiums sich zum Stationär- und Wanderkern weiterentwickeln können, oder ob einer von den vieren dazu vorausbestimmt ist.

Daß, wie es zunächst den Anschein hat, das Plasma allein eine abtötende Wirkung auf die 3 Restkerne ausübt, ist nicht wahrscheinlich. Dagegen spricht das Verhalten bei der anisogamen Konjugation der Peritrichen, bei denen ja auch ein Wanderkern und ein stationärer Kern zugrunde gehen. Es ist wohl wahrscheinlicher, daß die Konstitution dieser Mikronuklei ihre Abtötung durch das Plasma ermöglicht.

Das Synkaryon teilt sich nach der Befruchtung bekanntlich bei *Paramecium caudatum* in 8 Mikronuklei. Diese bilden zwei Gruppen von je 4. Die eine liefert den Dauermikronukleus, der von da an sich nur zur Zellteilung teilt, neben 3 zugrunde gehenden Teilkernen. Die andere Gruppe liefert 4 einander gleiche, zu Makronukleis sich entwickelnde Anlagen. Es ist sehr schwer, sich eine Vorstellung davon zu machen, warum die einen von diesen Kernen absterben, der eine als normaler Kleinkern weiterlebt, die vier letzteren jedoch sich zu Organen des Infusorienkörpers entwickeln, welche eine beschränkte Funktionsdauer haben und nach einiger Zeit erneuert werden müssen. Ob das Absterben und die Resorption der einen Gruppe das Plasma so verändert, daß in ihm die Großkernanlagen sich entwickeln können, oder ob das ausschließlich von ihrer besonderen Konstitution abhängt, das zu unterscheiden, fehlen uns vorläufig Anhaltspunkte. Jedenfalls macht es den Eindruck, als seien die 4 Makronuklei weniger geschädigt, als die sofort zugrunde gehenden Mikronuklei. Ihre Funktionsfähigkeit ist etwas verlängert, aber immerhin zeitlich beschränkt.

Es ist schon wiederholt hervorgehoben worden, daß sich im Infusorienkörper Haupt- und Nebenkerne, wie Soma und Keimplasma der Metazoen, gegenüber stehen. Bis zu einem gewissen Grade stimmt dieser Vergleich. Im Mikronukleus liegt die Vererbungs-substanz, das generative Chromatin, von den Lebenserscheinungen unberührt und ungefährdet, wie in den Geschlechtsdrüsen der Metazoen. Der Makronukleus ist ein funktionierendes Organ, vergänglich, einseitig differenziert wie die Organe eines vielzelligen Körpers.

Trotzdem hielte ich es für eine sehr künstliche Deutung, wollte man in der Zerstörung des Makronukleus einen den Tod des Körpers beim höheren Tier vollkommen entsprechenden Vorgang erblicken. Daß der Makronukleus regeneriert werden kann und sowohl bei der Konjugation als auch bei den Rhythmen der Fortpflanzung regeneriert wird, das stellt den größten Gegensatz zu Sterben und Tod dar. Der ganze Körper des Infusors bleibt lebend, behält alle Eigenschaften des Lebenden, ja er regeneriert das wichtige Stoffwechselorgan, ohne das er wohl nicht normal fortleben könnte.

Auf eine ganz besondere Weise rettet hier der Organismus die den Protisten zukommende Unsterblichkeit. Der zugrunde gehende und der regenerierende Makronukleus liegen im lebenden Körper des Infusors. Von der „Leiche“, die im Streit um unser Problem eine so große Rolle spielte, ist hier nichts zu sehen. Das ganze Individuum lebt als Einheit weiter.

Immerhin liegt bei den Infusorien ein Uebergang zu den Verhältnissen bei den Metazoen vor. Doch dürfen wir die ganzen Vorgänge nicht zu schematisch auffassen. Wohl verhalten sich bei ihnen Kleinkern und Großkern ähnlich wie bei den höheren Organismen Keimplasma und Soma. Aber der Makronukleus ist kein Soma mit seinen vielfältigen Differenzierungen. Er bleibt ein Teil des einheitlichen komplizierten Zellkörpers. Möglicherweise ist ein solches Organell zur Erhaltung der Funktionen in dem hochdifferenzierten Zellkörper notwendig. Ueber diese Frage sind neue Untersuchungen erforderlich.

Für unser Problem folgt aber aus den geschilderten Tatsachen durchaus nicht, daß bei den Infusorien die lebende Substanz einen Teil ihrer Unsterblichkeit verloren hätte. Im Gegenteil, sie hat die besondere Fähigkeit durch Reorganisation der Zelle das gefährdete Leben immer wieder zu retten. Auch die Infusorien sind, wie die Mehrzahl der übrigen Protozoen potentiell unsterbliche Organismen.

Die meist als selbstverständlich betrachtete Annahme, es sei die Reorganisation der Zelle, wie sie im Infusorienkörper mit der Neubildung eines Makronukleus eintritt, gesetzmäßig mit dem Befruchtungsakt verbunden, scheint mir nicht notwendig. Gerade die neuen Entdeckungen, daß regelmäßig im Einzeltier eine solche Reorganisation ohne Befruchtung vorkommt, scheint mir für eine andere Deutung zu sprechen. Bei den Infusorien handelt es sich möglicherweise nur um eine durchaus nicht notwendige Vereinigung zweier verschiedener Vorgänge. Der ohnehin regenerationsbedürftige Makronukleus wird bei Gelegenheit der Befruchtung ersetzt. Vielleicht ist allerdings sein abgenutzter Zustand auslösend für den Befruchtungsvorgang. Die Teilung des Mikronukleus, welche zur Rekonstruktion des Makronukleus einsetzt, wird wohl für den Befruchtungsvorgang nur ausgenutzt.

Das Normale und Regelmäßige im Leben der Infusorien wäre dann die rhythmische Erneuerung des Makronukleus. Sekundär hatte sich mit ihr der Befruchtungsprozeß verknüpft. So brauchte man die rhythmisch wiederkehrende Reorganisation gar nicht mit einem geschlechtlichen Vorgang in Zusammenhang zu bringen oder gar zu identifizieren. Dann wäre auch die Bezeichnung als Parthenogenese nicht angebracht. Noch weniger ist allerdings der Name *Endomyxis* berechtigt, den Woodruff und Erdmann nach ihrer Entdeckung zuerst anwandten. Von einer Mischung ist unter keinen Umständen die Rede. Diese Bezeichnung, ähnlich wie die Annahme einer Parthenogenese, beruhte offenbar nur auf der Voraussetzung, daß bei der Ähnlichkeit mit den Vorgängen bei der Konjugation notwendig ein sexueller Akt vorliegen müßte.

Wollen wir den Neubildungsprozeß des Makronukleus und die Abstoßung des alten Makronukleus richtig beurteilen, so müssen wir uns umsehen, ob ähnliche Vorgänge sonstwo im Organismenreich vorkommen. Tatsächlich sind solche, welche manche Anklänge aufweisen, sowohl bei Protozoen als auch bei Metazoen beobachtet worden.

Unter den Protozoen sind es die Gregarinen, bei denen im Kern des vegetativen Stadiums eine starke Anhäufung färbbarer Substanz stattfindet, welche bei der Fortpflanzung ausgestoßen und zerstört wird. Bei diesen Sporozoen, welche der ungeschlechtlichen Fortpflanzung im Gegensatz zu ihren Verwandten, den Coccidimorphen entbehren, findet eine lange Wachstumsperiode statt. Die führt zur Bildung relativ großer vegetativer Stadien. Während

deren durch keine Teilung unterbrochenem Wachstum erlangt auch der Kern eine bedeutende Größe. Er ist durch einen großen Nukleolus und einen Außenkern ausgezeichnet, in welchem färbbare Substanz in dichter Anordnung und großer Masse enthalten ist. Seine Größe erfährt eine sehr bedeutende Rückbildung, wenn die zur Kopulation führenden progamen Teilungen einsetzen. Nur ein kleiner Teil des Syzygiten-Kerns nimmt an dieser intensiven Teilungstätigkeit teil. Der größte Teil, darunter der Nukleolus und die Masse der Außenkernsubstanz, wird im Plasma verteilt und aufgelöst (Fig. 14). Nur das generative Chromatin, ein ganz kleiner Anteil des großen Kernes ist es, das in die Teilungsspindel eintritt.

Die Chromosomen sind offenbar von vornherein in der Normalzahl vorhanden; denn erst in den letzten Teilungen, welche zur Bildung der befruchtungsreifen Gameten stattfinden, erfolgt ihre Reduktion auf die halbe Normalzahl.

Massen- und Größenverminderung bei Kernen von Tieren hat man, wie diese, nicht selten als Reduktionserscheinungen bezeichnet. Gerade die Kernveränderungen bei der Gametenbildung der Gregarinen sind sehr geeignet zu zeigen, daß solche Vorgänge gar nichts mit der Reduktion zu tun haben. Es wird nur die Umgestaltung des Kernes bei einem Teilungsakt dazu benützt, um den Ballast im Kern angehäufter, für das Kernleben nicht mehr nötiger, vielleicht sogar schädlicher oder doch hemmender Substanzen aus ihm zu beseitigen. Die eigentliche Kernreduktion ist durch eine lange Reihe von Teilungen von der kernverkleinernden Teilung getrennt.

Ganz ähnliche Zusammenhänge sind wohl bei den Reifungen der Metazooneier anzunehmen. Auch da wächst, wenn die Ovogonie nach der Vermehrungsperiode in die Wachstumsperiode mit ihrer verminderten Teilungsfähigkeit eintritt, der Kern zu einer ungewöhnlichen Größe heran, dabei bildet sich eine viel größere Menge färbbarer Substanz, als den Chromosomen der Richtungsspindeln

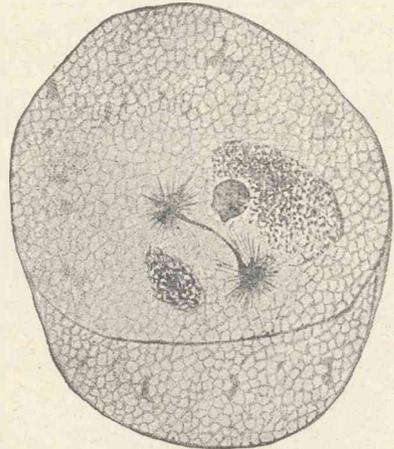


Fig. 14. Zerfall des großen Kernes der Gregarine *Lankesteria ascidia* Spindelbildung des neugebildeten verkleinerten Kernes (n. Siedlecki).

entspricht. Diese Masse gerät bei den Richtungskörperteilungen aus dem Eikern in das umgebende Plasma und wird dort resorbiert. Ihre färbbare Substanz nimmt am Aufbau der Chromosomen nicht teil. Sie erinnert in ihrem ganzen Verhalten an den Makronukleus der Infusorien. Ueber sie sind noch weitere Untersuchungen notwendig. So können wir denn in dem Verhalten der ciliaten Infusorien einen Spezialfall erblicken, der durchaus nicht gegen die Unsterblichkeit der Protisten spricht, im Gegenteil uns deren Fähigkeit, den Keimzellen der Metazoen vergleichbar, das Leben dauernd zu erhalten, ganz besonders klar vor Augen führt.

Die anderen Protozoen mit ihrem einfacheren Bau und der zum Teil weniger komplizierten Lebensgeschichte zeigen uns die Tatsache der Unsterblichkeit noch viel deutlicher. Viele Formen hat man in Dauerkulturen fortgepflanzt, ohne daß bei ihnen irgendwelche Degenerations- oder Alterserscheinungen aufgetreten wären. So werden z. B. seit vielen Jahren die gleichen Rassen von pathogenen Trypanosomen in vielen Laboratorien immer weiter gezüchtet. Obwohl die Zahl der durch Teilung von einer Ausgangskultur erzielten Individuen Milliarden erreicht haben muß, sind keine Degenerationen beobachtet worden, ebensowenig traten in irgendeinem Fall geschlechtliche Prozesse auf. Aehnliche Resultate hat man mit Rhizopoden erzielt, so den Amöben aus der Vahlkampfiagruppe, ferner Thekamöbinnen aus der Gattung Chlamyxophrys, die ich monatelang auf künstlichem Nährboden ohne Veränderung kultivierte. Ebenso habe ich die große Amöbe *A. Proteus* 6 Monate gezüchtet, ohne daß eine andere Fortpflanzungsweise als normale Teilung auftrat. Noch auffallender waren meine Resultate bei grünen Flagellaten, z. B. Euglenaarten, die sowohl in Nährflüssigkeiten als auch auf Nährboden sich lange Zeit weiterzuchten lassen. Aehnliche Beispiele liegen für farblose Flagellaten vor, von denen ich z. B. das Zuckerflagellat *Polytomella* monatelang fortzuchten konnte. Für einzellige pflanzliche Organismen liegen ähnliche Fälle vor, die aber meist nicht genauer verfolgt wurden. Neuerdings hat M. Hartmann die Volvocide *Eudorina elegans* 2½ Jahre durch 550 Generationen gezüchtet, ohne daß Geschlechtsformen auftraten und geschlechtliche Vorgänge erfolgten. Die agame Fortpflanzung war in dieser Zeit von keinerlei Depressionserscheinungen oder irgendwelchen Regulationen unterbrochen.

Vor allem reihen sich aber als Beispiele viele Bakterienarten an, welche zum Teil seit vielen Jahren in reinen Kulturen fortgezüchtet

werden, ohne ihre wesentlichen Eigenschaften zu verändern. Manche dieser Formen werden zu Versuchszwecken in den Laboratorien wohl schon seit Jahrzehnten in Kultur gehalten.

Bei all den genannten Formen wird die Degeneration hintangehalten durch Uebertragung auf neue Nährböden oder in neue Wirtstiere. Bei ihnen allen üben, wenn sie längere Zeit unter unveränderten Bedingungen gezüchtet werden, Stoffwechselprodukte oder von ihnen selbst ausgehende Aenderungen in der chemischen Beschaffenheit ihrer Umgebung eine schädigende Wirkung aus. Dieser ausgesetzt, degenerieren sie; sie wachsen langsamer, ihre Vermehrungsintensität sinkt; sie sterben ab, wenn sie nicht durch besondere Hilfsmittel, so durch Cysten und andere Dauerformen, sich der Einwirkung der schädigenden Umgebung entziehen können. Intensive Vermehrung setzt dann wieder ein, wenn diese Dauerstadien in günstiger Umgebung wieder keimen können.

So hat man denn für viele der erwähnten Organismen Bedingungen feststellen können, in denen sie ihre Unsterblichkeit aufrecht erhalten, wenn man sie bei Häufung der Schädigungen wieder in die günstige Umgebung bringt.

Alle diese Beobachtungen bewiesen, daß diese Protisten wirklich im Sinne Weismanns potentiell unsterblich sind.

Daß sie trotzdem sich nicht so unendlich vermehren können, daß sie alle höheren Organismen von unserer Erde verdrängen, hat seine Ursache darin, daß die sie schädigenden und ihre Vermehrung hemmenden Bedingungen sich stets unter natürlichen Verhältnissen sehr rasch einstellen. Nur in künstlicher Kultur läßt sich ihre dauernde Fortpflanzung, ihr ewiges Leben augenfällig erhalten. In der freien Natur sind immer Perioden längerer Ruhe eingeschaltet, wie wir sie früher (S. 2) besprachen. Diese stellen aber nur eine Unterbrechung der vollen Lebenstätigkeit dar, nicht einen Tod der lebenden Substanz, sie sind eine Verlangsamung des Stoffwechsels, nicht sein unabwendbarer Stillstand.

In der vierten Auflage meines Lehrbuchs der Protozoenkunde besprach ich schon die Ergebnisse Woodruffs und Erdmanns. Damals wies ich bereits darauf hin, daß die Infusorien einen Spezialfall darstellen, der einer besonderen Analyse bedarf. „Die hohe Organisation der Infusorien möge die besonderen Erscheinungen bei ihnen bedingen. Aehnlich wie bei den Metazoen, könnte bei ihnen Abnützung gewisser Teile des Körpers eine Reorganisation nötig machen, welche bei niedriger stehenden Protozoen unnötig

wäre. Auch für das Unsterblichkeitsproblem könnten sie einen Uebergang vom typischen Protozoenzustand zu den Verhältnissen der Metazoen darstellen.“ Auch wies ich damals wieder, wie in meiner Antrittsvorlesung 1913 auf die Trypanosomen und Kulturamöben als auf lange Zeit gezüchtete Protozoen hin, bei denen weder Konjugation noch Degeneration die fortlaufende Folge der Teilung unterbricht.

Diese Vorstellungen hatte ich für meinen in Wien geplanten Vortrag schon in der Weise weiter ausgearbeitet und entwickelt, wie sie in dieser Schrift dargestellt sind, als eine Arbeit von Jollos (1916) erschien, welche in den wesentlichen Punkten zu den gleichen Schlußfolgerungen gelangt, wie ich sie hier dargestellt habe. Abgesehen von einigen nicht genügend geklärten Begriffen, die mit der Deutung des Zugrundegehens des Makronukleus zusammenhängen, entwickelt Jollos Vorstellungen, denen ich durchaus zustimme. Vor allem bekennt er sich vollkommen zur Weismannschen Lehre von der Unsterblichkeit der Protozoen, für welche seine Versuche interessante neue Belege bringen. Denn die offenbar sehr sorgfältig durchgeführten Experimente von Jollos werfen Licht auf das wichtige Problem der Ursachen von sogenannter Parthenogenese und Konjugation.

Wir haben ja oben schon erörtert, daß dies Problem mit dem hier von uns behandelten sehr eng zusammenhängt. Haben doch die früheren Untersucher der Infusorienkonjugation immer wieder die Frage erörtert, ob die Konjugation durch äußere Bedingungen ausgelöst werde. Auch Woodruff und Erdmann haben für den Rhythmus, in welchem die sogenannte Parthenogenesis der Infusorien auftritt, dieselbe Frage aufgeworfen. Wenigstens betont Erdmann eigens, daß bei Paramäcien die Parthenogenesis jeweils nach einer bestimmten Zahl vegetativer Teilungen auftrete.

Damit sind wir jener Frage nahegetreten, welche in neuerer Zeit bei vielen pflanzlichen und tierischen Organismen untersucht wurde, ob rhythmische Erscheinungen durch Erbqualitäten bedingt sind, oder ob äußere Einflüsse sie bzw. ihren Rhythmus veranlassen.

Klebs, dessen frühen Tod wir vor kurzem betrauern mußten, hatte schon früher den Eintritt der geschlechtlichen Vorgänge besonders bei Algen und Pilzen durch äußere Einflüsse zu erzielen gelehrt. Er hat neuerdings bei einer immer größeren Zahl von rhythmisch verlaufenden Lebensvorgängen bei Pflanzen deren Abhängigkeit von äußeren Einflüssen bewiesen.

Für unser Problem ist es von Bedeutung, ob geschlechtliche Prozesse durch die innere Konstitution der Infusorien bedingt sind, oder ob sie durch äußere Einflüsse verursacht werden. Durch sehr sinnreich angestellte Versuche hat Jollos diese Frage zu lösen versucht.

Bei der Untersuchung der Bedingungen, welche die geschlechtlichen Prozesse auslösen, macht er sich die Voraussetzungen zu eigen, welche von Klebs sehr richtig formuliert wurden. Er unterscheidet von der ererbten Konstitution des Organismus als dem inneren Faktor, mit Klebs als äußeren Faktor nicht nur die im Moment der Konjugation einwirkenden äußeren Bedingungen, sondern „die Summe der Einflüsse der Außenwelt, denen die betreffenden Infusorien während ihres ganzen vorausgegangenen Lebens ausgesetzt waren“.

Zunächst scheint die große Regelmäßigkeit im Auftreten der sogenannten Parthenogenesis in den Kulturen von Woodruff und anderen für einen ererbten Rhythmus zu sprechen. Ja, die Kulturen, welche Jollos nicht nur in ganz gleichmäßiger Nährlösung, sondern in der Reinkultur eines Nährbakteriums züchtete, zeigten bei sehr gleichmäßig fortlaufender Teilung die regelmäßigen Unterbrechungen der täglichen Teilungsrate während der sogenannten Parthenogenese in ganz gleichmäßigen Abständen.

Und dennoch ergab sich bei sorgfältiger experimenteller Prüfung, daß dieser regelmäßige Abstand nicht unverschiebbar ist. Jollos weist darauf hin, daß es ja „gleichmäßige sich summierende oder periodisch einwirkende Schädigungen“ sein können, welche die Parthenogenesis so regelmäßig auslösen, so daß dem rhythmischen Auftreten der Parthenogenesis nicht notwendig ein konstitutioneller Ursprung zugrunde liegen muß.

Seine eigenen Versuche ließen nun erkennen, daß durch experimentelle Einflüsse sich die Parthenogenesis auslösen läßt. Als solche Einflüsse wirken vor allem die Stoffwechselprodukte schädlicher Bakterien, welche in der Kultur wachsen; auch Temperaturveränderung, Zusatz von Ammoniak usw. wirkt ähnlich.

Während in Normalkulturen die Parthenogenesis etwa alle Monate regelmäßig auftritt, ließ sie sich in einer Versuchskultur, welche von einer Normalkultur abgezweigt war, unter den eben erwähnten, die Parthenogenesis begünstigenden Bedingungen jederzeit willkürlich auslösen. Also z. B. bei einer Normalkultur, bei welcher Parthenogenesis zwischen 19. und 21. März und dann wieder zwischen den 18. und 20. April auftrat, wurden Zweigkulturen am 14., 23.

und 28. März, am 4., 9., 15. und 23. April angelegt, und zwar unter den Parthenogenese auslösenden Bedingungen. Sie alle ergaben in den nächsten Tagen nach der Abzweigung Parthenogenesis, während in der Hauptkultur keine solche auftrat. In einem anderen Versuch trat in der Hauptkultur Parthenogenesis nach 56 Teilungen, in der geschädigten Zweigkultur jedoch nach 8, 10, 9, 6, 15 und 6 Teilungsschritten sich wiederholend auf. Ja besondere Stämme von *Parmaecium* reagieren auf die Schädigungen besonders prompt. So fand Jollos einen Stamm, der mehrere Wochen lang jeden dritten Tag, d. h. durchschnittlich nach 5—6 Teilungen, Parthenogenesis durchmachte.

Schließlich konnte Jollos noch den Beweis führen, daß auch in den Normalkulturen nach Woodruff die Parthenogenesis durch die äußeren Bedingungen in ihrem regelmäßigen Rhythmus ausgelöst wird. Er zwang vier Abzweigungen aus einer Normalkultur je ein besonderes Datum der Parthenogenesis auf. Brachte er diese vier Kulturen jede für sich wieder unter die gleichmäßigen Bedingungen der Normalkultur, so glich sich ihr Rhythmus aus und die Parthenogenesis trat bei allen wieder gleichmäßig ein.

Damit ist bewiesen, daß Faktoren der Außenwelt in jedem Lebensabschnitt einer *Parmaecium*kultur Parthenogenesis hervorrufen können, und daß dies auch bei den unter möglichst gleichmäßigen Bedingungen gehaltenen Kulturen nach der Methode von Woodruff der Fall ist. Also mit anderen Worten: dem Rhythmus der Parthenogenesis entspricht ein Rhythmus der Außenbedingungen.

Jollos hat nun weiterhin versucht, die Frage aufzuklären, ob, wenn nicht der Rhythmus, doch das Auftreten der Parthenogenesis an sich ein erblicher Vorgang ist, der nicht vermieden werden kann. Es gelang ihm zwar bei manchen Kulturen den Zwischenraum zwischen zwei Parthenogenesen auf 60, 130, 140 bis 168 Teilungsschritte zu verlängern. Immerhin glaubte er nicht, daß die Parthenogenese sich, wie es ja für die Konjugation bewiesen ist, ganz ausschalten ließe. Diese Frage zu entscheiden, ist bisher durch die Schwierigkeit, größere Kulturen zu kontrollieren, kaum möglich.

Was Jollos veranlaßt, die Parthenogenese als einen notwendigen Vorgang anzusehen, ist die Beobachtung, daß während ihres Verlaufs der alte Makronukleus zerfällt und durch einen neuen ersetzt wird. Wir haben ja oben (S. 47) geschildert, daß diese Erneuerung des Makronukleus das Wichtigste, ja wohl das Einzige von wesentlicher Veränderung ist, was bei dem Vorgang der Parthenogenesis sich ergibt. Ob das eine Lebensnotwendigkeit für den Or-

ganismus des Infusors ist, bedarf noch endgültiger Feststellung. Gibt es doch Angaben, daß Infusorien ohne Makronukleus normal lebend beobachtet worden seien. Zudem fehlen noch Untersuchungen, ob bei allen Infusorien die Makronuklei sich gleichartig verhalten. Ob es nicht möglich wäre, bei einer oder der anderen Art, die dauernde Erhaltung durchzuführen, ist noch nicht bekannt. Meine Erfahrungen haben mir gezeigt, daß Verschiedenheiten im Verhalten der Makronuklei vorkommen, von denen man früher nichts ahnte, deren genauere Untersuchung aber noch nicht abgeschlossen ist.

Indem nun gerade der Makronukleus für etwas dem sterblichen Soma der höheren Organismen Analoges gehalten wird, drängt sich die Frage auf, ob denn nicht die Infusorien ein ganz ungeeignetes Material sind, um an ihnen die Unsterblichkeit der lebenden Substanz zu beweisen. Es wird vielfach angenommen, der Makronukleus entspreche einem Soma des Infusors, sei sterblich, sein Untergang entspreche dem Tode der Metazoen. Damit sei der Tod demnach auch bei diesen Organismen vertreten in der Form des „Partialtodes“, wie R. Hertwig diese Erscheinung bezeichnete. Nun bleibt uns zunächst noch zu untersuchen, was denn diese Erscheinung der Zerstörung des Makronukleus mit dem Tod Gemeinsames hat, und ob in ihrem Auftreten wirklich ein Widerspruch gegen die Annahme liegt, auch den Zellen der Metazoen käme an sich die potentielle Unsterblichkeit zu. Einen solchen Widerspruch gegen meine Annahme, daß die Metazoenzellen im Grunde noch die potentielle Unsterblichkeit besitzen, sieht Jollos in dem „Partialtod“ des Makronukleus im Infusorienkörper.

Auch R. Hertwig verglich den Untergang des Makronukleus der Infusorien mit einem Todesvorgang und nahm gerade von ihm den Ausgang für seine Betrachtungen über den Partialtod.

5. Kapitel.

Der Partialtod.

Als Partialtod bezeichnet R. Hertwig die Selbstzerstörung eines Teils des lebenden Körpers eines Organismus. Selbstzerstörung soll die Zerstörung bei der normalen Funktion des lebenden Körpers bedeuten. Hertwig beschreibt als charakteristisches Beispiel des Partialtodes die Zerstörung einer großen Anzahl von Kernen des

vielkernigen Rhizopoden *Actinosphaerium Eichhorni* vor dessen geschlechtlichen Prozessen. „Wenn Actinosphären sich encystieren, so sterben von den vielen Kernen 95 Proz. und werden aufgelöst; die 5 Proz., welche dann übrig bleiben, werden zum Auf-

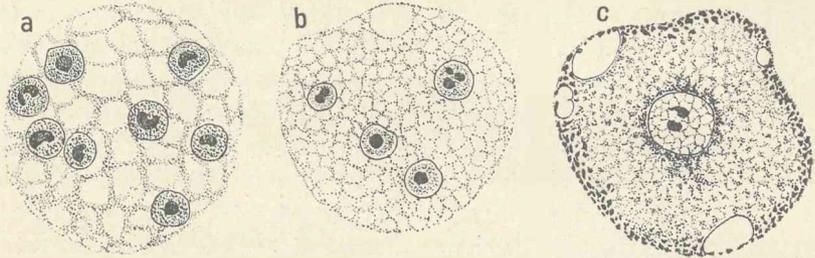


Fig. 15. Allmähliche Kernverringering bei der Cystenbildung von *Actinosphaerium Eichhorni*. a—c gleiche Region in der Umbildung (n. Hertwig).

bau der Befruchtungskörper benutzt. Auch von diesen werden weitere drei Viertel der Kernmasse zerstört. Diese fast 99 Proz. Kernsubstanz repräsentieren eine ganz ansehnliche Leiche, nur daß man von ihr nichts merkt, weil das Tote allmählich vom lebendbleibenden Rest verzehrt wird (Fig. 15).“

Bei dem Mastigophor *Noctiluca miliaris*, jenem reizvollen Urtier, welches eine so große Rolle beim Zustandekommen des Meerleuchtens spielt, wird der größte Teil des Körpers bei der ungeschlechtlichen Vermehrung in Knospen aufgeteilt (Fig. 16). Wenn diese ausschwärmen, bleibt ein Teil des Körpers als „Leiche“ übrig.

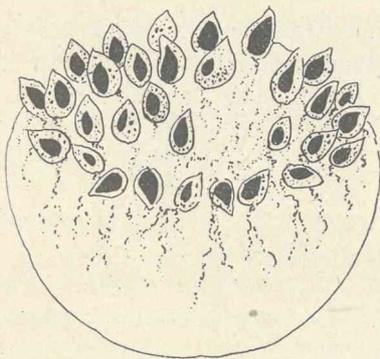


Fig. 16. *Noctiluca miliaris* Stadium der Schwärmerbildung. Schwärmer lösen sich ab. Der Rest des Körpers stirbt. Vergr. 150 Orig.

Bei knospenden Infusorien, z. B. *Spirochona gemmipara* kommt es vor, daß durch fortgesetzte Knospung das „Muttertier“ so erschöpft wird, daß es schließlich stirbt und damit als Leiche zurückbleibt, sich also ganz anders verhält, als die Mehrzahl der Protozoen. Ein solcher Anklang an Metazoenverhältnisse mag auch sonst bei knospenden Protozoen vorkommen.

Ebenso beurteilt Hertwig die Zerstörung des alten Makro-nukleus bei den Infusorien als Partialtod. Als Resultat der Besprechung von dessen Untergang zieht er den Schluß: „Es sind die funktionierenden Teile der Zelle, welche vom Tode betroffen werden.“

Unter den Begriff Partialtod faßt Hertwig aber auch noch andere Erscheinungen, so z. B. jene eigentümliche Arbeitsteilung bei den Gregarinen, bei denen zwei gemeinsam encystierte Individuen vielkernig werden. Von diesen Kernen wird die Mehrzahl zu Gametenkernen und dienen somit dazu, die Unsterblichkeit der Art zu erhalten. Andere Kerne bleiben in dem sogenannten „Restkörper“ zurück, der nach der Bildung der aus den vereinigten Gameten entstehenden Fortpflanzungskörper, der Sporen, abstirbt. Doch hat er bei vielen Gregarinenarten vorher zur Bildung eines Sporangiums gedient, einer Einrichtung zur Aufbewahrung und späteren Ausschleuderung der Sporen.

Damit schließt sich dieser Vorgang jenen an, welche bei vielzelligen Organismen so häufig vorkommen, durch welche Hüllen und andere Hilfsapparate der Fortpflanzungskörper unter Opferung absterbender Zellen gebildet werden.

Verfolgen wir im Tier- und Pflanzenreiche diese Vorgänge der Opferung von lebendem Körpermaterial für bestimmte Zwecke des Lebens des Gesamtorganismus, so finden wir eine große Mannigfaltigkeit solcher Erscheinungen, die man unter dem Namen des Partialtodes zusammenfassen kann. Hertwig hat denn auch das Abwerfen der Blätter bei Bäumen und Sträuchern, das Absterben oberirdischer Teile bei Zwiebel- und Knollengewächsen als Partialtod bezeichnet. Die zum Bau von Samenhüllen, von Blüten und anderen Teilen dienenden Gewebe wären hierher zu rechnen.

Wir haben im Kapitel über den Alterstod (S. 33) solche Fälle des Partialtodes bei Pflanzen schon erörtert. Die dort gegebene Darstellung zeigte, daß bei jenen Beispielen es sich auch um eine Opferung von Organen der Pflanze im Interesse des Lebens des ganzen Individuums handelte. So ist es von vornherein unwahrscheinlich, daß der Tod dort ein Alterstod sein kann. Das Heranreißen der Nährstoffe in die Fortpflanzungsorgane, in die Dauerzustände, in die überlebenden Pflanzenteile weisen auf die Deutung dieser Formen des Partialtodes als eines Stoffwechselfodes hin.

Mit dem gleichen Recht kann man die bei so zahlreichen Metazoen vorkommende Rückbildung und Zerstörung von Zellen unter den Begriff des Partialtodes einbegreifen. Bei vielen höheren Tieren

ist sogar ein beständiger Verbrauch von Zellen eine charakteristische Einrichtung. Man denke nur an die Haut der Wirbeltiere, vor allem der landbewohnenden Formen, deren Hornschicht ja aus abgestorbenen Zellen besteht, die für besondere Lebenszwecke geopfert und beständig oder periodisch durch nachwachsende lebende Zellen ersetzt werden. Die Häutung der Reptilien, Mauserung der Vögel und der Haarwechsel der Säugetiere bieten sehr auffällige Beispiele dieses Vorganges, der in mannigfachen Formen bei Tieren aus allen möglichen Gruppen wiederkehrt.

Aehnlich zu beurteilen ist der Zahnwechsel der Wirbeltiere, bei welchem auch ein nicht geringer Verbrauch lebender Zellen erfolgt.

Überall in den vielzelligen Körpern sehen wir einen Verbrauch von Zellindividuen, die infolge der verschiedenen Regenerationsfähigkeit der Gewebe mehr oder weniger vollkommen ersetzt werden. In manchen Organen beruht überhaupt die ganze Funktion auf Nekrose der Zellen und ihrer Ergänzung vom Muttergewebe. So besteht bei vielen Hautdrüsen von Säugetieren, vor allem den Talgdrüsen, das Sekret hauptsächlich aus den abgestorbenen Drüsenzellen (Fig. 24 S. 75).

Bei vielen Wirbellosen und bei allen Wirbeltieren sind die Blutkörperchen einem beständigen Verbrauch ausgesetzt und müssen immerfort ersetzt werden. Das gilt sowohl für die weißen, als auch für die roten Blutkörperchen. Der Verbrauch der ersteren im gewöhnlichen Leben, vor allem aber bei Verteidigungs- und Heilungsprozessen ist ungeheuer. Die roten Blutkörperchen der Wirbeltiere sind ja die typischen Vertreter von Zellformen mit beschränkter Lebensdauer. Gerade bei Säugetieren, bei denen als Rückbildungsmerkmal die Kernlosigkeit im Verlauf ihrer Bildung erworben wird, ist ihre Lebensdauer sehr kurz, beträgt nur Tage bis Wochen.

Noch auffälliger ist der Partialtod, wie er uns bei der Metamorphose vieler Tiere entgegentritt. Ganze Gewebe und Organe sind bei Larven nur für deren vorübergehende Lebenserfordernisse bestimmt, um während des Wachstums und der Verwandlung zu verschwinden und zerstört zu werden. Und dabei sind es nicht die alten Zellen, welche zum Umbau verwandt werden, sondern meist werden diese zerstört und verbraucht, um neuen, oft aus Reservegeweben entstehenden Zellen als Nährmaterial zu dienen, wenn diese die neuen Gewebe und Organe eines weiteren Larvenstadiums oder des definitiven Tierkörpers aufbauen. Man denke nur an die viel-

gestaltigen Larvenstadien, welche bei der Entwicklung eines Krebses auftreten können. Welche Umschmelzungen und Umbauten können da von einer Stufe zur anderen notwendig sein. Bei der Metamorphose der Insekten sind diese Umwandlungen vielfach im einzelnen verfolgt worden. Hier hat man beobachtet, daß ein besonderes, wohlvorberichtetes System des Zellersatzes ausgebildet ist. Speziell bei den höchstentwickelten Insekten, deren Imagines in der gesamten Organisation von den Larvenstadien erheblich sich unterscheiden, ist der Umbau ein tief eingreifender Vorgang, der unter Zerfall von Geweben und Absterben von Zellen verläuft. Phagocyten sind bei der Zerstörung und dem Abbau der Larvenorgane

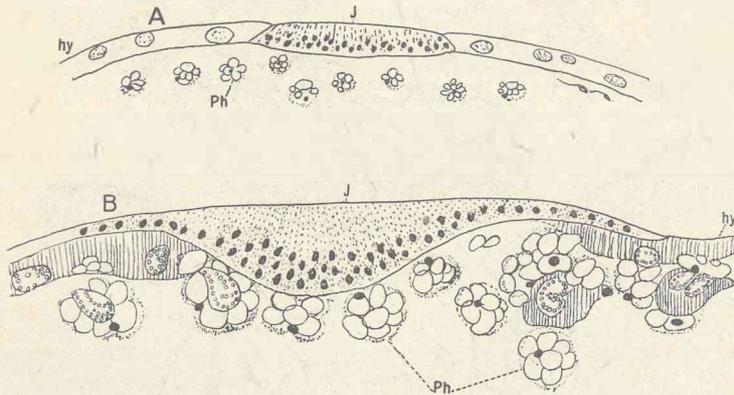


Fig. 17. Phagoeytose bei der Metamorphose von *Musca vomitoria*, der Schmeißfliege. A früheres, B späteres Stadium von abdominalen Imaginalscheiben mit ihrer Umgebung. hy Hypodermis. Ph Phagoeyten. J Imaginalscheibe (nach Kowalewsky).

tätig und schaffen durch ihre Arbeit Platz für die neuen Gewebe, welche aus vorgebildeten Reservezellgruppen, den Imaginalscheiben, sich entwickeln (Fig. 17). Die Haut, der Darm, das Nervensystem, Muskeln werden auf diese Weise ganz neu gebildet. Bei diesen Vorgängen der Metamorphose ist das Absterben von Zellen sehr ausgiebig; der größte Teil des Körpers wird vollkommen erneuert.

Ganz entsprechende Umwandlungen kommen bei den Metamorphosen vieler anderer Tiere vor. Der Abbau des Schwanzes der Larven von im erwachsenen Zustande schwanzlosen Amphibien, die Rückbildung ihrer Kiemen sind Vorgänge, bei denen unter Mitwirkung von Phagoeyten komplizierte Gewebe, wie Skelett, Muskeln, Nerven, sogar Teile des Zentralnervensystems, Blutgefäße zerstört werden.

Korschelt hat neuerdings in einer interessanten Zusammenstellung auf die weitgehende Opferung von Larvenorganen bei wirbellosen Tieren hingewiesen. Bei der Pilidiumlarve der Nemertinen entsteht das erwachsene Tier als zunächst kleines Gebilde durch Einstülpungs- und Faltenbildungsvorgänge von der Haut des

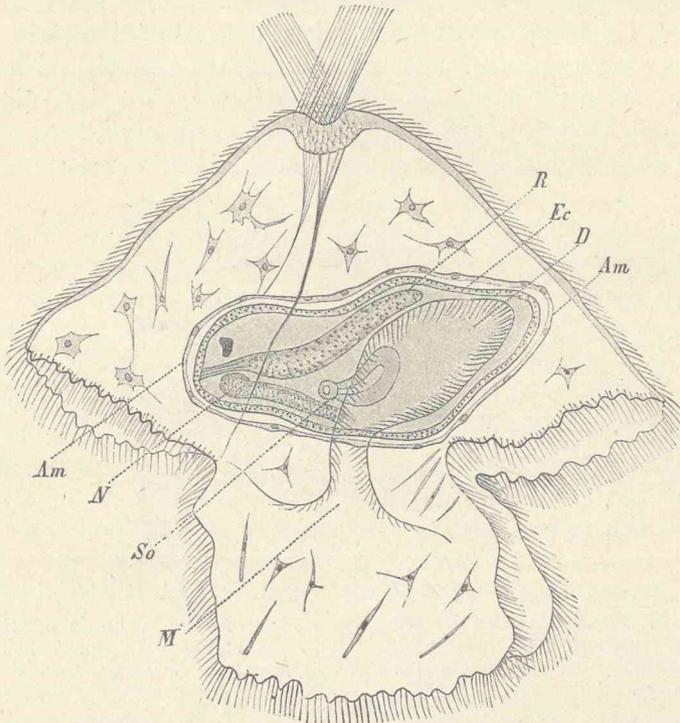


Fig. 18. Pilidiumlarve einer Nemertine (*Pilidium gyrans*). Im Larvenkörper ist der deutlich umgrenzte Körper des fertigen Tieres entstanden, der später den sterbenden Larvenkörper verläßt. *M* Mund der Pilidiumlarve. *D* Darm der Pilidiumlarve, von der Anlage des Wurmes umwachsen. *Am* sog. Amnion des Wurmes. *Ec* dessen Ektoderm. *N* Anlage seines Nervensystems. *So* seine Seitenorgane (n. Bütschli aus Korschelt).

umfänglichen Larvenkörpers aus. Der fertige Wurm kriecht als viel kleineres Tier aus dem großen Larvenkörper aus, der zugrunde geht (Fig. 18).

Auch bei den Echinodermenlarven, den vielgestaltigen Pluteus-, Bipinnaria-, Auricularialarven, welche bilateral symmetrisch gebaut sind, gehen die radiär gebauten Seeigel, Seesterne, Seewalzen unter weitgehender Um- und Rückbildung des Larvenkörpers hervor.

Korschelt weist in seiner Abhandlung schließlich noch auf die normal erfolgende Zerstörung der Finnenblase bei der Metamorphose zum geschlechtlichen Bandwurm hin.

Uebersichten wir diese mannigfaltigen Beispiele, in denen Teile von Tierkörpern im Interesse des Ganzen in einem vorzeitigen Tode geopfert werden, so müssen wir anerkennen, daß es richtig ist, die Gesamtheit dieser Vorgänge mit der Bezeichnung als Partialtod oder Teiltod zusammenzufassen. Ein großes, eigenartiges Gebiet von Erscheinungen an den lebenden Wesen wird dadurch gebührend hervorgehoben.

Prüfen wir aber die Gesamtheit der Beobachtungen über Partialtod genauer, so müssen wir feststellen, daß sie ganz verschieden

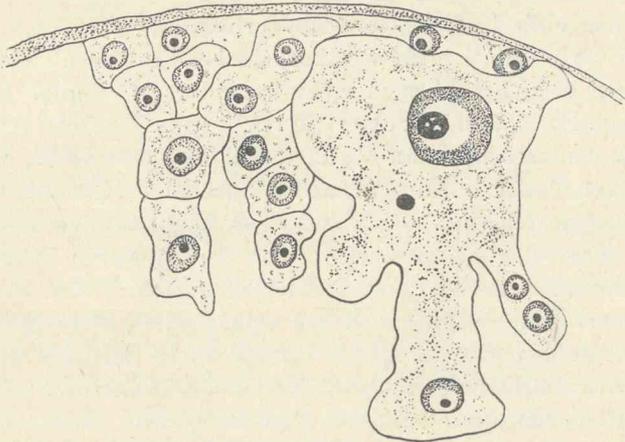


Fig. 19. Eibildung von *Tubularia larynx*. Verschmelzung mehrerer Geschlechtszellen. Degeneration und Absterben der Kerne außer einem, der zum Eizellkern wird. Beginn des Vorganges. Vergr. 380 (n. Doflein).

zu beurteilen sind. Zunächst handelt es sich in vielen Fällen des Partialtodes gar nicht um einen natürlichen Tod der betreffenden sterbenden Zellen, sondern um einen Tod, der durch fremde Gewalt verursacht ist. Das ist sicher der Fall, wo im Kampf der Teile im Organismus Zellen über Zellen siegen und deren Untergang verursachen. Wir wollen einen bestimmten Fall ins Auge fassen: Bei den Hydroidpolypen *Tubularia larynx* habe ich seinerzeit beobachtet, daß die großen Eizellen aus der Verschmelzung vieler Urgeschlechtszellen entstehen. Das ist seither von verschiedenen Forschern bei *Tubularia* bestätigt und bei anderen Tieren beobachtet

worden. Bei der Verschmelzung der Zellen geht das Protoplasma der einzelnen ohne weiteres in eine einheitliche Masse über. Aber die Kerne verhalten sich verschieden. Nur einer bleibt am Leben und wird zum definitiven Eikern. Alle anderen, es können ihrer hunderte sein, degenerieren allmählich, sie teilen sich noch eine Weile amitotisch, schrumpfen aber später zusammen und werden schließlich resorbiert. Sie sind gestorben, aber nicht eines natürlichen Todes, sondern überwunden von jener einen überlegenen Zelle, welche siegreich über die Genossinnen mit ihrem Kern die beherrschende in dem ganzen Verschmelzungsprodukt wurde.

Aehnlich müssen wir wohl die Zusammenhänge in einer ganzen Reihe von anderen Beispielen des Partialtodes deuten. So dürfte bei der Zerstörung eines großen Teils der Kerne bei *Actinosphaerium* eine ähnliche Ursache vorliegen.

Das Uebrigbleiben eines Restkörpers bei Protozoenteilungen und Knospungen bedarf wohl auch einer besonderen Deutung. Bei *Noctiluca* (vgl. Fig. 16) und *Gregarinencysten* ist das, was vom Körper übrigbleibt und stirbt, wenn die Teilprodukte sich ablösen, wohl kein lebensfähiger Teil des Körpers mehr. Speziell bei *Noctiluca* konnte ich oft beobachten, daß der Restkörper hauptsächlich aus Gallerte bestand, in welcher kaum einige dünne Stränge einer Substanz, die wie Protoplasma aussah, zurückgeblieben waren. War es wirklich Protoplasma? Und wenn es solches war, mußten diese bei der Teilung abgerissenen Stränge nicht infolge ihrer geringen Masse und ihrer Zusammensetzung von vornherein lebensunfähig sein? Das gleiche gilt sicher für eine Reihe von Beispielen, in denen Abwurf von Hüllen und anderen Körperteilen als Partialtod beschrieben wurde.

Vergleichen wir nun die verschiedenen Formen des Partialtodes miteinander, so kommen wir zum Resultat, daß hier ein Vorgang vorliegt, der außerordentlich schwer zu definieren und klar abzugrenzen ist.

Was Tod ist, kann nur klar erkannt werden, wenn wir genau wissen, was Leben ist. Wenn wir den Tod als den nicht wieder in Gang zu bringenden Stillstand der Lebensprozesse bezeichnen, so gehen wir dabei von der Grundtatsache aus, daß das Leben ein Vorgang ist. Wir wissen nur von physikalischen und chemischen Vorgängen in der „lebenden Substanz“; Aufbau und Abbau sind die elementaren Lebensvorgänge. Stoffe werden von außen aufgenommen, verarbeitet und der „lebenden Substanz“ einverleibt. Diese lebende Substanz ist in beständigem Wechsel begriffen; gerade der Wechsel

unterscheidet sie von den meisten nicht organisierten Substanzen, und in ihm ist die Möglichkeit der Unsterblichkeit begründet.

Dieser Wechsel besteht in der Hauptsache aus Stoffaufnahme, Stoffzerlegung und Verarbeitung. Zur Energieerzeugung werden Teile der lebenden Substanz zerstört, aufgelöst und verbraucht. Wo ist da die Grenze gegenüber dem Tod? Wir müssen gestehen, daß diese Grenze außerordentlich schwer festzulegen ist. Was können wir noch als Anteil der „lebenden Substanz“ bezeichnen, und welche Bestandteile des Zellkörpers sind tote Massen, welche im Stoffwechselgetriebe entstanden sind und je nach ihrer Natur verarbeitet und beseitigt werden? Man kann direkt sagen, das Leben spielt sich unter einem steten Partialsterben lebender Substanzteile ab.

Anorganische Gebilde, wie Schalen, Nadeln, Skelettelemente aus Kieselsäure, kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk, Eisen-, Schwefel-, Mangan- und andere mineralische Ausscheidungen betrachten wir mit vollstem Recht als tote Bestandteile des Zellkörpers. Das gleiche gilt von kristallinen Produkten des Protoplasmas wie dem phosphorsauren Kalk und den Kristallen von Harnsäure, den Konkrementen dieser Substanz und vielen anderen Kristallen anorganischer und organischer Verbindungen, welche in lebenden Zellen nachgewiesen sind. Ich erinnere nur an die Eiweißkristalloide, die im Plasma und in den Zellkernen tierischer und pflanzlicher Zellen gefunden wurden, an Stärkekörner u. dgl. Neben diesen anorganischen und organischen Substanzen, deren besondere Bedeutung ohne weiteres zu erkennen ist, kommen aber viele morphologisch weniger gesonderte Stoffe vor, deren Unterscheidung von den Anteilen der lebenden Substanz, also vom Protoplasma und den Kernsubstanzen, außerordentlich schwer ist. Was sind das für verschiedenartige Verbindungen, welche man im letzten Jahrzehnt als Chromidien beschrieben und mit den Kernsubstanzen verglichen und von ihnen abgeleitet hat!

In manchen von ihnen hat man seither schon bestimmte Substanzen erkannt, welche sicher unbelebte Bestandteile der Zellen sind. Schwieriger ist die Natur der verschiedenen Zelldifferenzierungen zu beurteilen, welche im lebenden Protoplasma entstehen und sicher dessen Derivate sind. Sie gehören wie die Muskelfibrillen und die Neurofibrillen wohl kaum noch zum engsten Bestand der lebenden Substanz, was ganz sicher auch bei den extrazellulären Produkten des Bindegewebes zutrifft.

Wie viel schwieriger ist es, die Grenze zwischen Leben und Tod zu finden bei solchen Bestandteilen der Zelle, wie sie neuer-

dings als Mitochondrien und Plasmosomen beschrieben worden sind. Diese viel beachteten Gebilde sind wohl vielfach als Ubergangsstadien bei der Entstehung von Zelldifferenzierungen aus dem lebenden Protoplasma zu beurteilen. So scheinen sie wirklich auf der Grenze von Leben und Tod zu stehen.

Auch von vielen Zellbestandteilen, welche wir oben als nach der Auffassung mancher Autoren dem Partialtod unterliegend darstellten, wissen wir gar nicht, ob sie zur lebenden Substanz gehören oder nur Produkte von dieser sind. Färbbare Bestandteile der Kerne und des Protoplasmas, Zwischensubstanzen der Zellen, deren Hüllen, Zelldifferenzierungen der verschiedensten Art gehören zu diesen Bildungen, von denen wir oft nicht sagen können, ob sie lebend oder tot sind.

Sind sie noch am Stoffwechsel beteiligt, so werden wir geneigt sein, sie als Bestandteile der lebenden Substanz anzusehen. Dann gehören sie in den Komplex hinein, den wir als „lebende Substanz“ bezeichnen. Sie sind ihm zuzurechnen und stellen einen Zuwachs zur Komplikation seiner stets wechselnden Zusammensetzung dar.

Aber es ist oft kaum möglich, manche Substanzen als leblose zu erkennen, und es sind noch wenig Untersuchungen zum Zwecke ihrer Erkennung unternommen worden. Oft können derartige Bestandteile von lebenden Organismen, nachdem sie zeitweise aus dem Stoffwechsel ausgeschaltet waren, in diesen wieder eintreten, indem sie bei Regeneration, Heilungsprozessen, Fortpflanzung eingeschmolzen und in den Stoffwechsel wieder einbezogen werden. Das ist am besten bei kompliziert gebauten Protozoen, so Ciliaten, zu beobachten.

Schon H. Driesch hat einmal früher darauf hingewiesen, daß der Begriff „lebende Substanz“ gar nicht berechtigt ist. Ich habe in meinem Lehrbuch der Protozoenkunde die Verwendung des Ausdrucks und seine Verknüpfung mit mancherlei theoretischen Vorstellungen abgelehnt. Das Protoplasma als lebende Substanz vorgestellt bleibt stets ein allgemeiner Begriff, nicht klar definiert, nicht recht zu packen. Das wird sich so lange nicht ändern, als wir nicht wissen, welche chemischen Verbindungen das „Protoplasma“ zusammensetzen, wie sie, nach Gesetzen der Colloidchemie und Physik gemischt, nach Strukturgesetzen angeordnet sein müssen, um die Lebenserscheinungen zu ermöglichen.

So können wir bisher nur sagen, daß das Leben als eine Reihe von Vorgängen an bestimmt gemischten und strukturell angeordneten

Substanzen abläuft, selbst ein Vorgang, dessen Stadien wir noch nicht im einzelnen übersehen. Mit lauter solchen Einschränkungen ist in diesem Buch die Bezeichnung „Protoplasma“ und „lebende Substanz“ in einheitlichem Sinne gebraucht.

Wir können von Bestandteilen lebender Organismen in manchen Fällen aussagen, daß Lebensvorgänge in ihnen ablaufen, von anderen, daß sie tot sind. Aber wir können in keinem Falle die scharfe Grenze angeben, wo Totes in Lebendes übergeht und wo die vorher als lebend angesprochenen Bestandteile zu toten Gebilden werden.

So sollte man denn solche Bestandteile der lebenden Organismen nicht in Zusammenhang mit dem Todesproblem bringen, ehe man über ihre Natur genauere Forschungen durchgeführt hat.

Bei sorgfältiger Beurteilung zerfallen die als Partialtod bezeichneten Veränderungen von Organismen in verschiedene Gruppen:

1. Das Absterben von Kernen in einem einheitlichen Plasmakörper braucht gar nichts mit dem Problem des natürlichen Todes zu tun haben.

Wenn, wie bei *Tubularia* (S. 65) viele Eizellen zu einem Ei verschmelzen, so sterben die Kerne aller außer dem einen unter dem Einflusse dieses einen Kerns. Sie werden getötet durch irgendwelche Einflüsse, welche von diesem ausgehen. Wir haben es daher mit einem gewaltsamen Tode zu tun.

So mag es auch bei dem Zugrundegehen der vielen Kerne von *Actinosphaerium* (S. 60) der Fall sein.

Aehnlich sind viele der oben geschilderten Erscheinungen bei vielzelligen Tieren zu deuten. Wenn Zellen in metamorphosierenden Larven absterben, so tun sie das oft unter dem Einflusse von Phagocyten, welche sie wie Raubtiere überfallen (S. 63; vgl. auch Fig. 25, S. 76). Auch von Körpersäften gehen abtötende und auflösende Wirkungen aus.

So könnten wir denn die Erscheinungen dieser ersten Gruppe mit der Bezeichnung des gewaltsamen Partialtodes zusammenfassen.

2. Eine weitere Gruppe stellen diejenigen Beispiele dar, in denen eine Veränderung der Umgebungsbedingungen dem Leben von Zellen ein Ende setzt. Die Lage im Organismus bringt sie in Verhältnisse, welche ein normales Funktionieren nicht mehr erlauben.

Solche Verhältnisse werden in vielen Fällen des Partialtodes von Geweben vorliegen. Ja auch in den Fällen, in denen wie bei Gregarinen Kerne im Restkörper zurückbleiben, bei Pflanzen und Tieren Zellen zum Aufbau von Organen, welche zu Verbreitung und Schutz von Fortpflanzungszellen dienen, verbraucht werden, erfolgt

der Tod durch Abschneidung der normalen Nährstoffquellen. Das ist auch zu vermuten, wenn die Larvenhaut eines Wurmes oder Echinoderms nach Auskriechen der Larve abstirbt. Ihr fehlt dann der Mund und die ernährenden Organe, die notwendig wären, um weiter zu leben. Auch hier also kein natürlicher Tod der lebenden Substanz. So ist wohl auch der Tod von Zellen beim Abwurf von Blättern der Bäume und beim Absterben oberirdischer Teile von Zwiebel- und Knollengewächsen zu beurteilen; ihnen werden ja die Nährstoffe und Reservesubstanzen entzogen, um in anderen Teilen der Pflanze abgelagert zu werden.

Auch bei der Restitution nach Verletzungen kommt es ähnlich wie bei der Metamorphose zu einem Absterben zahlreicher, aus ihrem Verband gelöster Zellen. In dieser zweiten Gruppe können wir also von einem Partialtod durch veränderte ungünstige Lebensbedingungen sprechen, einem Stoffwechsel-Partialtod.

3. In eine dritte Gruppe können wir den Partialtod der roten Blutzellen der Wirbeltiere einreihen. Die weißen Blutzellen sind wohl bei ihrem frühen Tod meist ein Opfer ihres Berufs. Sie sterben bei der Bekämpfung aller möglichen Schädigungen des vielzelligen Körpers wohl stets eines gewaltsamen Todes. Ihr Tod wäre in die erste Gruppe der Erscheinungen des Partialtodes einzureihen.

Anders verhält es sich mit den roten Blutzellen der Wirbeltiere. Bei ihnen hat man zunächst viel stärker den Eindruck eines natürlichen Todes. Man spricht davon, daß sie sich verbrauchen. Sie verschwinden nach relativ kurzer Funktion aus dem Kreislauf.

Aber auch bei ihnen ist wohl sehr oft die schließliche Ursache des Todes eine gewaltsame, indem sie von Phagocyten gefressen werden. Immerhin liegt gerade bei diesem Zelltypus ein Verbrauch werden durchaus im Bereiche der erwägbareren Möglichkeiten. Schon die Tatsache, daß sie im Laufe der Entwicklung des Wirbeltierstammes zu kernlosen Gebilden geworden sind, weist auf eine Umwandlung in einen besonderen Typus von Körperorganen hin.

Alle roten Blutkörperchen der Wirbeltiere entstehen aus kernhaltigen Zellen von amöboider Beweglichkeit. Alle nehmen im Verlauf der Entwicklung eine konstante Eigenform an, welche für die Tierart gesetzmäßig ist. Sie beladen sich mit Hämoglobin, welches in ihrem Körper zunimmt.

Für ihre Funktion, den Gasaustausch zu vermitteln, ist eine große Oberfläche notwendig. Zugleich darf diese aber nicht einen

ungleichmäßigen Umriß mit sich bringen, der die Beweglichkeit in den Kapillaren behindern würde.

So entstehen einerseits die großen ovalen, plasmareichen, aber kernhaltigen Erythrocyten der Fische, Amphibien und Sauropsiden. In ihrem Körper häuft sich während der Entwicklung Hämoglobin an. Der verkleinerte Kern verliert seine Teilungsfähigkeit.

Andererseits können die von ähnlichen Ausgangsformen sich entwickelnden Erythrocyten der Säugetiere kleiner bleiben, da sie mit Hämoglobin sich viel stärker füllen und so für die Funktion des Gaswechsels ganz besonders tüchtig sind. Ihnen fehlt der Kern vollkommen. Beobachtungen haben gezeigt, daß der Verlust des Kernes bei ihnen unter Erscheinungen der Degeneration erfolgt, vergleichbar den Vorgängen bei Drüsenzellen. Der Kern bläht sich auf, schrumpft später und wird wohl ausgestoßen (Fig. 20). So wird das rote Blutkörperchen der Säugetiere zu einem kernlosen Zellrest, der fortpflanzungsunfähig und unfähig, noch einen selbständigen Stoffwechsel zu führen, einem baldigen Tode geweiht ist.



Fig. 20. Entstehung und Kernloswerdung eines Säugetiererythrocyten (im Anschluß an Jolly).

Hier führen gesetzmäßige Vorgänge, eine Erschöpfung nach dem Verbrauch der mitgegebenen Energievorräte zum Tode. Hier ist der Tod wohl sicher durch die bestimmt normierte Mitgabe von Energie festgelegt. Es liegt also auch hier ein Stoffwechsel-Partialtod vor. Allerdings erfolgt aber dieser Zelltod unter ganz besonderen Verhältnissen. Er erscheint geradezu gesetzmäßig vorbereitet als Opferung von Zellen im Interesse des Gesamtkörpers. Und doch können wir ihn nicht als einen natürlichen Tod in dem früher definierten Sinne (S. 27) bezeichnen. Denn die sterbende Zelle stirbt wiederum unter den besonderen Verhältnissen ihrer Umgebung, welche ihr gewaltsam schwere Störungen des Zellbaues auferlegt haben, die zum Tode führen. Es ist wiederum nicht der normale Ablauf des Lebens an sich, der den Tod bedingt, sondern eine durch die Rolle im Gesamtkörper erzwungene Abänderung des Lebensverlaufs. Die Differenzierung der Zellen zu einem bestimmten Zweck führt zum Tode.

Aehnlich dürfte es sich ja auch bei den Epithelzellen verhalten, welche bei den Wirbeltieren beim Verhornungsprozeß sterben. Daß es nicht nur die Austrocknung der Oberflächenschichten des Körpers sein kann, welche die Verhornung verursacht, ist durch die Beobachtung bewiesen, daß auch bei Wassertieren, bei Fischen und Amphibien sich eine Hornhaut findet. Immerhin mag bei den luftbewohnenden Amnioten die Bildung der viel stärkeren Hornschicht

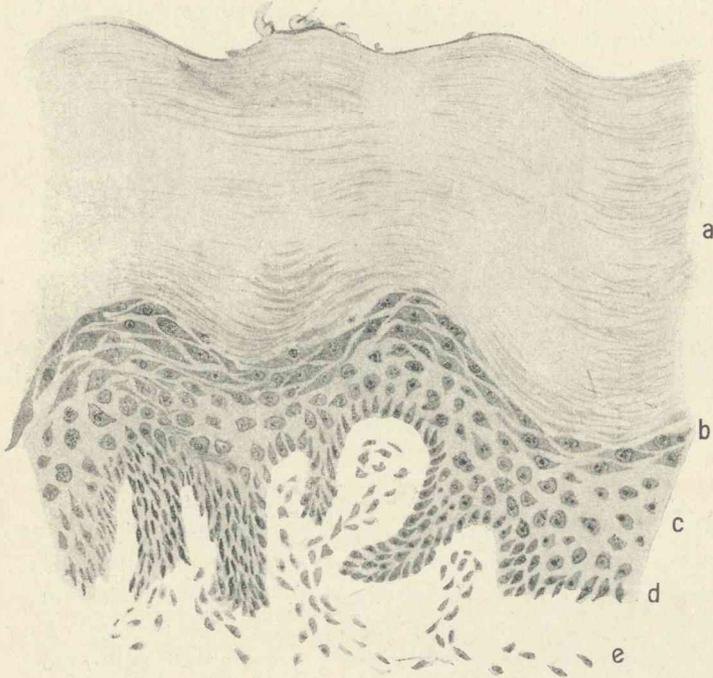


Fig. 21. Haut von der Fußsohle des Menschen im Querschnitt zeigt die Veränderung der Zellen beim Verhornungsprozeß. a Hornschicht (Stratum corneum). b Zellen in Verhornung begriffen und damit absterbend. c normale Zellen der Bildungszone (Stratum Malpighii). d Grenze gegen das e Bindegewebe der Lederhaut (corium). Vergr. 350. (Orig.).

des Epiderms durch den Einfluß der Luft begünstigt sein. Auch spielt sicher die mangelhafte Zuleitung von flüssigen Nährstoffen in die dicke Wirbeltierhaut eine das Absterben befördernde Rolle (Fig. 21).

Jedenfalls ist aber die Verhornung ein Differenzierungsvorgang der Epidermiszellen, wobei die Erzeugung des Keratins eine wesent-

liche Rolle spielt. Bei dessen Erzeugung schwindet das Protoplasma der Zellen immer mehr; diese werden zu platten Schüppchen, die sich immer dichter aneinanderlegen. Dabei werden die Kerne immer unscheinbarer und verschwinden schließlich ganz. Aus den lebenden Zellen, welche, immer neu nachwachsend, von der Malpighischen Schicht geliefert werden, entstehen tote Gebilde. Die Hornschüppchen werden an der Hautoberfläche abgestoßen, oder es werden die Hornschichten durch periodische Häutungen abgeworfen. So ist denn, solange die Tiere leben, eine starke Vermehrung der Zellen der Malpighischen Schicht im Gange. Immerfort erneuertes Leben wird einem gesetzmäßigen Tode zugeführt, Zellen werden zum Vorteil des ganzen Körpers geopfert.

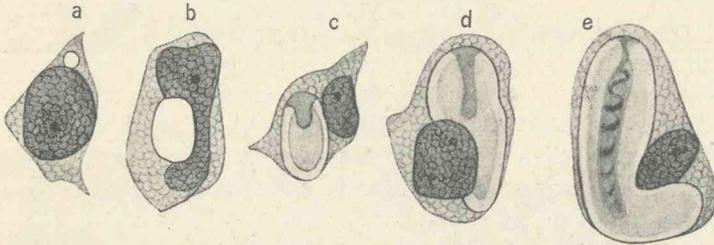


Fig. 22. Entwicklung von Nesselkapseln in Nesselzellen bei *Physophora hydrostatica* (n. Iwanzoff).

Hier ist es also wieder die Differenzierung der Zelle, welche den Partialtod bedingt, entsprechend dem Fall der roten Blutkörperchen. Wir können also einen Partialtod durch Differenzierung als dritte Form unterscheiden.

3a. Partialtod der Nesselzellen. In diesem Zusammenhange sei noch eine Form des Partialtodes von Zellen besprochen, welche den Körpern der Cölenteraten eigentümlich ist. Sie muß uns besonders interessieren, da es sich um niedere Tiere in den Cölenteraten handelt; allerdings wird ihre Organisationshöhe, wenigstens was die Differenzierung der Zellen anlangt, oft unterschätzt. Gerade in der extrem einseitigen Differenzierung ist bei deren Nesselzellen die Notwendigkeit des Todes begründet.

Die Nesselzellen, einkernige Zellen mit sonst nicht weiter gesonderten Protoplasmaazonen, erzeugen gewöhnlich in ihrem basalen Teil die sehr kompliziert gebauten Nesselkapseln. Das sind eigenartige Zellorganellen zu Verteidigung und Angriff, welche gerade für den Stamm der Cölenteraten charakteristisch sind. Wie

ihr eigenartiger, sehr komplizierter Bau mit dem langen, eingestülpten und aufgeknauelten Faden, den Stiletten, den Borsten, wie der Deckel und das Cnidocil entstehen, darüber gibt es viele Angaben, die aber den rätselhaften Vorgang bei weitem noch nicht genügend geklärt haben (Fig. 22).

Während bei den einfacher gebauten Polypen die Nesselzellen meist im Ektoderm an der Stelle ihrer Verwendung sich ausbilden, haben sich bei den Polypenkolonien und Siphonophoren besondere

Bildungsstätten der Nesselzellen entwickelt. In den Hydorrhizen der Polypenkolonien z. B. entstehen alle für die

Tentakel der Einzelpolypen bestimmten Nesselzellen. Ähnlich den Geschlechtszellen dieser Formen haben sie eine lange Wanderung durchzuführen, ehe sie an die Stätten kommen, an denen sie vor allem beim Fang der Beute ihre Verwendung finden. Dort erfolgt oft noch weitere Ausgestaltung der Differenzierung dieser einzigartigen Zellen.

Kommen die Zellen zur Ausübung ihrer Funktionen, stoßen sie also den Faden ihrer Nesselkapsel aus (Fig. 23), so ist damit ihr Leben beendet. Sie sterben, werden aus dem Epithel ausgestoßen und müssen durch neue Nesselzellen

ersetzt werden, welche aus den Bildungsstätten nachwandern. In den erwachsenen

Nesselzellen

sieht man alle Stadien regressiver Metamorphose, eingeleitet durch Karyolyse, also eine Kernveränderung, wie wir sie auch in den anderen Fällen des Partialtodes beobachteten.

So ist denn der Untergang der Nesselzellen nach vollzogener Funktion ein besonders typischer Fall des Partialtodes durch Differenzierung.



Fig. 23. Sehr differenzierte Nesselkapsel von *Athorybia rosacea*. Nesselfaden nur teilweise ausgestülpt. *d* Deckel der Nesselkapsel. *ka* Entladungskappe. *ed* Enddornen (nach K. C. Schneider).

Als solcher ist wohl auch der Tod der Nährzellen von Eiern zu betrachten, wie er bei Crustaceen und Insekten so oft beobachtet wird (Fig. 26).

4. Als vierte Gruppe reihe ich jene oben geschilderten Zerfallserscheinungen an, welche sich an Drüsenzellen und am Makro-
nukleus der Infusorien beobachten lassen.

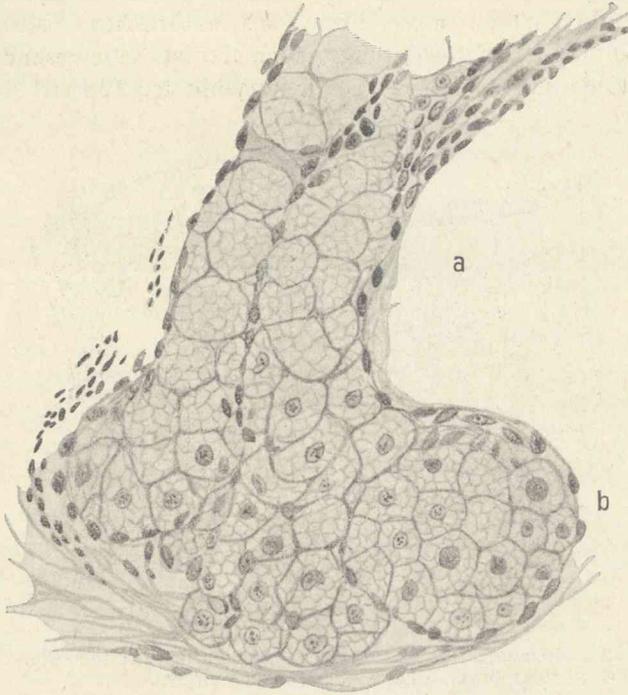


Fig. 24. Talgdrüse des Haarbalgs beim Menschen. Umwandlung der Zellen in das Sekret. b normale lebende Zellen. a absterbende Zellen. Vergr. 350. Orig.

Bei Drüsenzellen, so den Sekretionszellen der Talgdrüsen und den Becherzellen des Darms der Säugetiere, werden die Individuen bei starker Funktion aus dem Epithel, dem sie angehören, ausgestoßen, um jeweils durch Regeneration ersetzt zu werden. Der Tod der einzelnen Zelle ist offenbar durch die Umwandlung der Hauptmenge ihres Protoplasmas in das Sekret bedingt. Die Zelle erschöpft sich in ihrer Funktion (Fig. 24). Der Vorgang ist gesetzmäßig und periodisch. So könnten wir ihn denn als natürlichen Partialtod den verschiedenen natürlichen Todesformen an die Seite stellen, wie sie uns bei vielzelligen Tieren begegnet sind.

Es wäre aber gegen eine solche Auffassung einzuwenden, daß auch hier die Lage der Zellen im Organismus das Entscheidende für das Absterben sei. Die Beziehungen zu den benachbarten Geweben könnte es diesen Drüsenzellen, besonders wenn sie sich von ihrer Basis loslösen, unmöglich machen, sich normal weiter zu ernähren. Vielleicht spielt auch die Zusammensetzung des Sekrets dabei eine Rolle.

Immerhin ähnelt diese Form des natürlichen Zelltodes dem Partialtod durch Differenzierung. Auch hier ist es die besondere Funktion der Zelle im Ganzen, welche gesetzmäßig den Tod mit sich bringt.

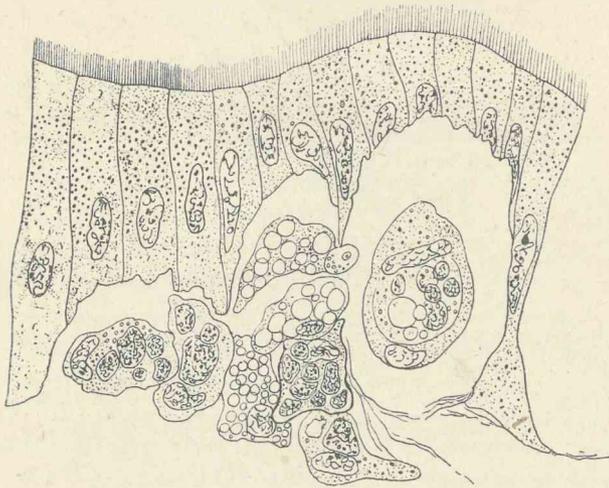


Fig. 25. Kiemenepithel der Muschel *Anodonta*. Epithelzellen angegriffen und zum Teil vertilgt durch Phagozyten (n. de Bruyne).

In der Erscheinungsform wie im Ergebnis gleicht dieser Form des Partialtodes am meisten, was periodisch am Makronukleus der Infusorien vor sich geht. Auch hier ein Bestandteil des Körpers, welcher bei einer bestimmten Funktion geopfert wird. Allerdings beim Infusor nicht eine Zelle oder eine Gruppe von Zellen, sondern ein Organell des einzelligen Körpers, welches periodisch wiederhergestellt wird.

So wenig wie in den Fällen des Partialtodes bei vielzelligen Organismen, können wir hier sagen, wann der zugrunde gehende Teil noch dem lebenden Bestandteil des Körpers angehört, wann er tot ist. Hier wird uns am klarsten, wie unsicher die Grenze zwischen Leben und Tod ist.

Ist es nicht in diesem, wie in anderen Fällen des Partialtodes (Fig. 25 u. 26), als sei ein Teil des Körpers diesem fremd geworden, werde wie ein Fremdkörper behandelt, verdaut und aufgenommen?

Nichts kommt hier vor, was als Stillstand der Stoffwechselprozesse im Gesamtindividuum an den Tod erinnert. Im Gegenteil, ein Teil des Körpers wird in den allgemeinen Stoffwechsel einbezogen, ähnlich wie wir das bei *Actinosphaerium*, den Gregarinen, den Metazoeneiern und anderen Beispielen des Partialtodes innerhalb einer Zelle beobachteten. Es findet kein Stillstand des Stoffwechsels statt, dessen Fortsetzung wird vielmehr durch den Vorgang gewährleistet.

Von einem Tode ist nichts zu beobachten, wenn das Individuum als Ganzes leben bleibt. Was wir bei der Zerstörung des Makronukleus feststellen, ist kein Tod, keine Leiche, sondern im Gegenteil ein wichtiger Teil des Lebensvorganges. Durch ein Teilopfer wird das Leben des Individuums erhalten.

Die Zerstörung des Makronukleus gleicht also eher einem künstlichen als einem natürlichen Tod, sie erfolgt unter dem Einfluß des lebenden Körpers des Individuums als Lebensvorgang.

Partialtod von Zellen ist bei Pflanzen und Tieren eine außerordentlich häufige und sehr wichtige Erscheinung. Wir konnten hier nur eine Reihe typischer Beispiele erörtern. Wir werden später noch auf seine Bedeutung zurückzukommen haben.

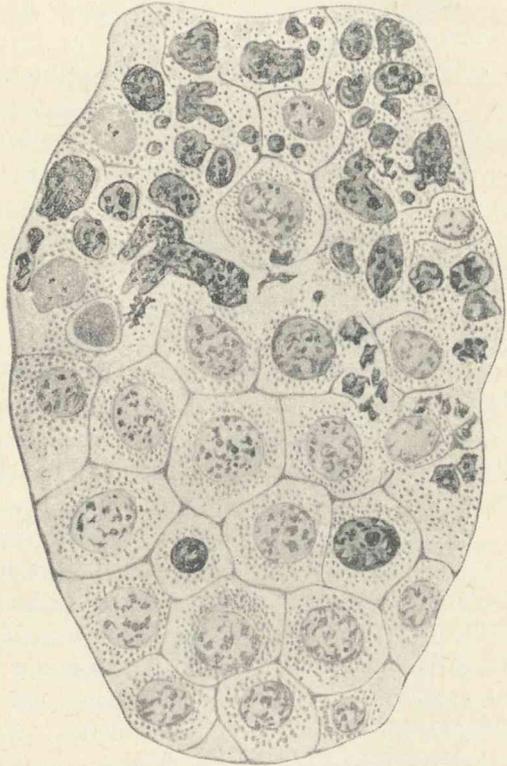


Fig. 26. Zerstörung (Absterben) der Nährzellen in einer Nährkammer von *Telephorus* (n. Bruyne).

6. Kapitel.

Der Tod infolge unharmonischer Organisation.

Der Tod einzelner Zellen wird oft durch abnorme Entwicklungsvorgänge bedingt. Bei Befruchtung mit artfremdem Sperma wird dieses ja in den meisten Fällen abgetötet. Da handelt es sich offenbar, wie wir es früher schon kennen lernten, um das Abtöten einer Zelle resp. eines Kernes durch eine andere Zelle.

Bei Polyspermie kommt es nicht selten zu baldigem Absterben des unnormal sich entwickelnden Keimes. Besonders interessant sind für das Problem die Resultate, welche Boveri bei genauer Analyse disperm befruchteter Eier von *Ascaris* erhielt. Während solche Eier zunächst eine Reihe von Teilungsschritten in einer vollkommen gesetzmäßigen Folge und Erscheinungsweise durchführten, gingen die Entwicklungsvorgänge stets nur bis zu relativ frühen, noch nicht sehr zellreichen Entwicklungsstadien. Nie kommen bei Boveris Untersuchungen die dispermen *Ascariskeime* über gewisse frühe embryonale Stadien, nach den Abbildungen wohl spätestens dem 64-Zellenstadium entsprechend; dann trat stets der Zerfall ein.

Boveri selbst schloß aus seinen Beobachtungen, daß die schädlichen Folgen der Dispermie bei *Ascaris* nicht wie bei Echiniden dadurch bewirkt werden, daß der Chromatinbestand, welcher den Zellen des Embryos infolge der mehrpoligen Mitose des doppelt befruchteten Eikerns zugeteilt wird, in der Regel unrichtig kombiniert ist, sondern daß es in der Regel die unrichtigen plasmatischen Qualitäten des sich entwickelnden Zellkomplexes sind, welche verderblich wirken.

Es handelt sich wohl in solchen Fällen um eine Form des Stoffwechselfodes. Noch klarer tritt ein solcher wohl hervor in den Fällen, in denen die normale Ernährung nicht einsetzen kann, weil der Keim die zu solchen notwendigen Organe nicht entwickelt.

So kommt es also in solchen Fällen zum Tode von Zellen, die infolge von falschen, unnormalen Kombinationen ihrer Bestandteile lebensunfähig sind. Das mag auch sonst in krankhaften oder sonstwie unnormalen Geweben vorkommen, vor allen Dingen bei den später noch zu erwähnenden bösartigen Geschwülsten, bei denen ja bekanntlich auch die Kernteilungen unnormal verlaufen können.

Das, was hier in Zellen früher Furchungsstadien zu beobachten und bei sorgfältigem Studium in seinen Zusammenhängen sicher nachzuweisen ist, das kommt auch bei Organismen vor, welche zu einer annähernd oder vollkommen abgeschlossenen Entwicklung gelangen, obwohl sie infolge ihrer unharmonischen Organisation zu einem längeren Leben unfähig sind.

Ganz eigenartige Todesursachen wurden neuerdings von verschiedenen Forschern bei Vererbungsexperimenten entdeckt; diese versprechen uns einen tieferen Einblick in das Todesproblem, vor allem wohl in die Zusammenhänge des Alterstodes.

Vor allem de Vries und Morgan stießen bei ihren Kreuzungsversuchen auf Formen und Rassen bei Pflanzen und Tieren, welche durch ererbte Eigenschaften lebensunfähig waren. So fand de Vries bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen, daß aus einem Teil der Samen, wenn sie keimten, statt des grünen sich weiße oder gelbe Samensappen (Keimblätter) entwickelten, welche aus Mangel an Chlorophyll in kurzer Zeit ohne weitere Entwicklung zugrunde gehen. Sie bilden keine Stengel und Blätter, nach Aufzehrung der im Samen mitgegebenen Nahrungsvorräte sterben sie eines Stoffwechselfodes, wie wir ihn bei Spermatozoen, entwicklungslosen Eizellen und mancherlei vielzelligen Pflanzen und Tieren beschrieben haben.

De Vries fand solche lebensunfähigen Keime bei einer großen Anzahl von Pflanzen in relativ hohen Prozentzahlen unter den typischen Samen, so bei *Linaria vulgaris* und *Papaver Rhoeas*. Er führt die Entstehung dieser raschsterbenden Formen auf Mutation zurück. Daß solche Formen überhaupt vorkommen können, ohne die Existenz der Arten zu gefährden, erklärt er damit, daß die gefährliche Eigenschaft, nicht ergrünen zu können, nur von der Hälfte der Keimzellen übertragen wird.

Ebenso merkwürdig sind die „letaln Faktoren“, welche Morgan und seine Schüler bei einer großen Anzahl von Mutanten in ihren Kulturen der kleinen Fliegen aus der Gattung *Drosophila* gefunden haben. Sie vererben sich entsprechend den Mendelschen Regeln und wirken als typische Faktoren bei der Vererbung. Sie verursachen, wenn sie zur Wirkung gelangen, frühen Tod, Unfähigkeit zur Fortpflanzung und ähnliche für die Art verderbliche Eigenschaften. Daß sie das Aussterben der mit ihnen behafteten Formen nicht unbedingt zur Folge haben, beruht auf ihrer Bindung an Vererbungseinheiten, welche auf die Gameten verteilt werden und daher in verschiedenen Kombinationen konjugieren können. So

kommt es bei der Kultur solcher Rassen zur Züchtung von lebensfähigen Formen, welche aber bei reiner Zucht in den Nachkommen ein Viertel frühsterbender, ein Viertel lebensfähiger und zwei weitere lebensfähige Viertel liefern, die in ihren Nachkommen wieder in der gleichen Weise spalten.

De Vries deutet wohl mit Recht das Vorkommen dieser letalen Faktoren als etwas nicht allmählich Entstandenes oder Herangezüchtets, sondern als plötzlich auftretende Mutationen. Er beweist dies an seinen Beobachtungen an den *Oenothera*-Arten, welche taube Samen in bestimmten Prozentzahlen liefern und diese Eigenschaft nach den Mendelschen Regeln vererben.

Diese außerordentlich interessanten neuen Entdeckungen über Todesursachen müssen einmal genauer erforscht werden. Soweit wir sie bisher überblicken können, werfen sie Licht auf die Entstehung von Eigenschaften der Organismen. Der Tod aber, den sie verursachen, verläuft offenbar in Formen, die nicht von denen abweichen, die wir bisher studiert haben. Es wird sich meist um Stoffwechseltod handeln. In manchen Fällen ist es Fortpflanzungsunmöglichkeit auf struktureller oder sonstiger Basis, welches ein Aussterben der Rasse herbeiführt. Die direkten Todesursachen der betroffenen Individuen werden aber, soweit es sich bisher übersehen läßt, meist in den Todesformen zu suchen sein, welche wir bei vielzelligen Tieren kennen gelernt haben.

Solche Organismen mit unharmonischer Organisation sind schon viel und seit langer Zeit beobachtet worden. Der Instinkt des beobachtenden Menschen hatte schon früh die unharmonische Organisation solcher Wesen geahnt und sie als Mißgeburten oder *Monstra* bezeichnet. Jedes Lehrbuch der pathologischen Anatomie schildert eine Menge von solchen, die naturgemäß hauptsächlich beim Menschen und den Haustieren ebenso beobachtet wurden, wie der Tod selber. War doch bei allen solchen Mißgeburten die Abkürzung des Lebens vorauszusehen und mußte doch der Grad des Abweichens vom harmonischen Bau über Lebensfähigkeit und Lebensdauer entscheiden. Es war ja klar, daß Mißgeburten ohne Darm nicht leben konnten, nachdem sie das Blut der Mutter nicht mehr ernährte, daß solche ohne Gehirn nicht normale Funktionen durchführen konnten usw.

Solche von vornherein auf den Tod zusteuernde Organisationen müssen in diesem Zusammenhang erwähnt werden, obwohl sie wegen ihres scheinbar zufälligen Auftretens und der meist fehlenden Mög-

lichkeit, ihre Entstehung zu verfolgen, immer noch in der Wissenschaft die Rolle von Kuriosa spielen. Dadurch, daß bei Züchtungsexperimenten immer wieder solche Monstra beobachtet wurden, hat sich ihre Bedeutung für die biologische Forschung sehr gesteigert. Hier im Zusammenhang mit dem Todesproblem können wir sie kurz behandeln, da, soweit die Todesursachen erkennbar sind, sie übereinstimmen mit den in diesem Kapitel erörterten Beispielen des Todes infolge von unharmonischer Organisation und wohl in den meisten Fällen einen Stoffwechseltod bedingen.

7. Kapitel.

Potentielle Unsterblichkeit von Gewebezellen.

Die Fälle des Partialtodes, welche wir im vorletzten Kapitel analysierten, zeigten uns natürlichen Tod bei Zellen des Körpers vor allem höherer Pflanzen und Tiere. Natürlicher Tod der Zelle kommt also vor. Nur die einzeln lebende Zelle, der dauernd einzellige Organismus darf als Ganzes nicht sterben, ohne die Existenz seiner Art zu gefährden. So wird bei den kompliziert gebauten Protozoen der Tod, welcher durch ähnliche Kombinationen droht, wie sie bei den vielzelligen unvermeidlich sind, durch ganz eigenartige Vorgänge noch gerade umgangen. Die dem Partialtod verfallenden einseitig differenzierten lebenden Teile werden auf Grund besonderer Einrichtungen regeneriert.

Wir können also als wesentliches Resultat unserer Untersuchung den Unterschied zwischen Einzelligen und Vielzelligen festhalten, den Weismann zuerst annahm und der seither so viel umstritten wurde.

Aber es ist die weitere Frage aufzuwerfen, ob denn tatsächlich ein so weitgehender Gegensatz zwischen Keimzellen und Soma besteht, wie er bisher nach den Annahmen Weismanns vielfach behauptet wurde, und ob nicht die somatischen Zellen Unterschiede zeigen, indem sie nicht alle sterblich sind.

Sind denn alle Zellen eines vielzelligen Körpers in gleicher Weise einem gesetzmäßigen Tod unterworfen oder gibt es da Unterschiede? Und wenn eins oder das andere zutrifft, gibt es da kein Mittel, einen scheinbar unvermeidlichen Tod abzuwenden, das Leben zu verlängern, die Fortpflanzung der Zellen zu sichern?

1. Teilung und Knospung der Vielzelligen.

Zunächst wollen wir nach Beispielen unter den Vielzelligen uns umsehen, welche an die Unsterblichkeit der Einzelligen anknüpfen. Auch bei den vielzelligen Tieren und Pflanzen kommt ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung und Knospung vor. Die Cölenteraten bieten eine unendliche Fülle von Beispielen für diese Fortpflanzungsweise dar. Auch bei ihnen teilt sich der Körper und ein Teil von ihm geht in den Körper seiner Nachkommen direkt über. Das kann auch bei diesen Tieren sich in scheinbar endloser Folge wiederholen. Auch hier könnte eine potentielle Unsterblichkeit vorliegen, welche bei manchen niederen Formen sich vielleicht auf alle somatischen Zellen erstreckte. Man erinnere sich an Darwins Theorie der Entstehung der Korallenriffe und speziell der Atolle. Er nahm an, daß letztere sich nur auf in Senkung begriffenem Meeresboden aufbauten. Trotz des weichenden Untergrundes hielten sie sich stets an der für sie lebenspendenden Meeresoberfläche, indem sie nachwachsend mit ihren lebenden Polypen in der Brandungszone blieben. Die in die Tiefe sinkenden Teile der Riffe mußten ja absterben, sobald sie mit der Tiefe von etwa 80 m ihren normalen Lebensraum verließen. Aber ihre Skelette bildeten die Stütze, welche es den noch lebenden Endverzweigungen ermöglichte, immer wieder der lichtdurchstrahlten Oberfläche des Tropenozeans zuzustreben. Hunderte und Tausende von Jahren muß dieser Kampf ums Licht an manchen Stellen der Erde angehalten haben. Wenn die Darwinsche Rifftheorie auch viel angefochten wurde, so haben doch z. B. die Bohrungen auf der Insel Funafuti bewiesen, daß deren Sockel auf viele hundert Meter in die Tiefe aus Korallenkalk besteht. Hier muß also durch lange Zeiträume der Aufbau aus der Tiefe fortgesetzt worden sein.

Allerdings wissen wir nicht mit Sicherheit, ob das Wachstum des Riffes durch die ungeschlechtliche Vermehrung der Polypen bewirkt wurde, ob nicht vielleicht die Ansiedlung von Larven auf den älteren Korallenkolonien hauptsächlich das Wachstum des Riffes fördert.

Denn hier haben wir es ja mit Tieren zu tun, welche Keimzellen erzeugen und neben der ungeschlechtlichen Fortpflanzung über solche durch befruchtete Eier verfügen. Wir sind nicht darüber im klaren, ob und wie diese Tiere sterben, ob sie einen natürlichen Tod haben, oder ob die an den unteren Teilen des Riffs absterbenden Individuen ungünstigen Einflüssen unterliegen.

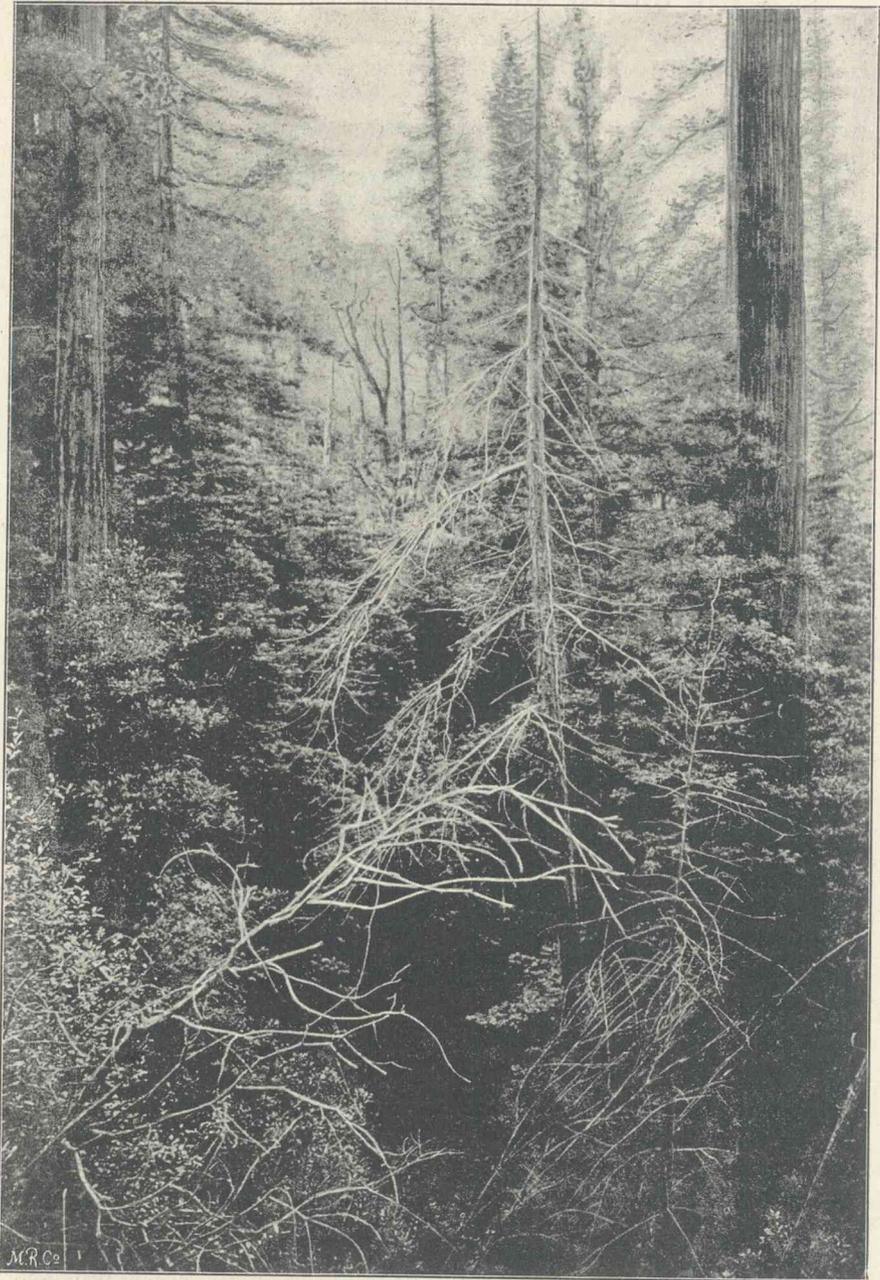


Fig. 27. Aus dem Sequoienwald Kaliforniens (aus Doflein, Von den Antillen zum fernen Westen).

So wissen wir auch von knospenden Polypen anderer Gruppen nicht, ob der bei ihnen beobachtete Tod ein natürlicher Tod ist. Der Tod, der bei manchen Medusen nach der Fortpflanzung beob-



Fig. 28. Alter Sequoienstamm. Kalifornien (aus Schünger).

achtet worden ist, ist wohl als Fortpflanzungstod zu betrachten, wie wir ihn früher besprochen haben (S. 26).

Für das Problem der Unsterblichkeit sind die stockbildenden

Polypen wohl ähnlich anzusehen, wie die baumartigen Pflanzen, welche oft als Baumindividuen eine außerordentlich lange Lebensdauer haben. Die Riesenfichten Kaliforniens (*Sequoia gigantea*) (Fig. 28 u. 29), der berühmte Drachenbaum (*Dracaena draco*) bei Orotava auf Teneriffa, die mexikanische Wasserzypresse bei Oaxaca (*Taxodium mexicanum*) sehen auf ein Alter von vielen hundert, ja zum Teil von tausend, oder gar tausenden von Jahren zurück. Das gleiche gilt von einer Reihe unserer Waldbäume wie Eichen, Buchen, Linden, Eiben usw. Bei ihnen ist das Baumindividuum eine multiple Einheit, eine Stockbildung, ähnlich den Polypenstöcken. Wie bei jenen baut sich der turmähnliche Bau des alten Organismus zum Teil auf toten Bestandteilen der früheren Sprosse auf. Neu knospende Sprosse bauen am Baume weiter und erhalten sein Leben. So sehen wir denn hier Verhältnisse vor uns, die mit dem, was wir bei den Protozoen kennen lernten, verglichen werden können (vgl. hierzu S. 33).

Jedenfalls handelt es sich um eine unendlich lange, wenn nicht unsterbliche Zellenkette von einheitlicher Abstammung, welche vom Samen aus gerechnet in fortlaufender Linie bis zu den Zellen führt, welche in den höchsten Zweigen und tiefsten Wurzeln noch nach 1000 Jahren sich teilen und vermehren. Hier haben wir jedenfalls Tatsachen vor uns, die eine wesentliche Stütze für die Annahme einer potentiellen Unsterblichkeit der lebenden Substanz darstellen. Ohne Einschaltung einer Befruchtung liegt da ein tausendjähriger Stammbaum einer Fortpflanzungsreihe von Zellen in einem vielzelligen Körper vor.

Aehnliche Folgerungen lassen sich aus den Beobachtungen an Stecklingen ziehen. Weiden, Pappeln werden seit Jahrhunderten aus Stecklingen gezüchtet und die Kartoffelkultur aus Knollen stellt ja einen ganz entsprechenden Fall dar.

Allerdings ist für solche Züchtungen Degeneration bei sehr langer Zucht beschrieben worden; so wird von einem Aussterben der Pyramidenpappeln berichtet, die ausschließlich im männlichen Geschlecht seit einigen hundert Jahren aus Stecklingen gezogen werden. Ebenso wie diese, sind auch Angaben über Degeneration des Weinstocks wohl kaum genügend durch sichere Tatsachen belegt, wie das neuerlich auch Korschelt betont (1917).

Immerhin könnten Verschiedenheiten vorkommen, wie wir ja unter den Tieren manche altern sehen, andere nicht. Jedenfalls sind die ältesten Bäume, die wir kennen, jene ungeheuren Sequoien

Kaliforniens mit ihrer Turmhöhe und den Stämmen, durch deren Holz Straßentunnels gebaut sind, keine altersschwachen Geschöpfe (Fig. 29). Die Schäden, die sie an sich tragen, sind durch Einwirkungen der Außenwelt verursacht, durch Blitzschlag, Sturm, Pilze, Tierfaß, sie zeigen aber keine Spur von inneren Alterserscheinungen. Den besten Beweis dafür liefert das frische, lebenstrotzende Aussehen eines solchen uralten Riesenwaldes, wie ich ihn selbst vor Jahren bewundern durfte (Fig. 27) vgl. auch (S. 34).

Bei den Bäumen, wie bei den Polyphen handelt es sich um Organismen, welche Geschlechtszellen bilden und die Fähigkeit zu geschlechtlicher Fortpflanzung haben. Trotzdem können bei ihnen solche unendlichen Generationenfolgen von Zellen leben, ohne daß geschlechtliche Vorgänge eingeschaltet wurden. Letztere sind nicht nötig, um das Leben zu erhalten, sondern haben andere Bedeutungen.

Das gilt auch für andere knospende vielzellige Organismen, wie z. B. den durch ungeschlechtliche Teilung sich fortpflanzenden Würmern, den Turbellarien, den Süßwasseroligochäten und gewissen marinen Anneliden. Zwar tritt bei manchen dieser Formen zwischen den ungeschlechtlichen Teilungen von Zeit zu Zeit mehr oder weniger regelmäßig geschlechtliche Fortpflanzung auf. Wir wissen aber nicht, ob eine solche notwendig ist, um das Leben zu erhalten und ob nicht ganz andere Ursachen sie bedingen.

Daß gerade bei Pflanzen und niederen Tieren eine durch viele Generationen sich erstreckende Zellfortpflanzung durch einfache Verteilung von Zellen vorkommt und damit das Leben des Individuums auf Nachkommen verteilt und erhalten wird, darf wohl auf eine fundamentale Übereinstimmung mit den Zellen der Protozoen zurückgeführt werden.

Nicht alle Zellen dieser Organismen haben sich so sehr differenziert, daß sie sich in der Vermehrungsfähigkeit bald erschöpfen. Auch bei diesen niederen Tieren kommen immerhin Erscheinungen des Partialtodes vor. Die Nesselzellen der Cölenteraten, welche bei der Produktion der Nesselkapseln vielfach zugrunde gehen, sind, wie wir früher sahen solche sterbliche Zellen bei niederen Tieren. Aber auch hier läßt sich der Partialtod als ein nicht lebensgefährdender, sondern im Gegenteil das Leben erhaltender Vorgang erkennen, indem er durch eine vorbereitete Regeneration der Zellen kompensiert wird, welche neues lebensfähiges Gewebe liefern.

Auch finden wir bei solchen Tieren in gewissen indifferenzierten Zellen das morphologische Substrat der somatischen Unsterblichkeit,

so z. B. bei Hydra in den „interstitiellen“ Zellen, aus denen Keimzellen, Knospenzellen und das Material für Regenerate geliefert werden.

Wir können bei diesen niederen vielzelligen Tieren wohl mit Sicherheit annehmen, daß noch die Mehrzahl ihrer Zellen typische Protozoeneigenschaften behalten hat. Daß solche omnipotente Zellen, begabt mit der Unsterblichkeit der Protozoen, in ihrem Körper vorkommen, beweisen z. B. die Gemmulae der Süßwasserspongien, welche aus somatischen Zellen gebildet, den ganzen Schwammkörper samt den Geschlechtszellen aus sich entstehen lassen. Aehnlich mögen die Statoblasten der Bryozoen organisiert sein.

Auch bei Knospungen und Teilungen vieler niederer Organismen haben wir keinen Grund anzunehmen, daß jedesmal alle Zellarten der Gewebe aus gleichgearteten Zellen hervorgehen, sondern wir müssen schließen, daß hier noch manche Zellen pluripotent sind. Bei vielen Hydroiden geht die Knospenbildung sicher von echten Ekto- und Entodermzellen aus, die nicht etwa als Zellreserven der Tätigkeit am Körper entzogen waren und sich undifferenziert erhalten hatten.

2. Differenzierung der Keim- und Körperzellen.

So zeigen uns denn die angeführten Tatsachen, daß bei Pflanzen und niederen Tieren lange Stammbäume von somatischen Zellen sich verfolgen lassen, welche auf eine potentielle Unsterblichkeit ähnlich derjenigen der Protozoenzellen zu schließen erlauben.

Bei den Pflanzen und niederen Tieren sahen wir die Differenzierung nicht allzu weit vorgeschritten und vor allem nicht auf alle Zellen des Körpers ausgedehnt. Und da wir gerade bei den höchststehenden Protozoen mit ihrem sehr differenzierten Körper Partialtod als Todesdrohung kennen lernten, bei den niedersten Metazoen etwas Aehnliches im Partialtod der Nesselzellen beschrieben, was liegt da näher, als in der Differenzierung der Zellen selbst eine wesentliche Todesursache zu erblicken und anzunehmen, daß die somatischen Zellen der höheren und höchsten Tiere gerade infolge ihrer hohen Differenzierung in ihrer Gesamtheit einem natürlichen Tod verfallen sind.

So wollen wir zunächst untersuchen, ob Differenzierung an sich als Todesursache angesehen werden kann. Gegen diese Annahme spricht zunächst die Beobachtung, daß die sicherlich potentiell unsterblichen Keimzellen selbst weitgehende Differenzierungen auf-

weisen können, ohne dadurch ihre Unsterblichkeit einzubüßen. Welche Besonderheiten der Organisation zeigen viele tierische Eier, ohne daß dadurch die Fortpflanzungsfähigkeit und damit die Unsterblichkeit unterdrückt wären!

Besonders interessante Probleme bietet uns die Kurzlebigkeit der männlichen Geschlechtszellen, der Spermatozoen. Diese Samenfäden mit ihrem ganz geringen Protoplasmakörper, ihren winzigen Reservematerialien sind in der Mehrzahl zu einem raschen Tod bestimmt, obwohl sie die Träger potentiell unsterblichen Keimplasmas sind. Sind sie einmal zum Befruchtungsvorgang in Bewegung gesetzt, so verbrauchen sie oft in Sekunden den kleinen Energievorrat, der ihnen mitgegeben war. Von vielen tausenden lebt jeweils nur das eine weiter, welches durch Eindringen in ein Ei zum Befruchtungsakte gelangte und damit eine neue Generationsfolge begann. Alle andern liegen tot umher, die typischen Zelleichen, die wir bei den Protisten vermißten. Sie starben einen Stoffwechsellod, wie wir ihn oben für vielzellige Tiere beschrieben, und so sehen wir gerade Geschlechtszellen als Beispiele eines natürlichen Todes in dem Sinn, wie wir ihn früher (S. 3 u. 26) definiert haben. Bei den Spermatozoen liegt eine ganz eigenartige Kombination von Todesbedingungen mit der potentiellen Unsterblichkeit vor. Als Keimzellen sind sie Träger der potentiellen Unsterblichkeit. Das Unsterbliche ist das Keimplasma in ihrem Kern. Um so sterblicher ist aber ihr Plasmakörper. Er ist so einseitig spezialisiert, daß er in den meisten Situationen einen Partialtod sterben muß. Das ist ein künstlicher aufgezwungener Tod, in welchen er das unsterbliche Keimplasma mit hineinreißt, wenn dieses nicht bei der Befruchtung neue Lebensbedingungen, eine neue Plasmaumgebung erhält.

Wenn wir so Geschlechtszellen von hochdifferenziertem Bau trotz ihrer potentiellen Unsterblichkeit an ihrer einseitigen Ausbildung sterben sehen, liegt da nicht der Schluß nahe, daß auch bei sehr spezialisierten somatischen Zellen der vielzelligen Körper diese Einseitigkeit nicht notwendig zum Verlust der potentiellen Unsterblichkeit zu führen braucht?

Da Geschlechtszellen sterben, wenn sie die notwendigen Entwicklungsbedingungen nicht finden, sollten dann nicht auch Somazellen oft nur deshalb sterben, weil ihnen gewisse Umstände verbieten, sich zu vermehren und so ihre potentielle Unsterblichkeit zu erweisen? Wir werden diese Zusammenhänge klarer beurteilen, wenn wir untersuchen, ob im vielzelligen Körper die Zellen sich in

der Fähigkeit weiterzuleben, also in der potentiellen Unsterblichkeit, erheblich voneinander unterscheiden, und welche Hemmungen die freie Fortpflanzung der einen verhindert.

Wir haben vorher schon festgestellt (S. 82), daß niedrigere Tiere durch die Fähigkeit, durch Knospung und Teilung sich zu vermehren, uns zeigen, daß ihre Körperzellen in ihrer Gesamtheit den Protozoen ähnlich potentiell unsterblich sind. Genaue Beobachtungen und Experimente lehren uns, daß bei den verschiedenen Tierarten große Unterschiede im Verhalten der Zellformen vorkommen, welche für das uns beschäftigende Problem der potentiellen Unsterblichkeit der lebenden Substanz von großer Wichtigkeit sind.

Ich habe früher (S. 6) schon hervorgehoben, daß Weismann im Anschluß an seine Vorstellungen über die Unsterblichkeit der Protozoen zur Ueberzeugung kam, daß bei den vielzelligen Organismen sich eine strenge Scheidung von Keimplasma und Soma vollzogen habe. Diese Scheidung sollte nicht nur die Sterblichkeit dieser Zellen angehen, sie sollten auch in der Grundlage ihres Aufbaues voneinander verschieden sein. Nur die Keimzellen sollten die gesamten Vererbungssubstanzen bewahren, die Zellen des Körpers sollten einen Teil von ihnen eingebüßt haben. Er bezeichnete als „Kontinuität des Keimplasmas“ die unveränderte Weitergabe der Erbmasse in den Geschlechtszellen, während in den Körperzellen sie Veränderungen erfahren habe, welche deren abweichendes, verschiedenartiges Aussehen und Funktionieren bedinge. Die Geschlechtszellen sollten nach seiner Annahme es allein sein, welche die sämtlichen Determinanten der Art, also alle ihre Eigenschaftsträger enthielten, während die Körperzellen nur einzelne dieser Determinanten behalten haben sollten.

In engen Zusammenhang mit dieser abweichenden Beschaffenheit der Somazellen brachte er auch deren Sterblichkeit. Die Erfahrungen haben tatsächlich gezeigt, daß Determination der Zellen und ihre Sterblichkeit wichtige Beziehungen haben müssen.

So haben wir denn jetzt festzustellen, ob tatsächlich auch bei höheren Tieren alle somatischen Zellen sterblich sind, ob die Unsterblichkeit nur an den Keimzellen haftet oder ob es Besonderheiten bei beiden Typen gibt, welche eine Brücke zwischen ihren Grundeigenschaften schlagen.

Die Weismannschen Annahmen haben sich als zu weitgehend erwiesen. Die im nächsten Abschnitt erörterten Tatsachen der Regeneration werden uns triftige Beweise bringen gegen Verallgemeinerung der Hypothese, daß die sämtlichen Somazellen einen uner-

setzlichen Verlust von Erbqualitäten aufweisen müssen. Von den Pflanzen kann man sogar sagen, daß fast ihre Gesamtheit eines solchen Gegensatzes entbehrt; denn bei vielen Pflanzen kann die Mehrzahl der somatischen Zellen die ganzen Pflanzen mit ihren Keimzellen aus sich hervorgehen lassen. Bei ihnen muß also die gesamte Erbmasse an alle Zellen weitergegeben werden und mit ihr die Unsterblichkeit, die uns hier hauptsächlich beschäftigt.

Bei manchen Tieren haben wir ähnliche Verhältnisse angetroffen (vgl. S. 82), wo sicher auch alle somatischen Zellen einer Art oder doch viele derselben die ganze Erbmasse enthalten müssen. So ist denn auf alle Fälle die Annahme Weismanns falsch, daß bei den vielzelligen Tieren alle somatischen Zellen sich grundsätzlich von den Keimzellen unterscheiden und nicht die ganzen Vererbungs-substanzen enthalten.

Weismann war der Meinung, daß schon bei Beginn der Furchung sich in manchen Fällen durch erbungleiche Teilung Soma und Keimzellen voneinander scheiden könnten. Mindestens in späteren Vermehrungsstadien der Eizelle komme es zu einer ungleichen Verteilung zwischen den Keimzellen, welche die ganze Erbmasse behielten, und den Somazellen, welche nur Bestandteile von ihr mitbekämen. Für diese seine Annahme lagen zunächst keine beweisenden Tatsachen vor. Schon die Feststellung der diploiden Normalzahl von Chromosomen in fast allen somatischen Zellen, in denen Mitosen beobachtet wurden, sprachen gegen das Vorkommen größerer Vorgänge, welche für Weismanns Annahmen hätten ins Feld geführt werden können.

Nur einmal wurden sehr interessante Vorkommnisse, und zwar durch Boveri beschrieben, welche einen schwerwiegenden Wahrscheinlichkeitsbeweis für Weismanns Annahme der Beschränkung des Anlagebestandes der Chromosomen brachten. Es war die Diminution der Chromosomen in den somatischen Zellen der Furchungsstadien von *Ascaris megalocephala*. Bei dieser Art scheidet sich schon im ersten Teilungsschritt eine Urgeschlechtsvorzelle von einer somatischen Zelle, welche letztere bei der Teilung in Tochterzellen einen Teil ihrer chromatischen Substanz einbüßt, der abgestoßen wird und zugrunde geht. Von der Urgeschlechtzelle werden noch eine Zeitlang somatische Zellen mit Diminution des Chromatins abgegeben, bis schließlich dieser Vorgang zum Abschluß kommt und die Keimzellen sich unter Erhaltung des gesamten Chromatinbestandes weiter vermehren (Fig. 29). So bleibt also nur

in den Keimzellen der sich entwickelnden Geschlechtsorgane der volle Chromatinbestand erhalten, während die Zellen, welche die übrigen Organe des Körpers aufbauen, verkleinerte Kerne mit verringertem Chromatinbesitz aufweisen, die sich auch dauernd nach einem veränderten Teilungstypus teilen.

Ganz übereinstimmende Vorgänge sind seither bei keiner anderen Tiergruppe gefunden worden. Es ist allerdings auch keine mit der Sorgfalt wie die *Ascariden* untersucht worden, und keine bot einen zur Untersuchung so günstigen Zellbau dar. Die einzigen Tiere, die bisher noch die gleichen Erscheinungen zeigten, sind *Ascaris lumbricoides* nach Meyer und Bonnevie, also eine Art der gleichen Gattung und einige ganz nahe verwandte Würmer.

So liegt denn nahe, in den Nematoden einen Sonderfall anzunehmen, eine Annahme, die durch Beobachtungen gestützt wird, daß die Entwicklung dieser Tiere auch in sonstiger Beziehung wesentlich von der anderer Tiere abweicht. Die Nematoden, und das ist speziell bei *Ascaris* untersucht, haben Zellen, deren Teilungsfähigkeit bald erlischt. Die Folge davon ist, daß ihre Organe aus einer bestimmten, geringen Zahl von Zellen aufgebaut werden, z. B. die Exkretionsorgane aus je einer, die Ganglien aus 168 Zellen usw. Auch gehören sie zu den wenigen niederen Tieren, bei denen die Regenerationskraft außerordentlich gering ist.

Man wird daher geneigt sein, Beziehungen zwischen der so auffälligen, fast groben Diminution der Nematoden und dem eigenartigen Verhalten ihrer somatischen Zellen beim Wachstum anzunehmen. Es wäre sehr wichtig, festzustellen, ob bei den Rotatorien,

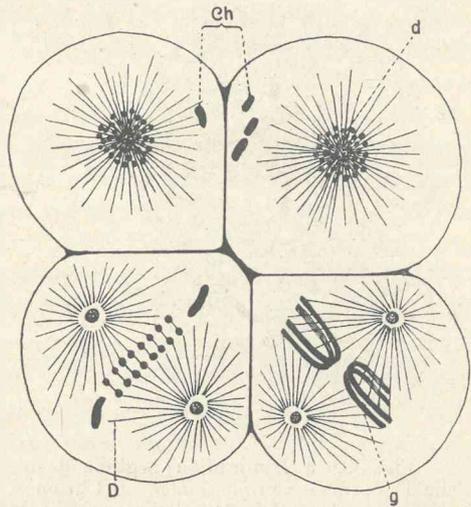


Fig. 29. Diminution des Chromatins im *Ascariskeim*. g normale Chromosomenspaltung in Vorstufe der Urgeschlechtszelle. D Diminutionsvorgang; Teilung der entstandenen kleinen Chromosomen. Seitlich die abgestoßenen Chromosomenenden. d die kleinen Chromosomen in somatischen Zellen. Ch abgestoßene, zugrundegehende Chromosomenenden (n. Boveri).

bei denen eine ähnliche normierte niedere Zellenzahl in den Organen nachgewiesen wurde, auch der Diminution entsprechende Veränderungen an den Kernen der Furchungszellen vorkommen.

Jedenfalls weisen die von Boveri genau untersuchten und beschriebenen Vorgänge der Diminution der Chromosomen bei *Ascaris* darauf hin, daß in somatischen Zellen ein gegenüber den Keimzellen veränderter Chromosomenbestand vorliegen kann, und es läge durchaus nahe, einen Zusammenhang zwischen solchen Veränderungen und

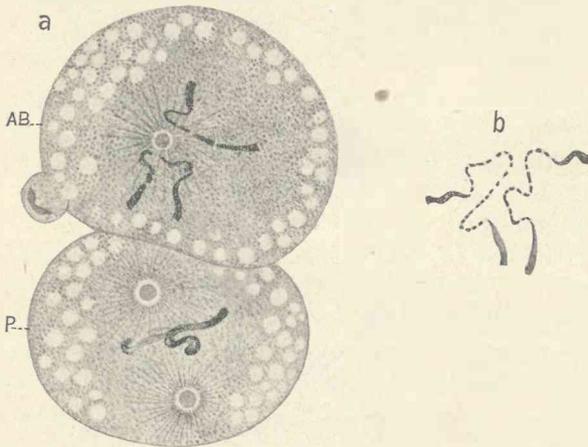


Fig. 30. a Diminution beginnend in Zelle AB. In Zelle P normale Chromosomen. b Chromosomen in Diminution begriffen. Die Mittelteile wandeln sich in eine Anzahl kleiner Chromosomen um, die Enden werden abgestoßen (n. Boveri).

der Differenzierung somatischer Zellen anzunehmen, was auch Boveri für möglich hielt.

Dabei müssen wir uns allerdings klar vor Augen halten, was Boveri vor allem selbst betont hat, daß die Diminution des Chromatins nichts mit dem zu tun hat, was in der Literatur vielfach als

„erbungleiche Teilung“ nach dem Vorbild von Weismann (s. o.) bezeichnet wird. Eine solche ist niemals beobachtet worden, und Boveri hat selbst ausdrücklich hervorgehoben, daß die Diminution etwas von einer solchen vollkommen Verschiedenes ist.

Bei der Diminution gehen aus der Teilung ebenso einander gleiche Kerne hervor, wie die diminuierenden Kerne dem Kern, dem sie entstammten, vollkommen gleich waren. Erst bei der Teilung eines Kerns, im Stadium der Aequatorialplatte, tritt die Diminution ein, indem die Enden der Chromosomen zugrunde gehen, während ihre Mittelstücke in eine Anzahl kleinerer Chromosomen zerfallen (Fig. 30). Und diese letzteren werden ganz gleichmäßig geteilt und verteilt, so daß die aus der Teilung hervorgegangenen Tochterzellen ganz gleichen Chromosomenbestand mitbekommen.

Nicht einmal die Fähigkeit, zu diminuieren, ist den betreffenden Kernen als besondere Determination mitgegeben, sondern, wie Boveri in seinen glänzenden Untersuchungen nachgewiesen hat, die Lage der Kerne im Plasma bestimmt, ob beim nächsten Teilungsschritt Diminution eintritt oder nicht. Also die Entscheidung über die Diminution ist nicht ein ungleiches Erbe, welches der Kern verschieden von seinem Partner mitbekommen hätte, sondern sie wird ihm von seiner Umgebung aufgezwungen.

Aehnliche Veränderungen könnten nun tatsächlich bei somatischen Zellen häufiger vorkommen, wenn sie auch bisher nicht beobachtet wurden. Wir müssen jedenfalls mit der Möglichkeit solcher Unterschiede zwischen den Zellen eines vielzelligen Körpers rechnen. Wir hätten Grund anzunehmen, daß sich andere Tiergruppen ähnlich verhielten, und daß in manchen Tierkörpern einzelne Zellen oder Zellgruppen den gleichen Einflüssen unterworfen seien. Das könnte man bei Organismen vermuten, welche wie die vorhin erwähnten Rotatorien, nach den Untersuchungen Martinis Organe besitzen, die aus bestimmt normierten Zellzahlen aufgebaut sind. Möglicherweise erleiden auch einzelne Zellen, welche als Riesenzellen in konstanter Zahl und Lagerung im Zentralnervensystem von Oligochäten, Hirudineen, Ascidien und Schnecken vorkommen, eine Veränderung ihres Keimplasmas, welche sie für ihr weiteres Leben teilungsunfähig machen. Auch von Ganglienzellen des Zentralnervensystems höherer Tiere ist bekannt, daß sie sich im erwachsenen Körper nicht mehr vermehren.

Nun hat man allerdings bei keinen anderen Tieren als den Ascariden, ja sogar nicht einmal bei allen anderen Nematoden ähnliche Vorgänge, wie die Diminution sie darstellt, beobachtet. Allerdings wurde nicht selten angegeben, daß in somatischen Zellen vor der Differenzierung Substanzen aus dem Kern austreten. Diese färbbaren Substanzen werden mit dem Chromatin des Kerns in Zusammenhang gebracht, und es scheint auch sicher, daß sie mit dem Aufbau von Zelldifferenzierungen etwas zu tun haben.

Diese Vorgänge können wir nicht direkt mit der Diminution in Zusammenhang bringen. Boveri, der die Diminution so genau untersucht und so kritisch beurteilt hat, wie kein anderer, ist selbst der Meinung, die abgestoßenen Chromosomenbestandteile bei der Diminution würden vom Protoplasma direkt verdaut. Eine Einwirkung auf die Differenzierung der somatischen Zellen von *Ascaris* hielt er für ausgeschlossen. Der Moment der Diminution, lange vor

allen Differenzierungserscheinungen an den somatischen Zellen sei durchaus ungeeignet für eine solche Funktion.

Auch ist nicht sichergestellt, ob jene gefärbten Massen bei der „Chromatinemission“ aus dem Kern in einem direkten Zusammenhang mit dessen Idiochromatin stehen. Die Färbbarkeit der Emissionssubstanzen beweist noch lange nicht deren Herkunft aus dem Kernchromatin.

So kennen wir bisher nur bei den Ascariden Kernveränderungen bei der Determinierung somatischer Zellen, und es ist vorläufig nichts mehr als eine Vermutung, wenn wir einen Zusammenhang der geringen Vermehrungsfähigkeit und Regenerationsfähigkeit der somatischen Kerne der Ascariden mit dem veränderten Chromatinbestand annehmen.

Allerdings hat Boveri die Ansicht ausgesprochen, es könnten die somatischen Zellen anderer Organismen durch andersartige Veränderungen der Chromosomen determiniert werden, die wir noch nicht beobachtet hätten oder die sich überhaupt der Beobachtung entzögen, und die durch andere Methoden als die der Morphologie festgestellt werden müßten.

Solange keine sichergestellten Beobachtungen vorliegen, müssen wir zunächst die Determinierung der somatischen Zellen durch Chromatindiminution, falls eine solche überhaupt vorliegt, bei den Ascariden als einen Spezialfall betrachten. Daß die Sterblichkeit und Verminderung der Teilungsfähigkeit der somatischen Zellen bei anderen Tieren anders bedingt sind, als durch Veränderung der Erbsubstanz, dafür gibt es manche Anhaltspunkte.

Bei den vielzelligen Tieren finden wir vielfach bei den Körperzellen vom Protoplasma gebildete Differenzierungen, wie die Fasern der Bindegewebszellen, Knorpel, Knochen, welche die lebenden Zellen schwer belasten und ihre Vermehrungsfähigkeit einschränken müssen. Osteoblasten vermehren sich nur so lange, als sie Knochensubstanz noch nicht ausgeschieden haben. Die Zellen, die solche Gewebe aufbauten, sind meist den von ihnen gelieferten Massen gegenüber kleine Protoplasmaegebilde mit kleinem Kern und sind sehr verschieden geworden gegenüber den kraftstrotzenden großkernigen Zellen des wachsenden Gewebes. Die ausgeschiedenen toten Substanzen hängen als Ballast an ihnen, der ihre Vermehrungsfähigkeit hemmt.

Viele Differenzierungen der Zellen sind mit Sicherheit als Bildungen anzusehen, welche nicht zum lebenden Bestand der Zelle ge-

hören, sondern von dieser ausgeschieden sind. Sie sind jedenfalls nicht lebend, und wir brauchen bei ihnen nicht die Gesetzmäßigkeiten des Lebens vorauszusetzen.

Es sind nun gerade diese Gewebe, welche bei den Wirbeltieren als Vertreter von Alterserscheinungen geschildert werden. Oben haben wir schon erwähnt, daß bei ihnen chemisch-physikalische Gesetzmäßigkeiten, welche die kolloidalen Substanzen beherrschen, die Abnützung bedingen mögen, welche bei ihnen nicht wie in den lebenden Zellbestandteilen immer wieder repariert wird.

Wie verhalten sich aber die zu ihnen gehörigen Zellkörper? Altern diese selbst, kann man an ihnen Abnützung erkennen? Darüber gibt es noch keine entscheidenden Beobachtungen. Zwar gibt es manche Autoren, welche der Meinung sind, daß differenzierte Gewebezellen nicht mehr teilungsfähig seien und somit im langlebigen Körper notwendigerweise sich abnützen und altern müßten.

Minot hat vor allem solche Annahmen vertreten und neuerdings ist Schaxel sehr energisch für sie eingetreten. Dieser Autor stellt die Entwicklung eines vielzelligen Tieres aus der Eizelle folgendermaßen dar: Die Eizelle wird durch die Furchung in eine bestimmte Anzahl von Zellen zerlegt, ohne daß dabei Wachstum der Einzelzellen vorkommt. Die zweite Phase der Entwicklung des Keimes ist die Bildung der Organanlagen. In ihr wachsen die Zellen, vermehren sich und führen Bewegungen aus, durch welche die einzelnen Organanlagen geformt werden.

In der dritten Periode der Entwicklung erst erfahren die Zellen dieser Organanlagen ihre histogenetische Differenzierung; so entstehen spezifische Dauerstrukturen. Mit der Differenzierung zu spezifischen Gewebezellen verlieren diese die Teilungsfähigkeit. Zu Umwandlungen und Annahme neuer Funktionen sind sie nicht mehr fähig.

Nun wissen wir aber, daß in den Organen vielzelliger Tiere mancherlei Regenerationen verletzter Gewebe vorkommen; dabei bilden sich neue Muskel-, Bindegewebe-, Knorpel- und Knochenzellen. Ueber deren Herkunft herrscht keine Einigkeit in der Wissenschaft. Schaxel ist der Ueberzeugung, daß sie stets aus Zellreserven entstehen, die in den Geweben aus der zweiten Entwicklungsphase undifferenziert zurückgeblieben sind. In einem Falle, bei der Aszidie *Clavelina lepadiformis*, hat Schaxel selbst solche Zellreserven in den verschiedenen Geweben nachweisen können und bei Regeneration die Bildung neuer Gewebe aus solchen Reservezellen beschrieben.

Die Regeneration bei *Clavelina* galt bisher als ein schwerwiegender Beleg für Omnipotenz von differenzierten Gewebezellen und war von Driesch als besonders wichtiger Beweis des Vorkommens harmonisch-äquipotentieller Systeme und der Wirksamkeit vitaler Kräfte, der Entelechie, in solchen angeführt worden.

Wenn auch die Angaben von Schaxel sich bestätigen, so liegt doch damit erst ein Fall vor, in welchem solche Reservezellen nachgewiesen sind. Wir sind damit nicht zur Annahme gezwungen, daß in allen Organismen solche Reserven omnipotenter Zellen vorkommen, und daß alle differenzierten Zellen zu neuer Vermehrung unfähig seien. Viele Beobachtungen weisen uns vielmehr darauf hin, daß die Natur der somatischen Zellen nicht so schematisch aufzufassen ist, und daß es unter ihnen mancherlei Typen gibt.

3. Regeneration und Differenzierung.

Vor allem belehren uns die vielfältigen Versuche, die über die Regenerationsfähigkeit von Pflanzen und Tieren angestellt worden sind, über solche Verschiedenheiten der somatischen Zellen. Es gibt Tiere, an deren ganzem vielzelligem Körper man die Teilungsfortpflanzung der Protisten experimentell nachahmen kann. Wir haben früher die niederen Tiere schon erwähnt, bei denen ungeschlechtliche Teilung und Knospung eine besondere Fortpflanzungsweise darstellt (S. 82). Bei diesen selben Tieren können wir auch im Experiment durch Zerschneiden den natürlichen Teilungsvorgang nachahmen und so künstlich ganze Generationen neuer Individuen erzeugen.

Die Voraussetzung für das Gelingen solcher Experimente ist eine große Aehnlichkeit der Zellen solcher Tierkörper mit den Zellleibern der Protisten und den Geschlechtszellen der Vielzelligen. Soll ein solcher Regenerationsversuch vollkommen gelingen, so müssen die abgetrennten Zellen eines solchen regenerierenden Stücks mit den Keimzellen nicht nur die Erbqualitäten, sondern auch die potentielle Unsterblichkeit gemeinsam haben. Sie können ja unter Umständen nicht nur Körperzellen, sondern auch Keimzellen mit all ihren wesentlichen Eigenschaften aus sich hervorgehen lassen.

So sind unter den Pflanzen viele Formen ein Beispiel dafür, daß aus Zellen, die schon eine besondere somatische Funktion hatten, noch Keimzellen werden können. Das ist z. B. der Fall, wenn bei *Bryonia* aus kleinen Gewebestücken noch Fortpflanzungsorgane mit entwicklungsfähigen Keimzellen sich bilden. Auch wenn aus

geschlechtszellenlosen Stücken von Turbellarien, der oligochäten Würmer *Lumbriculus* und *Ctenodrilus* sich Tiere mit normalen Geschlechtsorganen bilden, die zur Fortpflanzung tauglich sind, müssen wir schließen, daß in diesen Körperstückchen noch omnipotente Zellen erhalten waren.

Solche Formen mit hoher Regenerationsfähigkeit sind meist niedere Tiere und Pflanzen. Bei ihnen sind ja auch die Voraussetzungen für diese Fähigkeit in der geringeren Verschiedenheit der Körperzellen voneinander gegeben. Ihr Körper ist noch aus einem recht gleichartigen Material aufgebaut und vor allem finden sich in ihm neben hochdifferenzierten Zellen eine Fülle von solchen, welche wenig differenziert sind. Es handelt sich hauptsächlich um Cölenteraten und niedere Würmer, bei denen so weitgehende Ersatzfähigkeit vorkommt. Je höher wir in den Organismenreihen aufwärts steigen, um so geringer ist die Regenerationsfähigkeit, ganz gering bei den landbewohnenden Wirbeltieren, vor allem den Vögeln und Säugetieren. Und ebenso finden wir in der Reihe der Gliedertiere bei den höheren Formen eine abnehmende Fähigkeit zum normalen Ersatz verlorener Teile des Körpers. Bei solchen Tieren ist die Abhängigkeit der Einzelteile des Körpers voneinander so groß geworden, daß abgeschnittene Teile sterben müssen, ohne imstande zu sein, ein neues Lebewesen aus sich entstehen zu lassen.

Die höhere Differenzierung im Bau eines Tieres erfolgt im Verlauf seiner individuellen Entwicklung. Sie besteht zum großen Teil in zunehmender Verschiedenheit in Bau und Leistung der Zellen. Mit dieser Differenzierung verlieren die Zellen immer mehr von ihren allgemeinen Eigenschaften. Damit ist aber nicht gesagt, daß sie notwendig die Fähigkeit verlieren, sich noch umzuwandeln. Wenn die Erbsubstanz in ihren Kernen ungemindert und ungeändert ist, müssen sie potentiell die Fähigkeit haben, durch Fortpflanzung aus sich noch Verschiedenartiges entstehen zu lassen.

Aus den ersten Teilungsstadien eines sich furchenden Eies mancher niederer Tiere, aus den Blastomeren von Medusen, Seeigeln, Seesternen, von Tieren, die so hoch entwickelt sind wie Amphioxus, ja wie Amphibien, kann man statt des normal entstehenden einen mehrere Nachkommen züchten, die sogar zur Fortpflanzungsfähigkeit gelangen können. Aus zwei Furchungszellen des Zweierstadiums kann man bei solchen Tieren zwei, aus vier Furchungszellen des Viererstadiums vier vollständige Organismen erziehen, die ihren Eltern vollkommen gleich werden und selbst wieder Keim-

zellen entwickeln. In diesem Stadium des Embryos hat also noch jede der Zellen ihre potentielle Unsterblichkeit im vollsten Sinne des Wortes bewahrt.

Bei anderen Formen ist mit der höheren Differenzierung der Eizelle die Verschiedenheit der Furchungszellen und damit deren Abhängigkeit voneinander schon in frühen Stadien so gewachsen, daß schon bei der Trennung der Zellen voneinander ihr Leben gefährdet ist. Hier sind es sicherlich zum Teil innere, zum Teil äußere Einflüsse, welche das Weiterleben der voneinander getrennten Zellen unmöglich machen. Daß sie bei Loslösung voneinander sterben, beweist nicht, daß ihnen die potentielle Unsterblichkeit verloren gegangen ist. Ebensowenig ist gesichert, daß solche Furchungszellen abgeänderte Erbmassen enthalten müssen.

Es ist ja nicht ausgeschlossen, daß bei vollerhaltener Erbmasse gemeinsam mit der Umgebung die Struktur des Protoplasmas das Entscheidende für die Differenzierung der Zellen ist. Sollte es nicht selbst bei so determinierten Eiern, wie bei denen der Ctenophoren, durch Abtrennung der deuteroplasmatischen Bestandteile möglich sein, daß Plasma und Kern sich selbst überlassen, wieder omnipotent würden? Jedenfalls ist nicht nachgewiesen, daß ein solches Zellstück sich nicht wieder vermehren könnte.

Wir dürfen wohl annehmen, daß Körperzellen durch ihre Lage im Gewebe, durch ihre Beziehungen zum Gesamtorganismus verhindert sind, sich zu vermehren, obwohl sie noch die ganze Erbmasse besitzen und bei Lösung der Hemmungen imstande sind, sich von neuem fortzupflanzen. Wir sehen ja auch bei der Embryonalentwicklung Zellen, die sich längere Zeit hindurch rasch vermehrt haben, plötzlich eine Pause machen, in der Teilung einhalten, bis veränderte Verhältnisse in der Umgebung eine neue Reihe von Teilungen möglich machen.

Löst man Zellen im Experiment aus ihrer Umgebung und bringt sie unter andere Bedingungen, so können bei ihnen die Hemmungen wegfallen, die vorher ihre Vermehrungstendenz behinderten.

So konnte Haberlandt zeigen, daß alle möglichen Zellformen von Pflanzen, die im engen Verbande des Gewebes nicht mehr wachsen, sondern das, was sie an Nährstoffen erarbeitet haben, an den Gesamtkörper weitergeben, aus ihrer Umgebung losgelöst und in Nährlösung gebracht, wieder energisch zu wachsen beginnen. Ja Haberlandt konnte sogar feststellen, daß die Zellen der Staubfädenhaare von *Tradescantia* abgelöst von der Blume in Nährlösung nicht nur

wuchsen, sondern daß ihr Leben, welches sonst in kürzester Zeit erloschen wäre, sich bis zu 26 Tagen erhalten ließ.

Aehnliche Erfahrungen für tierische Zellen werden wir später bei der Erörterung der Gewebekulturen zu besprechen haben.

Wie die Hemmungen durch die Einfügung in den vielzelligen Körper ein Hindernis für die Betätigung einer latenten Fortpflanzungsfähigkeit bei Körperzellen sein mögen, so mag ein solches in noch viel höherem Grade durch die Differenzierungen der Zellkörper selbst dargestellt werden. Vor allem, wenn wir an die oben (S. 67) geschilderten nicht mehr zur „lebenden Substanz“ gehörigen Bestandteile der Zellen denken, besonders die interzellulären Bestandteile vielzelliger Körper, so muß uns klar werden, daß diese für die Teilung der Zellen ein bedeutendes Hemmnis sein müssen.

Wie sonst bei den Regenerationsvorgängen die einzelnen Zellen sich verhalten, darüber sind unsere Kenntnisse noch sehr gering. Speziell die Frage, ob hochdifferenzierte Zellen sich so umwandeln können, daß sie sich noch vermehren und aus sich Zellen von verschiedenem Bau hervorgehen lassen können, ist unentschieden.

Offenbar ist das Problem nicht so eindeutig zu lösen, wie manche Autoren glauben. Sicher hat der Grad der Differenzierung der Zellen für ihre Fortpflanzungsfähigkeit eine große Bedeutung. Wir kennen Zellen, bei denen Einschmelzung von Differenzierungen bei der Teilung stets auftreten. Solches ist bei den höchstdifferenzierten Körpern der Infusorien unter den Protozoen beobachtet worden. Verfestigte Bestandteile des Protoplasmas spielen bei diesen Tieren als formgebende Elemente eine große Rolle. Einschmelzung bzw. Verflüssigung solcher Teile ist eine notwendige Begleiterscheinung der Teilung. Nach der Teilung werden sie aus dem flüssigen Protoplasma wieder aufgebaut. Noch weitergehende Umwandlungen sind bei der Encystierung solcher Infusorien zu beobachten. Einschmelzung und Wiederaufbau von Differenzierungen spielen bei ihnen eine große Rolle.

Bei Protozoen sind aber oft solche Bildungen, wie z. B. Membranen und Schalen, so weit umgewandelt, daß sie nicht mehr zum lebenden Körper gehören. Dann ist Vermehrung nur möglich, wenn jene toten Bestandteile abgeworfen oder verlassen werden.

Aehnliche Verschiedenheiten könnten bei den somatischen Zellen vielzelliger Körper vorkommen. Gewisse Differenzierungsgrade brauchen die Teilungsfähigkeit der Zellen nicht auszuschließen.

Und ob sie dann die potentielle Unsterblichkeit besitzen, hängt vom Bestand ihrer Vererbungssubstanz ab.

Wir kennen in vielzelligen Körpern Zellen und Zellgruppen, welche trotz recht hoher Differenzierung noch zur Erzeugung ganzer Organismen fähig sind.

Es ist verständlich, daß dazu wenig differenzierte Zellen eher geeignet sind. So finden wir denn gerade bei Pflanzen und niederen Tieren jene weitgehende Regenerationsfähigkeit, die wir oben beschrieben. Aber selbst die als solche differenzierte Epithelzelle eines Begonienblattes hat noch die Fähigkeit, eine vollständige Pflanze aus sich zu entwickeln. Da diese noch vollkommene Geschlechtsorgane mit Keimzellen bildet, so muß sie noch die gleiche Unsterblichkeit in sich tragen, die den Protozoen und der Keimzelle eigentümlich ist.

Immerhin ist es sehr wohl möglich, daß manche somatischen Zellen durch die zu ihren Funktionen notwendigen Strukturen oder durch die Folgeerscheinungen der Funktionen an der Fortpflanzung verhindert werden. Besonders bei hoher Komplikation des Baues sind solche Möglichkeiten gegeben. So können solche Zellen sterblich sein, weil das Gewicht, das ihnen in Gestalt vor allem ihrer nicht zur lebenden Substanz gehörigen Differenzierungen anhaftet, normalerweise die Fortpflanzung und damit die Unsterblichkeit unmöglich macht, welche ihnen sonst durch den Vollbesitz der Erbmasse gesichert erschien. So müßten sie sterben, gefesselt von einer ähnlichen Bedingung, wie wir sie früher für die Spermatozoen der Tiere schilderten (S. 88).

Vor allem müssen wir hervorheben, daß wir ein Altern von Zellen nicht mit Sicherheit behaupten können. Jene Alterspigmentierung, welche wir als Merkmal von Zellen gealterter Körper beschrieben (S. 30), muß ja nicht notwendig ein Altersmerkmal der Zelle selbst sein. Es wäre ja denkbar, daß nur die Einfügung in den vielzelligen Körper die Ausscheidung und sonstige Stoffwechselforgänge der Zellen beeinträchtigt, so daß eher die Umgebung der Zelle als sie selbst es wäre, was jene Erscheinungen bedingte.

Manche Erfahrungen beweisen ja, wie sehr die Korrelation der Körperteile auf Ernährung und Fortpflanzung der Zellen der einzelnen Gewebe einwirkt. Gerade bei Regenerationen ist es ja die Lösung aus dem Verband der umgebenden Gewebe, welche die schlummernde Teilungsfähigkeit der Zellen aufweckt.

Immerhin wäre zu erwägen, ob nicht, wie die extracellulären

Strukturen auch die Substanzen der Zelle selber einem Verbrauch und einer Abnutzung unterliegen können. Bei sich vermehrenden Zellen wird ja ein solches „Altern“ der Bestandteile durch den ständigen Ersatz unmöglich gemacht. Altern steht ja in Widerspruch zu dem eigentlichen Wesen des Lebens.

Aber bei Zellen mit langer Lebensdauer und bei Verlust der Teilungsfähigkeit können vom typischen Lebensgeschehen abweichende Vorgänge eintreten.

Man hat da an Veränderungen gedacht, wie sie bei colloidalen Substanzen direkt als ein „Altern“ des unbelebten Materials bezeichnet werden, im Dichterwerden von Strukturen, Undurchlässigwerden von Membranen, Verbrauch und Nichtersatz von Enzymen u. dgl.

Hier liegen noch manche wichtigen Probleme vor, die gelöst werden müssen, ehe wir einen ganz vertieften Einblick in die Vorgänge des Alterns gewinnen können.

Die Sterblichkeit der somatischen Zellen könnte also auf ganz verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. Als solche haben wir bisher kennen gelernt:

1) Die Abänderung des Keimplasmas, welche die Zellen einseitig determiniert; diese verhindert, wenn nicht überhaupt die Vermehrungsfähigkeit, so doch die Erzeugung omnipotenter Keimzellen und damit die potentielle Unsterblichkeit.

Andererseits haben wir gesehen, daß Zellen trotz der Erhaltung des vollkommenen Keimplasmas sterblich werden können, und zwar:

2) Durch Differenzierungen, welche weitere Vermehrung unmöglich oder doch sehr unwahrscheinlich machen.

3) Durch Differenzierungen, welche nicht zum lebenden Körper gehören, und welche Alterserscheinungen erdulden, können an sich unsterbliche Zellen in den Untergang mitgerissen werden.

4) Könnten aber Altersveränderungen in den lebenden Zellkörpern selbst indirekt verschuldet sein durch das Altern der sie umgebenden extracellulären Strukturen. Die Alterserscheinungen, die wir früher (S. 30) in den Zellen gealterter Körper in der Gestalt der Alterspigmentierung vor allem in Herzmuskel und Gehirnzellen kennen lernten, könnten im vielzelligen Körper durch besondere für diesen charakteristischen Schwierigkeiten bedingt sein. Vor allem die Exkretion der Zellen mag in den dichten Geweben komplizierter Tierkörper oft nicht die nötige Vollkommenheit erreichen. Sie mag sehr behindert sein in altersveränderten Geweben, in denen die von den

Zellen ausgeschiedenen Substanzen, die Stützgewebe, die Gefäßwände infolge von Alterserscheinungen nicht mehr normal funktionieren.

Trotz aller dieser Teilungsverhinderungen der somatischen Zellen muß es auch im kompliziertesten vielzelligen Körper Zellen geben, welche ihre Unsterblichkeit bewahrt haben und durch geeignete Eingriffe aus ihrer Gebundenheit und Teilungsunfähigkeit erlöst und zu neuen Teilungen angeregt werden können.

4. Gewebekulturen und Unsterblichkeitsproblem.

Neue Untersuchungen beweisen uns die Richtigkeit dieser Annahme auf das einwandfreieste. Es ist gelungen, Gewebeteile höherer Tiere in künstlichen Kulturen zur Entwicklung zu bringen.

Was man da beobachtet, stimmt gut überein mit den Erfahrungen, die man früher schon über das Ueberleben von Geweben und Zellen nach dem Tode des Individuums gemacht hatte. Nach dem Tode eines Frosches können seine weißen Blutkörperchen noch tagelang im Präparat weiterleben. Die Muskeln eines herausgenommenen Schildkrötenherzens können noch wochenlang normal sich kontrahieren, wenn ihnen die geeignete Umgebung geboten wird. Und so ist für eine ganze Reihe von Zellarten normales Funktionieren für eine lange Zeitdauer nach dem Tode des Individuums, dessen Körper sie angehörten, nachgewiesen worden.

Die bedeutungsvollsten Resultate sind aber mit sogenannten „Gewebekulturen“ erzielt worden. Man kann lebende Gewebe von Menschen und Tieren aus deren Körper herausnehmen, in geeignete Medien einpflanzen und auf diese Weise nicht nur längere Zeit am Leben erhalten, sondern sogar zu Fortpflanzung und Wachstum bringen.

Solche Kulturen sind wochen- bis monatelang am Leben erhalten worden. Es gibt Angaben über Bindegewebe, das 11 Monate in der Kultur lebte (Ebeling), Hühnerembryonengewebe, das 16 Monate, und Herzmuskelstücke, die 15 Monate durchhielten (Carrel). Solches langes Weiterleben von Zellkomplexen war natürlich nur möglich unter entsprechenden Maßregeln, wie sie bei Protistenkulturen angewendet werden. Im gleichen Medium dauernd gehalten, sterben die Gewebe nach kurzer Zeit ab. Wir haben, wie bei Protistenkulturen, wohl alles Recht, dies Absterben auf zwei Ursachengruppen zurückzuführen. Die erste bewirkt ein Verhungern, ist bedingt durch Erschöpfung des Nährmediums an wesentlichen Stoffen, wie Eiweiß,

Zucker und Sauerstoff. Die zweite besteht in der Anhäufung von Exkretstoffen, wie Kohlensäure, Harnsäure usw. Durch Uebertragen in neues Medium, dazwischen Abwaschen oder längerem Ruhen in Salzlösungen gelingt es, die Schädigungen durch den Stoffwechsel zu beseitigen und das Leben durch hunderte solcher Umpflanzungen zu erhalten (sogenannte Passagen). Sie entsprechen den Umpflanzungen von Protistenkulturen in frisches Medium oder bei den Blutparasiten in neue Versuchstiere.

Trotz aller Kritiken dürfen wir wohl als festgestellt bezeichnen, daß Gewebe in solchen Kulturen wachsen (Fig. 31 u. 32). Es handelt sich dabei um ein echtes Wachsen durch assimilatorische Tätigkeit des Plasmas, um Größenzunahme und Teilung der Zellen. Solches konnte z. B. an mitotischen Kernteilungen, allerdings bisher meist nur im Anfang der Kulturen, mit Sicherheit nachgewiesen werden. Die Art der Vergrößerung der wachsenden Gewebe deutet aber auch in späteren Stadien auf Vermehrung von Zellen hin. Bei manchen Zelltypen, z. B. Nervenzellen, ist Wachstum von Fortsätzen direkt beobachtet worden (Carrel, Braus u. a.).

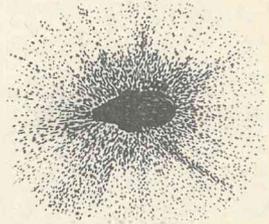


Fig. 31. Kolonie von Bindegewebszellen nach 87. Passage. Nach Photographie vom 17. I. 13 (n. Carrel).

Wir dürfen natürlich nicht voraussetzen, daß alle Zellformen die gleiche Fähigkeit zu Wachstum und Vermehrung in künstlichen Kulturen zeigen. Es sind denn auch große Verschiedenheiten beobachtet worden.

Wenn wir die noch wenig differenzierten Zellen von Cölenteraten und niederen Würmern, in kleine Gruppen zerteilt, in der geeigneten Umgebung sich entwickeln lassen, so werden ja aus ihnen ganze Organismen von normalem Bau und normalen Funktionen neu gebildet. Wir haben ja schon bei Besprechung der Regenerationsvorgänge (S. 96) von der vielseitigen Anlage der meisten ihrer Zellen gesprochen. Bei höheren Tierformen sind es vor allem die Zellen embryonaler Stadien, welche gut in Kulturen gedeihen. Das steht ebenso in Uebereinstimmung mit den Erfahrungen bei Regenerationserscheinungen.

Auch bei den höchsten Tierformen, Säugetieren und selbst dem Menschen gelang Gewebekultur. Doch zeigt sich gerade bei diesen Formen in der Lebensfähigkeit der einzelnen Typen von Gewebzellen ein großer Unterschied. Zellen der Haut, des Periostes, der

Milz und Bindegewebe lassen sich kultivieren. Dagegen ist bei Nerven und quergestreiften Muskelzellen eine Vermehrung in der Kultur noch nicht beobachtet.

In solchen Gewebekulturen lösen sich einzelne Zellen aus dem Gewebeverband los und beginnen ein selbständiges Leben, selbständige Vermehrung, Protozoen vergleichbar. Sie können amöboide

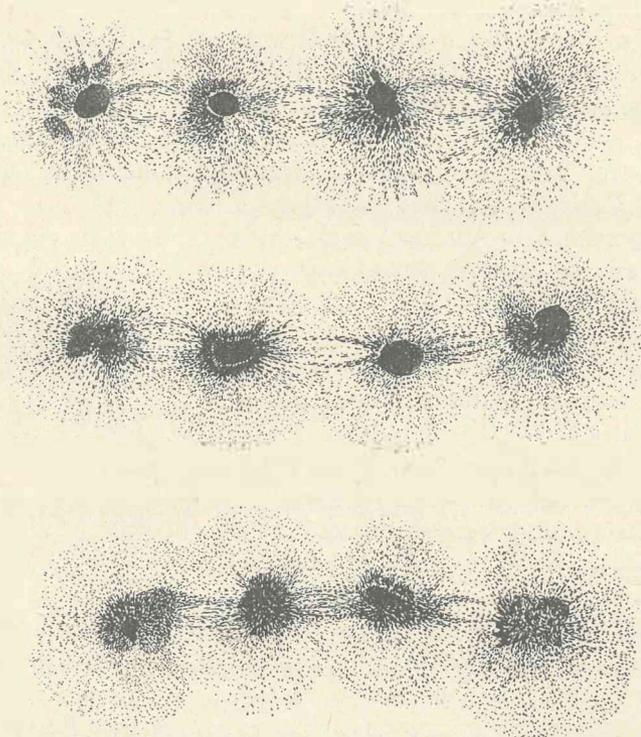


Fig. 32. Künstliche Gewebekultur. Gewebemenge, erzeugt durch Wachstum aus der Substanz der in Fig. 31 abgebildeten Kultur in 10 Tagen. Nach Photographie vom 27. I. 13 (n. Carrel).

Beweglichkeit annehmen, sich wie ein Protozoon teilen. Das sind Zellen wenig differenzierter Natur. Ja, manche Angaben weisen darauf hin, daß in hochdifferenzierten Geweben in der Kultur Zellen auftreten, welche einen weit primitiveren Typus, man möchte sagen, einen embryonalen Charakter haben. Manche Autoren nahmen an, daß sie unter den neuen Verhältnissen entdifferenziert würden, d. h. ihre besonderen Zellorgane einschmelzen und damit zu einem jugend-

lichen Zustände zurückkehrten. Es ist aber nicht gesichert, ob nicht in hochdifferenzierten Geweben regelmäßig oder gelegentlich Zellen von embryonalem Typus bei der Entwicklung zurückgeblieben sind, welche, wie bei der Regeneration, so auch in der Kultur zu neuer Lebens- und Vermehrungstätigkeit erweckt werden. Ich verweise auf die oben (S. 99) gegebene Darstellung des Entdifferenzierungsproblems.

Wie die Regenerationsversuche, so zeigt uns auch die Kultur von Gewebezellen, daß diese in verschiedenem Maße die Fähigkeit, sich zu teilen, und aus sich neue Zellen verschiedenen Baues und verschiedener Funktion hervorgehen zu lassen, bewahrt haben.

Um diese Verhältnisse vollkommen zu klären, ist es nötig, den Ablauf der Vorgänge in Gewebekulturen in Zukunft noch viel genauer zu verfolgen.

Die Teilungsfähigkeit der Gewebezellen höherer Organismen ist durch die Umgebungsbedingungen, die Lage im Gewebe, die Beziehungen zu benachbarten Zellen beeinflußt. Wir schließen das aus den Zellschicksalen bei der Embryonalentwicklung und den früher dargestellten Zusammenhängen (S. 101).

Die Gewebekulturen zeigen uns große Verschiedenheiten in der Vermehrungsfähigkeit der Zellen höherer Organismen; diese Verschiedenheiten sind größer bei höherer Organisation, bei erwachsenen und gar bei alternden Individuen; sie sind geringer bei niederen Formen, bei embryonalen und jugendlichen Tieren und Pflanzen.

Für unser Problem können wir auch aus diesen Beobachtungen den gleichen Schluß ziehen, wie in den letzten Abschnitten, daß im Körper der höheren Tiere die Zellen der Gewebe in verschiedenem Maße die Eigenschaften der Keimzellen und damit der Protisten sich bewahrt haben. Wir dürfen daraus folgern, daß die Körperzellen in verschiedenem Grade die Unsterblichkeit der Protozoen geerbt haben. Es braucht nicht eine vollkommene Aenderung ihrer Natur erfolgt zu sein, um sie sterblich zu machen. Es ist ihre Bindung im komplizierten vielzelligen Körper, die für sie den Tod unvermeidlich macht.

Aus der normalen Umgebung gelöste Zellen geraten unter andere Bedingungen und es können bei ihnen die Hemmungen wegfallen, die vorher ihre Vermehrungstendenz behinderten. Die Methode der Zellkulturen ermöglicht, sie von diesem Zwange zu befreien und die Teilungsfähigkeit wieder zu beleben.

5. Die Bedeutung der Geschwülste und Gallen für das Unsterblichkeitsproblem.

Mit den Gewebekulturen in engem Zusammenhang verdienen Erscheinungen Beachtung, welche bei Zellen beobachtet wurden, die in krankhaft veränderten Körperteilen, vor allem bei Menschen und höchststehenden Tieren auftreten. Es sind das die ohne Rücksicht auf die normale Durchführung der Lebenserscheinungen und die Erhaltung des Lebens wuchernden Geschwulstzellen. Die von ihnen erzeugten Krankheiten werden als Krebs im Volksmunde bezeichnet, und damit wird eine Anzahl verschiedenartiger, für die pathologischen Anatomen wohlunterscheidbarer Krankheiten zusammengefaßt.

Im gegenwärtigen Zusammenhange können wir uns begnügen, Geschwülste, und zwar vor allem die bösartigen unter ihnen, als abnormes Wachstum und Vermehrung von Zellen und Geweben zu bezeichnen, welche dabei aus dem normalen Verband des Organismus heraustreten, die typische Organisation durchbrechen und den Körper schädigen.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß das Wachstum der Krebszellen über das Ziel des Aufbaues des Organismus hinaus, an das Wachsen in den Kulturen erinnert und damit auch Berührungspunkte mit dem Unsterblichkeitsproblem gewinnt. Vielfach handelt es sich ja um Zellen aus gealterten Organismen, welche plötzlich eine starke Vermehrung erfahren, während sie im normalen Organismus sich nicht oder kaum mehr vermehren würden.

Es gibt viele Theorien, welche diese neuerworbene Teilungsfähigkeit zu erklären suchen. Von diesen Theorien müssen diejenigen uns an dieser Stelle am meisten interessieren, welche an das Unsterblichkeitsproblem anklängen.

Eine Krestheorie, welche immer noch viele Anhänger hat, ist die Cohnheimsche Annahme embryonaler Keime. Dieser bedeutende Pathologe nahm an, im erwachsenen Körper kämen „versprengte“ Nester embryonal gebliebener Zellen vor, welche durch irgendeinen Anstoß ins Wachstum gerieten, das sich mit der ganzen Kraft und Nachhaltigkeit embryonalen Geschehens vollziehe.

Diese Theorie kann ohne weiteres mit meinen oben dargelegten Anschauungen über die verschiedenen Grade potentieller Unsterblichkeit bei den Zellen vielzelliger Organismenkörper verknüpft werden. Ich zeigte, daß eine solche Annahme durchaus wahrscheinlich ist, und daß z. B. unsere Erfahrungen über Regeneration uns

direkt auf die Annahme ruhend gebliebener embryonaler resp. omnipotenter Zellen in alternden Körpern hinweisen.

Das intensive Wachstum von Krebszellen zeigt sie uns befreit von jenen Hemmungen, welche die anderen Zellen eines Tier- und Pflanzenkörpers zu einem Vermehrungsstillstand zwingen. Sollten nun jene Hemmungen sie während des ganzen Lebens des sie einhüllenden vielzelligen Körpers dauernd unverändert gelassen haben, oder waren sie selbst höher differenziert gewesen und haben mit einer Rückbildung ihrer höheren Organisation sich erst die Vermehrungsfähigkeit wieder erworben?

Offenbar tritt uns hier wieder das gleiche Problem gegenüber, welches wir oben schon bei Besprechung der Regenerationsvorgänge wie der Gewebekulturen erörtert haben. Und auch dieses ist bei den Forschungen über die Entstehung der Geschwülste oft behandelt worden. Sind nicht etwa Zellen trotz weitgehender Differenzierung imstande, in eine neue Vermehrungsperiode einzutreten, indem sie zu einem Zustande embryonaler Undifferenziertheit zurückkehren? Die eine der vielen Krebstheorien nahm dies an; irgendwelche Einflüsse sollten eine solche Umbildung hochdifferenzierter Zellen bewirken können, so daß sie zu neuer Vermehrung fähig würden. Alle Theorien, welche eine Verjüngung alternder Zellen annahmen, konnten auch zur Erklärung der Entstehung von Geschwülsten herangezogen werden.

Ja selbst die Erfahrungen, daß langdauernde Reize gleicher Art Geschwülste verursachen, könnten als weiterer Beleg für die potentielle Unsterblichkeit der lebenden Substanz betrachtet werden. Solche Reize führen fortgesetzte Gewebeschädigungen herbei, wie beim Oesophaguskrebs der den Reis zu heiß essenden Chinesen, beim Lippenkrebs der Pfeifenraucher, bei gewissen Darmkrebsen. Fortgesetzte, sich immer wiederholende Regenerationen sind die Folge jener durch den Reiz immer wieder eintretenden Schädigungen. So könnte es schließlich zu einer Hyperregeneration kommen, welche sich als Geschwulstbildung darstellt. Zellen, welche sich sonst nicht mehr vermehrt hätten, werden durch die veränderten Umgebungsbedingungen aus ihrer Teilungsruhe erweckt und beginnen sich exzessiv zu teilen.

Gewisse Erscheinungen, die wir für die höchststehenden Tiere und ihre hochdifferenzierten Körperzellen feststellten, könnten uns erklären, wie es kommt, daß bösartige Geschwülste nur beim Menschen und den höchsten Tieren beobachtet werden, während sie bei

den niederen Tieren vollkommen fehlen. Sollte nicht ein innerer Zusammenhang zwischen dem Fehlen der Regenerationsfähigkeit oder ihrer mangelhaften Entwicklung und der Fähigkeit zur Bildung von Geschwülsten bestehen? Ich erwäge die Möglichkeit, daß bei solchen Organismen oft sich wiederholender Zwang zur Regeneration dazu führt, daß gerade Zellen mit unbeschränkter Unsterblichkeit zur Vermehrung angeregt werden und nun als isolierte Elemente unbeeinflußt von der bei normaler Entwicklung sie zwingenden Einwirkung ihrer Umgebung planlos wuchern. Ihre Nachbarn haben nicht mehr die gleichen Fähigkeiten und können infolgedessen den bei normalem Körper und wohl auch bei niederen Tieren sonst regelmäßig eintretenden Einfluß nicht ausüben.

Aber einerlei, welche theoretischen Vorstellungen wir uns von der Entstehung des Krebses machen, das Vorkommen von lebhaft wuchernden Zellen in einem alten Körper weist uns auf die Gesetzmäßigkeiten hin, die wir in dieser Abhandlung verfolgen. Zellen, die mit dem Körper entstanden sind und ebenso alt sind wie jener als Ganzes, bringen auf einmal Leistungen zustande, als seien sie keine Somazellen, sondern als gehörten sie dem Keimplasma an, sie vermehren sich ungeheuerlich, bringen mächtige Gebilde in dem vorher abgeschlossenen Bau des Körpers hervor.

Ja, aus den Zellmassen solcher Geschwülste hat man Ueberpflanzungen auf andere Individuen ausführen können. So ließ sich die aus dem Carcinom eines Mausindividuums operierte Zellmasse eine erhebliche Zeit hindurch (jahrelang) von einer Maus auf die andere überpflanzen. Nachdem die Maus, von der die Geschwulst stammte, längst gestorben war, lebten ihre Geschwulstzellen auf anderen Individuen noch weiter und erhielten auf ihnen noch die Erbeigenschaften jener fremden Maus. Und nicht nur durch Transplantation, sondern auch durch Kultur im fremden Medium lassen sich Geschwulstzellen lebend erhalten und vermehren. So ist es denn möglich, daß, während ein Mensch am Krebs schon gestorben ist, Zellen seiner Geschwulst in künstlicher Kultur noch weiter leben.

Von Bedeutung für unsere Betrachtungen sind schließlich auch die Gallenbildungen bei Pflanzen. Solche entstehen in ganz verschiedenen Geweben auf einen wahrscheinlich chemischen Reiz hin, der von irgendwelchen fremden Organismen herrührt, welche, in der Pflanze lebend, auf sie einwirken. Durch diesen Reiz wird in Zellen, welche sonst geruht hätten, eine sehr energische Wachstumstendenz ausgelöst. Die so entstehenden Gallen werden zu eigen-

artigen individuellen Gebilden aufgebaut aus allerhand Zellen verschiedener Differenzierung. Die Zellen, aus denen sie entstanden, mußten vielfältige Potenzen enthalten, vielleicht die ganze Erbmasse, wenn aus ihnen so verschiedenartige Zellen entstanden, um die Gewebe der Galle zu erzeugen.

Wie müssen von all diesen Erfahrungen unsere Vorstellungen von Leben und Tod beeinflußt werden!

Ein als Ganzes sterblicher Körper kann aus unsterblichen und sterblichen Zellen aufgebaut sein. Auch die unsterblichen Zellen können durch die Bindung an die sterblichen normalerweise im Tod des Ganzen mitgerissen werden, ohne von ihrer potentiellen Unsterblichkeit je Gebrauch machen zu können. Nur Zufälle geben ihnen die Gelegenheit zum Weiterleben und zur Fortpflanzung.

Dabei kann die Sterblichkeit jener sterblichen Zellen durch Aenderung des Keimplasmas bedingt sein oder auf einer Bindung durch weitgehende Differenzierung beruhen. In letzterem Falle wäre die Fortpflanzungsunfähigkeit nicht unbedingt. Die Zelle könnte unter Umständen durch Auflösung und Umwandlung ihrer Differenzierungen wieder die Teilungsfähigkeit gewinnen.

Jede Zelle aber, welche einem vielzelligen Körperverband angehört, ist an dessen Schicksal gebunden. Ist er sterblich, so muß sie mit ihm sterben. Die für ihre Existenz sonst so nützliche Abhängigkeit kettet sie auch im Tod an ihn.

So müssen also alle Zellen vielzelliger Körper sterben, auch wenn sie durch eine unendliche Folge von Generationen ihre Unsterblichkeit bewahrt hatten.

8. Kapitel.

Endergebnisse.

Als Gesamtergebnis unserer Untersuchungen können wir zusammenstellen:

Die potentielle Unsterblichkeit der Protozoen ist wohl definitiv bewiesen.

Damit ist nahe gelegt, daß „die lebende Substanz“, das Protoplasma mit ihrer Erbmasse Träger dieser Unsterblichkeit ist.

Bei den Protozoen gibt es keinen natürlichen Tod und kein Altern. Nur bei den höchstdifferenzierten unter ihnen, den ciliaten

Infusorien, treten Erscheinungen auf, welche an Abnützung und Altern erinnern. Sie sind durch ihre besondere Organisation bedingt und stellen somit einen Spezialfall dar. Gerade bei ihnen wird aber der drohende Tod überwunden und die Unsterblichkeit gewahrt.

Bei den vielzelligen Organismen ist dagegen natürlicher Tod weit verbreitet. Bei ihnen zeigt sich ein großer Gegensatz zwischen Keimzellen und Somazellen. Aber dieser ist nicht so vollkommen, als Weismann es annahm. Zwar die Keimzellen sind alle, wie die Protozoen, unsterblich. Aber die Körperzellen sind es nur zum Teil.

Bei den Körperzellen gibt es einen natürlichen Tod. Wir lernten ihn kennen bei Drüsenzellen, verhornenden Hautepithelzellen, roten Blutkörperchen und Nesselzellen. Aber dieser Tod ist natürlich, indem er durch Gesetze bedingt ist, welche das Leben einer bestimmten Tierart beherrschen. Besondere Kombinationen führen den Tod herbei. Es sind nicht die allgemeinen Gesetze des Lebens, welche den Zelltod bedingen. Die lebende Substanz trägt nicht in sich selbst das Gesetz des Todes, sie ist unsterblich.

Der Tod der vielzelligen Organismen beruht nicht auf einem allgemeinen Zelltod. Ihr Tod wird vielmehr durch ein Versagen der Gesamtorganisation verursacht, und zwar um so deutlicher, je höher die Organisation ist, je fester die Organe, die Gewebe und Zellen des Körpers zu einer Einheit, zu einem Individuum zusammengebunden sind.

So sahen wir die gesamte Organisation der vielzelligen Pflanzen und Tiere betroffen, wenn diese eines natürlichen Todes starben.

Als solche natürliche Todesarten lernten wir kennen:

- | | |
|--|----------------|
| 1. den Stoffwechselftod | } (Subitantod) |
| 2. den Fortpflanzungstod | |
| 3. den Shocktod | |
| 4. den Alterstod | |
| 5. den Tod durch unharmonische Organisation. | |

Bei diesen Formen natürlichen Todes ist ein Zelltod des Gesamtkörpers nicht beteiligt; Zelltod ist nicht die Ursache des Körpertodes, sondern erst dessen Folge.

Unter den Körperzellen gibt es nur bestimmte speziell differenzierte Formen, welche zu einem natürlichen Tod bestimmt sind. Sehr viele der Körperzellen teilen aber mit den Keimzellen die potentielle Unsterblichkeit.

Niedere Tiere und Pflanzen können wohl aus lauter unsterblichen Zellen bestehen. Bei den höheren Tieren sehen wir die Zahl

alternder Zellen zunehmen. Der komplizierte Bau, die Menge extracellulärer Bildungen behindern die Teilungsfähigkeit. Es sind wohl zum Teil kolloidchemische Aenderungen an den Alterserscheinungen beteiligt. Das Unterbleiben der Teilungen behindert die Exkretion. Auch infolge des Dichterwerdens der Gewebe lagern sich in den vielzelligen Körpern schädliche Stoffe ab. Der Alterstod beruht hauptsächlich auf einem Altern der Gewebe und Organe. Aber es ist nicht etwa der Tod der Zellen, der den Gesamttod herbeiführt. Und selbst das Altern der Zellen ist nicht durch Gesetze der lebenden Substanz bedingt, es sind auch hier, genau betrachtet, äußere Einflüsse, die sie verändern.

Die Zellen, welche im Partialtod eines natürlichen Todes sterben, bei denen sahen wir, daß sie im Interesse der Erhaltung des Lebens des Gesamtorganismus geopfert wurden. Indem sie sterben, starb nicht der Gesamtorganismus. Im Gegenteil, sie erhielten sein Leben durch ihren Tod.

Somit stimmt der Partialtod im lebend bleibenden Organismus vollkommen in seiner Bedeutung mit der Zerstörung des Makro-nukleus des Infusors überein.

Ja man kann sogar schließen, die Körperzellen verwenden ihr Stück Unsterblichkeit noch im alten Körper, um dessen Leben zu verteidigen. Sie führen einen Kampf gegen den Tod des gealterten Körpers z. B. des Menschen, wenn sie Gewebeerneuerungen durchführen, kompensatorisches Bindegewebe aufbauen. Ein Körpertod durch Sterben der Zellen ist nicht bekannt geworden.

Wenn also auch nur einige der Körperzellen eines natürlichen Todes sterben, so müssen sie dennoch alle sterben, da der Körper, den sie aufbauen, sterblich ist. Viele von ihnen gehen in den Tod trotz ihrer potentiellen Unsterblichkeit, wie es ja den meisten unbefruchteten Eiern und den nicht verwendeten Spermatozoen ergeht.

Ihr Tod ist aber durch äußere Einflüsse bedingt, nicht durch innere Gesetzmäßigkeiten der lebenden Substanz.

Daß es überhaupt in den lebenden Protisten unsterbliche Organismen gibt, daß die Keimzellen der Vielzelligen die gleiche Unsterblichkeit besitzen, daß sogar viele der Körperzellen sie teilen, das beweist, daß die potentielle Unsterblichkeit eine der Eigenschaften der „lebenden Substanz“ ist. Es gibt keinen natürlichen Tod der lebenden Substanz.

Zelltod ist mit wenigen Ausnahmen stets ein künstlicher Tod, bedingt durch die Außenwelt der Zellen. Ob es nun Feuer oder

Frost, mechanische Kräfte oder elektrischer Schlag, Gift oder Parasiten, Hunger oder Durst sind, sie alle sind schrittweise verbunden mit den Kräften, welche im Körper selbst das Leben zerstören. Es mögen diese nun die mechanischen Kräfte der Abnutzung, die selbst-erzeugten Gifte, die versagende Zuleitung der Nahrung sein. Sie sind Wirkungen der Umgebung wie jene größeren Kräfte. Auch wenn hohe Differenzierung der Zellen diese hindert, den Schädigungen, die sie im Laufe des Lebens bedrohen, auszuweichen, sind es in letzter Linie Kräfte der Außenwelt, welche ihr Leben zerstören, äußere Kräfte, wenn sie auch im Innern des Körpers wirken.

So sehen wir denn die ganze lebende Welt von einer seltsamen Fähigkeit der Unsterblichkeit getragen, ohne welche das Leben auf Erden sich nicht über so viele Jahrtausende erhalten hätte. Der Tod ist eine nachträgliche Belastung des Lebens, mit dem die hohe Entwicklung im Organismenreich bezahlt wurde.

Ist nicht auch der Tod ein Vorgang, der in der Stammesgeschichte der Tiere, eine Ausgestaltung, eine Vervollkommnung erfahren hat! Ist es nicht ein weiter Weg von dem plumpen Tod des Volvox, dem Zerplatzen seines Körpers und dem Zerfall seiner Bestandteile bis zu dem sanften Alterstod eines greisen Menschen? Bei den vielzelligen Organismen findet sich eine regelrechte Stufenleiter des Todes. Mit dem ganzen Körper wird auch der Tod des höheren Tieres zentralisiert. Je mehr der Körper zu einer funktionellen Einheit zusammengefügt wird, in der alle Teile zusammenarbeiten, je mehr diese unter die Herrschaft des Zentralnervensystems geraten, um so einheitlicher und allgemeiner wird der Tod. Wie bei einer feingefügten Maschine kann der Betrieb des Körpers eines höheren Tieres von einem Orte aus so vollkommen gestört werden, daß der plötzliche Tod eintritt. Shocktod kann nur bei Tieren mit hochorganisiertem Körper und entsprechend zentralisiertem Nervensystem vorkommen.

So ist denn kein Zufall, daß bei den höchstentwickelten Organismen und dem Menschen der nervös bedingte Tod als verfeinerte höchste Form des Todes auftritt. Hier hängt durch die Verbände des Nervensystems jene Einheit zusammen, welche wir das Individuum nennen. Mit der Ausschaltung des Zentralnervensystems geht bei den höchststehenden Tieren die Einheit des Zellstaates verloren. Der Körper des Individuums besteht dann aus getrennten Gruppen von Zellen, von denen die einen noch leben können, während die anderen schon tot sind. Das Individuum als solches ist

mit dem Tod des Nervensystems ausgeschaltet. Was von ihm weiterlebt, kann nur leben als Bestandteil anderer Individuen, die von ihm abstammen.

Aus unserm ganzen Gedankengang ist schließlich noch eine wesentliche Folgerung zu ziehen. Sind es Schädigungen, durch deren Häufung in letzter Linie jeweils der Tod bewirkt wird, so sollte es theoretisch möglich sein, diesen zu verhüten. Bis zu einem gewissen Grad ist dies auch wirklich der Fall. Bei Protisten können wir durch Erhaltung möglichst günstiger Lebensbedingungen das Leben der Art für eine unbeschränkte Zeit erhalten. Praktisch ist die Sterblichkeit einer Protozoenkultur nur durch die begrenzte Leistungskraft des Experimentators bedingt.

Man könnte sich vorstellen, daß wie seinerzeit das ewige Feuer durch besondere Priester erhalten wurde, so ein Orden von Gelehrten das Leben der Paramäcienzucht Woodruffs durch Jahrtausende erhielt. Die Verehrung der ewigen Naturkraft, welche im Feuerkult sich ausspricht, würde in der Erhaltung des Lebenden durch endlose Zeiten eine noch tiefere Weihe erhalten.

Anders als bei den Protisten verhält es sich sicherlich mit den vielzelligen Tier- und Pflanzenkörpern. Hier ist die Zahl der Schädigungen, mit denen die Außenwelt wie die inneren Bau- und Funktionsverhältnisse das Leben bedrohen, so unendlich groß, so mannigfaltig, daß der Mensch niemals daran denken kann, sie zu beherrschen.

Wohl aber kann er es sich vornehmen, durch Einwirkung auf einen Teil der Bedingungen die Lebensdauer der Zellen, der Gewebe und Organe und damit der Individuen zu verlängern. Durch Beseitigung der Einflüsse, welche das Alter und die Abnutzung der Organe verursachen, kann sicherlich der Körper als Ganzes länger funktionsfähig erhalten werden, als der Norm entspricht. So wie durch Erhaltung der geeigneten Bedingungen die Protozoenkulturen über Jahre fortgeführt werden können, während in freier Natur Leben und Vermehrung ein rasches Ende gefunden hätten, so können wir für Tiere und Pflanzen, besonders solchen von einfachem Bau vielleicht mit der Zeit die Methoden entdecken, die uns erlauben, die Körperzellen länger am Leben zu erhalten und dadurch das Leben der Individuen zu verlängern. Schon jetzt haben wir Erfahrungen mit niederen und höheren Tieren, welche in der Pflege des Menschen viel länger leben als in freier Natur.

So komme ich denn zum Schluß auf die Gedankengänge zurück, welche ich zuerst in meiner Freiburger Antrittsvorlesung im Jahre

1913 entwickelte. Wir können das Leben von Individuen verlängern, wenn wir alle ihr Leben begünstigenden Bedingungen fördern, die schädigenden dagegen nach Kräften ausschalten. Wie ich damals schon sagte, das Leben unter den denkbar günstigsten Verhältnissen enthält die Bedingungen seines Abschlusses nicht in sich selbst.

Daß man hoffen darf, das Leben eines jeden Organismus, auch des Menschen, durch Schaffung besonderer Bedingungen zu verlängern, diese Idee Metschnikoffs ist durch unsere Forschungen über den Lebensprozeß durchaus begründet.

Schon die Maßregeln zur Bekämpfung der Säuglingssterblichkeit haben gezeigt, daß es möglich ist, durch künstlich verbesserte Lebensbedingungen Individuen zu erhalten, die sonst unfehlbar ausgeschaltet worden wären. Auch bei Haustieren hat man solche Erfolge gehabt. Die allgemeine Herabsetzung der Sterblichkeit in den Kulturländern, der Kampf gegen die Tuberkulose sind Anfänge einer auf die Verlängerung des Lebens hinzielenden Arbeit, welche in dem Jahrzehnt vor Ausbruch des Weltkriegs schon deutliche Erfolge zeigte.

Die Methoden der künstlichen Fischzucht, durch welche Millionen von Keimzellen, die sonst auf einem früheren oder späteren Stadium der Entwicklung zugrunde gegangen wären, dem Leben erhalten und zu erwachsenen Fischen herangezüchtet werden, sind ein weiterer schlagender Beweis für meine Annahmen.

Ich zweifle nicht daran, daß es möglich sein wird, verfeinerte Methoden auszuarbeiten, welche den Gewebezellen des Körpers höherer Tiere bessere Lebensbedingungen verschaffen. Sollte es nicht möglich sein, durch Aenderung der osmotischen Verhältnisse die Ausscheidung von Stoffwechselprodukten aus den Zellen zu erleichtern? Wäre es nicht denkbar, durch Reizmittel die erlöschende Teilungsfähigkeit von Zellen wieder zu erwecken?

Wir müssen uns eingestehen, daß vorläufig die Aussichten, solche Ziele zu erreichen, nicht allzu groß sind. Metschnikoffs Vorschlag, durch Regelung der Zersetzungs Vorgänge im Darm das Altern der Gewebe zu verzögern, verdient nicht den Spott, der ihm von vielen Seiten zuteil wurde. Was Metschnikoff vorschlug, ist allerdings nicht der Weg zur Lebensverlängerung, aber es ist ein Weg. Wenn es gelingt, in unserm Leben eine Anzahl der zufälligen, schädlichen Bedingungen zu beseitigen, welche durch den Gang der Menschheitsgeschichte zu scheinbaren Notwendigkeiten geworden sind, so werden wir glücklicher, gesünder und länger leben.

Allerdings die Hoffnung, daß es jemals gelingen könnte, alle

jene Einflüsse zu überwinden, welche das Altern der Zellen und schließlich den Tod bedingen, die dürfen wir uns nicht machen. Wenn auch der Tod keine gesetzmäßige Folge der Lebenserscheinungen ist, wie uns die Einzelligen lehren, so ist im vielzelligen Körper die Abhängigkeit der einzelnen Zellen voneinander zu groß, als daß die aus ihr sich ergebenden Folgen unschädlich gemacht werden könnten. Jede einzelne Zelle wird nicht nur von den eigenen Gefahren bedroht; auch was ihre im Körper vereinigten Zellengenossen schädigt, das alles ist auch für sie Nachteil und Drohung. Auch das sind unüberwindliche Gesetze.

So können wir denn zum Schlusse unserer Betrachtungen als ihr Ergebnis zusammenfassen, daß die Substanz, welche der Träger des Lebens ist, unsterblich ist. Es sind nicht von vornherein in ihr Gesetze wirksam, welche, wie sie den Verlauf des Lebens bedingen, auch seinen Abschluß mit sich bringen. Es sind vielmehr stets von außen wirkende Hinderungen und Hemmungen, welche die Verlangsamung und den Stillstand des Lebensprozesses bedingen.

So sehen wir Organismen, welche fähig sind, alle diese Schädigungen zu vermeiden, in den unsterblichen Protisten, deren Tod nur durch äußere Katastrophen bewirkt wird. Sie altern nicht, sie sterben nicht, in unendlichen Stammlinien pflanzt sich ihr Leben von Generation zu Generation durch die Jahrtausende fort.

Diese ihre Grundeigenschaft haben bei den höheren, vielzelligen Organismen vor allem diejenigen Zellen bewahrt, welche als Sonderaufgabe die Vermittlung der Fortpflanzung übertragen erhielten. Sie sind schon durch die Natur für ihr ewiges Leben aufgespart und ausgeschaltet aus dem schädigenden, abnützenden Einfluß des Daseins.

Wie ein Seitenzweig wächst aus ihnen die Zellenfolge hervor, welche den zu ihnen gehörigen Körper, das Soma, bildet. Er umhüllt und schützt sie; er ernährt sie und beseitigt, was ihnen schaden könnte. Für alle diese Aufgaben ist er in tausendfältigen Formen ausgebildet. Da er nur die unsterblichen Keimzellen durch die Schwierigkeiten des Lebens zu führen hat, so kann er selbst ohne Schaden sterblich sein. Wenn nur der Körper geeignet ist, die Keimzellen vor all jenen Katastrophen zu bewahren, die auch ihren Tod bedingen können, so erfüllt er seinen Zweck. Wenn er nur so lange lebt und so funktioniert, daß die weitere Existenz der in den Keimzellen enthaltenen lebenden Substanz gesichert ist, dann hat er seine Aufgabe erfüllt. So sind an ihm, an seinen Zellen Ausbildungen entstanden, und von den Naturgesetzen erlaubt worden,

welche ein dauerndes Leben unmöglich machen können. Wie auch sonst in der lebenden Natur schroffe Gegensätze fehlen, so sehen wir in den Zellen der Tier- und Pflanzenkörper alle Zwischenstufen in der Lebensfähigkeit ausgebildet. Ein Körper kann aus langlebigen und kurzlebigen Zellen zusammengesetzt sein, die verschiedenen Regionen eines Körpers können zu verschiedenen Zeiten altern. Und selbst wenn sehr viele der Körperzellen ihre potentielle Unsterblichkeit bewahrt haben, so müssen sie doch, wenn der Körper stirbt, mit ihm sterben.

Der Körper hat sein Ziel erreicht, wenn in den Keimzellen ein Teil seines Lebens in die Welt entsandt ist, um da weiterzuleben und wieder neues Leben zu erzeugen.

So dürfen wir denn in der potentiellen Unsterblichkeit eines der wesentlichen Merkmale des Lebens erblicken. Gerade die dauernde Erhaltungsfähigkeit der lebenden Substanz ermöglicht das Bestehen des Lebens auf der Erde. Die Selbsterzeugung, die ununterbrochen fort dauert, unterscheidet die Lebenserscheinungen von allen andern irdischen Vorgängen.

Der Tod ist nur eine geduldete Begleiterscheinung des Lebens. Er kann nur bei Organismen auftreten und regelmäßige Erscheinung sein, bei denen er die Kontinuität des Lebens nicht stört. Er kann nur bei Organismen vorhanden sein, bei denen ein Teil des Körpers von vornherein für die Erhaltung des Lebens aufgespart wird. So ist denn der Tod als eine für den Bestand der Arten ungefährliche Eigentümlichkeit erst im Verlauf der Entwicklung aufgetreten und ist jetzt eine der auffälligsten und für uns eindrucksvollsten Eigenschaften der lebenden Wesen geworden.

Blicken wir auf die Schönheit und Vielfältigkeit der höheren Tierwelt, auf die Fähigkeiten und Leistungen der tierischen Körper, so müssen wir zugeben, daß der Tod kein allzu großer Preis war, der für all dies gezahlt wurde.

In welch vielfältigen Formen haben wir den Tod im Reich der Lebenden auftreten sehen! In der verschiedensten Erscheinungsweise sahen wir ihn gesetzmäßig erscheinen. Wie ganz anders zeigt sich der gewaltsame Tod, der die Pflanzen und Tiere durch Feuer oder Frost, durch Hunger oder Durst, durch Gewalt bewegter Massen und sonstiger natürlicher Kräfte zerstört. Solange wir Gesetze am Geschehen beteiligt sehen, waltet etwas Versöhnliches über den Vorgängen.

Wie grauenhaft ist dem gegenüber das gewollte Töten, das der Mensch verschuldet. Wie unscheinbar ist das Töten des Jagdwilds,

das Schlachten der Nährtiere, das gegenseitige Morden der auf tierische Nahrung angewiesenen Organismen gegenüber dem organisierten Töten, wie es der Krieg mit sich bringt. Kaum einen Erwachsenen gibt es im Zentrum Europas und in weiten Teilen der Welt, der in den letzten Jahren nicht mit dem Massentöten von Menschen in Berührung gekommen wäre und nicht tiefe Eindrücke dabei mitgenommen hätte. Wohl den erschütterndsten Ausdruck hat dem fürchterlichen Geschehen im Krieg der Franzose Barbusse in seinem Buche „Feuer“ gegeben. Liest man dieses Werk eines großen Künstlers, so wallt in einem die Empfindung auf: So etwas darf nicht mehr über die Erde und Menschheit kommen. Gerade die Wissenschaft hat die Pflicht, daran mitzuarbeiten, daß der Tod nicht mehr so sinnlos und unter so grausenhaften Bildern auftritt. Und die Wissenschaft vom Leben, die Biologie, wäre befugt in dieser Richtung zu arbeiten und zu wirken!

Man wird mir antworten, daß gerade die Biologie die Notwendigkeit des Todes nachweise, daß ohne den künstlichen Tod die Erde bald so überbevölkert sein würde, daß Tod und Elend in viel grausigerer Form als im Kriege auftreten würden. Das ist zuzugestehen und wer die Bilder indischer Hungersnöte erlebt hat, wird diese für mindestens eben so schaudererregend erklären, als die Vorgänge im Krieg.

Dem ist zu entgegnen, daß wie die Bakterien und andere Todesursachen, auch Hungersnöte und Kriege durch Methoden der Wissenschaft bekämpft werden können. Fortgeschrittene wissenschaftliche Methoden werden auch hochstehende Kulturvölker in den Stand setzen, eine Uebervölkerung der Erde zu verhindern. Und ehe eine solche Gefahr droht, mag eine Zeitspanne vergangen sein, welche hinreichende Fortschritte der Menschheit ermöglicht hat.

Bis dahin könnte daran gearbeitet werden, die Form des Todes zu beeinflussen und ihn dadurch zu etwas weniger schrecklichem und zu fürchtenden zu machen. Es könnte der Weltanschauung der Menschen leichter gemacht werden, eine Vorstellung vom Tode zu gewinnen, an welche der Wirklichkeit entsprechend ohne Antipathie und Furcht gedacht werden könnte.

Literaturverzeichnis.

Ein ausführliches Verzeichnis von Literatur über das Problem des Todes, des Alterns und der Unsterblichkeit finden wir in folgenden Werken:

E. Korschelt: Lebensdauer, Altern und Tod. G. Fischer, 1917.

A. Lipschütz: Allgemeine Physiologie des Todes. Braunschweig 1915.

W. Schleip: Lebenslauf, Alter und Tod des Individuums. Kultur der Gegenwart. Allg. Biol., 1. Band, 3. IV. 1915.

Bonnevie, Kr., Ueber Chromatindiminution bei Nematoden: in Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Vol. 36. 1901. p. 275.

Boveri, Th., Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala*, mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, in Festschr. f. Kupffer, Jena 1899.

— und Stevens, N., Ueber die Entwicklung dispermer *Askaris*-Eier, in Zool. Anz. Vol. 27. 1904. p. 406.

Correns, Biol. Centralbl. . . . 1919.

Doflein, F., Das Unsterblichkeitsproblem im Tierreich. Freiburg i. Br. 1913.

— Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena 1916.

Driesch, H., Philosophie des Organischen. Leipzig 1909.

Goebel, K., Organographie 1898.

Haberlandt, G., Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitzber. K. Akad. Wiss. Math. nat. Kl. Wien. Vol. 111. 1902. p. 69.

— Zur Physiologie der Zellteilung, in Sitzber. K. Akad. Wiss. Vol. 66. 1913. p. 318. 1914. p. 1096.

Harms, H., Beobachtungen über den natürlichen Tod der Tiere, in Zool. Anz. Vol. 40. 1912. p. 117.

Hertwig, R., Die Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen, in Biol. Centralbl. Vol. 34. 1914. p. 557.

— Ueber die Ursache des Todes. Vortrag. München 1906.

Jollos, V., Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen, in Biol. Centralbl. Vol. 36. 1916. p. 497.

Kanngießler, F., Ueber Lebensdauer der Sträucher, in Flora, Allg. Bot. Ztg. Vol. 97. 1907. p. 401.

— Zur Lebensdauer der Holzpflanzen, *ibid.* Vol. 99. 1909. p. 414.

Klitzke, M., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernentwicklung bei den Ciliaten, in Arch. f. Protistenk. Vol. 36. p. 215.

Martini, E., Die Nematoden-Entwicklung als Mosaikarbeit. Vhdl. Anatom. Ges. Rostock 1906.

- Meyer, O., Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern, in Jen. Zeitsch. Nat. 1895. Vol. 29. N. F. Vol. 22. p. 391.
- Monakow, Er., Gehirnpathologie. 2. Aufl. 1905.
- Molisch, Ueber die Vergilbung der Blätter. Sitzber. Akad. Wiss. Wien 1918.
- Morgan, F. H., Two sex-linked lethal factors in *Drosophila* and their influence on the sex-ratio, in Journ. exp. zool. Vol. 17. 1914. p. 81.
- A third sex-linked lethal factor in *Drosophila*, in Journ. exp. zool. Vol. 17. 1914. p. 315.
- Oppel, A., Gewebekulturen. Braunschweig 1914.
- Powers, H. J., New forms of *Volvox*, in Transact. Am. Micr. Soc. Vol. 27. 1907. p. 123.
- Röbke, R., Wachstum und Alter. in Ergebn. der Pathologie. Vol. XVIII. 1917.
- Rubner, M., Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung. München und Breslau 1908.
- Schaxel, J., Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena 1915.
- Spemann, H., Zur Entwicklung von *Strongylus paradoxus*. Zool. Jahrb. Vol. 8. 1895. p. 300.
- de Vries, H., Opera e. p. collata. Vol. 1. 1918.
- Ueber erbliche Ursachen eines frühzeitigen Tods, in Naturwiss. Vol. 7. 1919. p. 217.
- Weber, Friedl., Der natürliche Tod der Pflanzen, in Naturw. Wochenschr. Jahrgang 1919. Nummer 33.
- Weidenreich, Franz, Die roten Blutkörperchen II, in Ergebn. d. Anat. und Entw. Vol. 14. 1904. p. 345.
- Woodruff und Erdmann, Rh., Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen *Paramecien* in: Biol. Centralbl. Vol. 34. 1914.
- Woodruff, L. L., A normal periodic reorganisation process without cell fusion in *Paramecium*, in Journ. exp. zool. Vol. 17. 1914.
- Ziegler, H. E., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 60. 1895.

Tafelerklärung.

Tafel bezeichnet als Fig. 12.

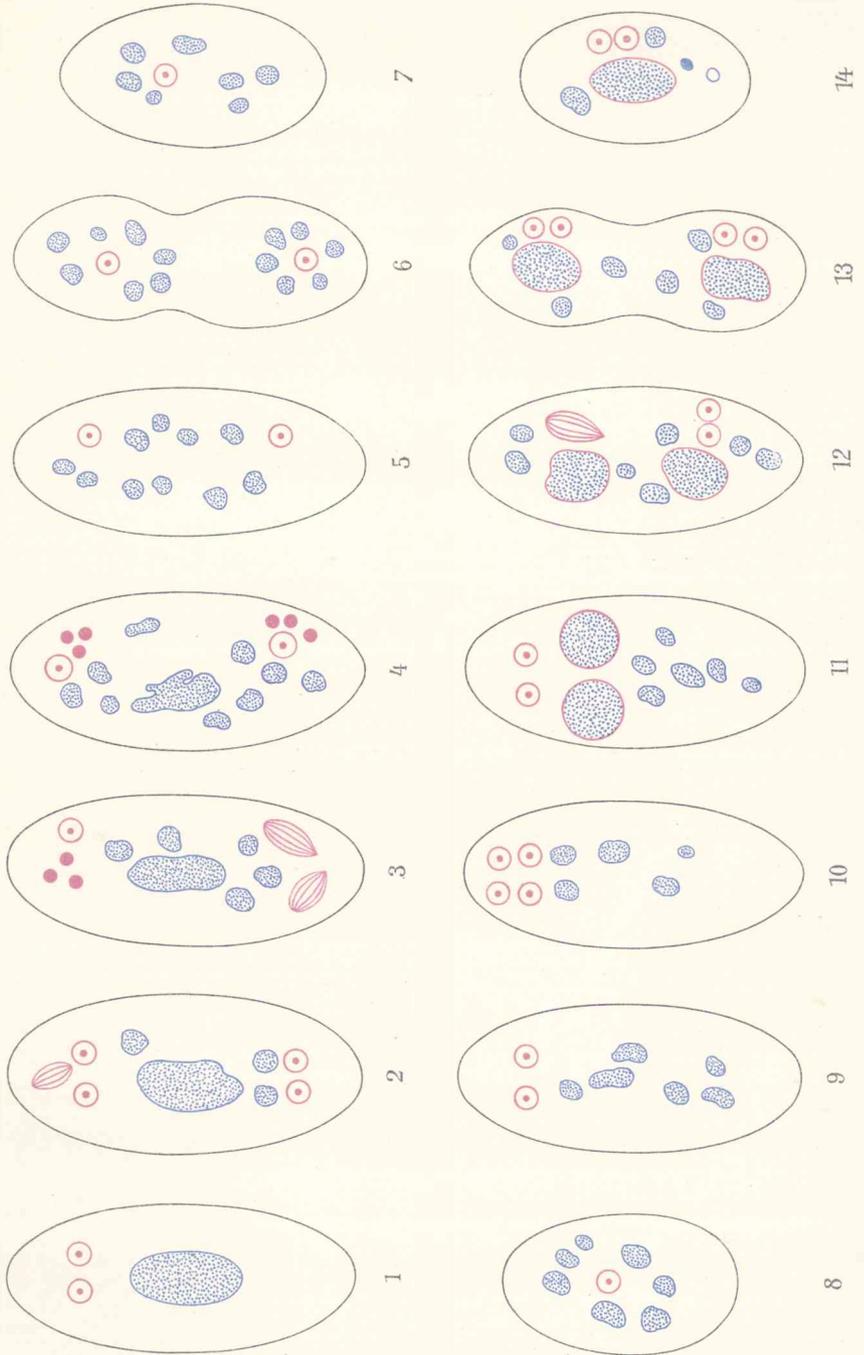
Periodischer Zerfall und Neuaufbau des Hauptkerns (Makronukleus) des Infusors *Paramaecium aurelia*.

- 1—7 Zerfall des Makronukleus. Entstehung des einkernigen Zustandes.
 - 1—4 Uebergang vom normalen Zustand mit 2 Mikronukleis zu dem Zustand mit 2 Gruppen von je 4 Mikronukleis.
 - 4 Zugrundegehen von je drei der Kleinkerne.
 - 5 Zustand mit 2 Mikronukleis.
 - 6—7 Entstehung des einkernigen Stadiums.
 - 8—14 Neuaufbau des Makronukleus aus je einem Mikronukleus.
 - 8—10 Vermehrung der Mikronuklei auf 4 unter weiterem Zerfall des alten Makronukleus.
 - 11 Umwandlung von 2 Mikronuklei in 2 Makronukleusanlagen.
 - 12—13 Neue Vermehrung der Mikronuklei.
 - 13—14 Rückkehr zum Ausgangsstadium mit einem Makronukleus und zwei Mikronuklei durch eine Teilung. Verteilung von 4 Mikronukleis und 2 Makronukleusanlagen auf 2 Individuen zu je 2 Mikronukleis und einer Makronukleusanlage.
- Blau jeweils alter Makronukleus und seine Zerfallsstücke.
Rot die Mikronuklei.
Rotblau die aus je einem Mikronukleus entstehenden Makronukleusanlagen
(nach Woodruff und Erdmann).

847



Doflein, Tod und Unsterblichkeit.



Die angegebenen Preise erhöhen sich noch durch einen Teuerungszuschlag des Verlages und der liefernden Buchhandlung; er beträgt

für die bis Ende 1916 erschienenen Werke z. Zt. 40% + 10%

für die in den Jahren 1917 u. 1918 erschienenen Werke z. Zt. 20% + 10%

für die 1919 erschienenen Werke z. Zt. 10%

Die Preise für gebundene Bücher sind bis auf weiteres unverbindlich.

Dr. Franz Doflein

o. ö. Prof. der Zoologie an der Universität Breslau.

Die Fortpflanzung, die Schwangerschaft und das Gebären der Säugetiere.

Eine zoologische Feldvorlesung für meine im Felde stehenden Schüler. Mit 25 Abbildungen im Text. (54 Seiten gr. 8°) 1917. (Die 2. erweiterte Auflage befindet sich im Druck.) Mk 1.50

Deutsche Mediz. Wochenschrift vom 20. September 1917, 43. Jahrg., Nr. 38: Jeder Naturwissenschaftler und jeder Arzt, der sich nicht gerade besonders mit dem Thema beschäftigt, wird diese Zusammenstellung mit Genuß lesen.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift vom 5. August 1917, Nr. 31:

Die Ausführungen Dofleins, der es trefflich versteht, seine Materie in leichtem Plaudertone vorzutragen, werden sicher auch bei dem nicht speziell naturwissenschaftlich oder medizinisch Gebildeten reges Interesse finden, zumal da sie so gehalten sind, daß jeder ihnen leicht zu folgen vermag. Gerade über die Vorgänge bei der Fortpflanzung, über die Befruchtung, die Schwangerschaft und den Geburtsakt, herrscht in Laienkreisen oft eine fast unglaubliche Unwissenheit.

Doflein beginnt, um nur einiges über den Inhalt mitzuteilen, mit einer Besprechung der Geschlechtszellen und ihrer Reifung. Es schließt sich an eine Darstellung der Befruchtungsvorgänge. Weiter berichtet er dann über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparates und seine Funktion, über die Beziehungen der Mutter zur Frucht, über den Geburtsakt und die bald mehr, bald weniger große Sorge der Mutter um ihre Jungen. Eine Reihe guter Abbildungen ist dem Texte beigegeben. Nachtsheim.

Der Ameisenlöwe.

Eine biologische, tierpsychologische und reflexbiologische Untersuchung. Mit 10 Tafeln und 43 Abbildungen im Text. (VI, 138 S. gr. 8°) 1916. Mk 9.—

Inhalt: Einleitung. 1. Vorkommen des Ameisenlöwen. — 2. Bau des Ameisenlöwen. Äußere Morphologie. Färbung und Zeichnung. — 3. Das Verhalten des Ameisenlöwen in freier Natur. — 4. Das Verhalten des Ameisenlöwen unter experimentellen Bedingungen. Das Totstellen. Die Bereitschaftsstellung. Die Umdrehreaktion. Die Wanderbewegungen. Das Einbohren in den Sand. Der Bau der Sandtrichter. Der Ameisenfang. — 5. Sinnesorgane und Sinnesreaktionen des Ameisenlöwen. Bau und Funktion der Augen. Die Lichtsinnesreaktionen. Temperatursinn und Thermotaxis. Interferenz von Phototaxis und Thermotaxis. Der Tastsinn und seine Organe. (Die Sinneshaare der Körperoberfläche. Die Erscheinungen der Tangorezeption.) Thigmotaxis. Chemische Sinne. — Die wichtigsten Reflexe des Ameisenlöwen. — 7. Die Reizbarkeit des Ameisenlöwen. — 8. Abriß der Lebensgeschichte des Ameisenlöwen. — 9. Abschluß und Ergebnisse. — Literaturverzeichnis.

Prometheus, Ill. Wochenschrift vom 10. März 1917, 28. Jahrgang, Nr. 1428:

Mitten im Kriegslärm, beim Donner der Geschütze der nahen Front, hat der rühmlichst als naturwissenschaftlicher Forscher bekannte Verfasser ein monographisch-eingehendes Werk vollendet, welches Zeugnis ablegt von dem Fleiß und der gediegenden Arbeitsweise eines deutschen Gelehrten, der die Lebensgeschichte auch der kleinsten Wesen durch Beobachtung im Freien ebenso wie im Laboratorium möglichst restlos zu ergründen sucht.

Das kleine Tierchen bietet soviel Interessantes für die wissenschaftliche Forschung, daß man nur mit größter Freude die ausgezeichnete, reich illustrierte Arbeit des hervorragenden Gelehrten aus der Hand legt, die jedem Freund der Naturwissenschaft eine mustergültige Anregung und Anleitung zu liebevoller Beobachtung und wissenschaftlicher Erforschung auch der unscheinbarsten Lebewesen gibt.

Dr. Franz Doflein

o. ö. Prof. der Zoologie an der Universität Breslau.

Lehrbuch der Protozoenkunde. Eine Darstellung der Naturgeschichte der Protozoen mit besonderer Berücksichtigung der parasitischen und pathogenen Formen. Vierte, stark vermehrte Auflage. Mit 1198 Abbildungen im Text. (XVIII, 1190 S. gr. 8^o) 1916. Mk 35.50, geb. Mk 40.—

Inhalt: I. Teil. **Allgemeine Naturgeschichte der Protozoen.** I. Allgemeine Morphologie der Protozoen. II. Allgemeine Physiologie der Protozoen. III. Die Fortpflanzung der Protozoen. IV. Biologie der Protozoen. V. System der Protozoen. VI. Technik der Protozoenuntersuchung. — II. Teil: **Spezielle Naturgeschichte der Protozoen.** Stamm: Protozoa. I. Unterstamm: Plasmodroma. 1. Klasse: Mastigophora. (Flagellaten oder Geißelinfusorien). 1. Phytomastigina. 2. Zoomastigina. II. Klasse: Rhizopoda. III. Klasse: Sporozoa. 1. Telosporidia. 2. Neosporidia. II. Unterstamm: Ciliophora. I. Klasse: Ciliata. 1. Aspirigera. 2. Spirigera. II. Klasse: Suctoria. — Sachregister.

Deutsche Mediz. Wochenschrift vom 15. Febr. 1917, 43. Jahrg., Nr. 7:

... Alles in allem haben wir das ausgezeichnete Ergebnis einer überaus großen, staunenswerten Arbeit vor uns, das grundlegende, unentbehrliche Werk der Protozoenkunde.

Centralblatt f. allg. Pathologie. 1917, Nr. 12:

... Ueberall sind ausgezeichnete Abbildungen zur Erläuterung des Textes vorhanden, überall ist die Literatur erschöpfend berücksichtigt und angegeben. Eine klare und jedem Verständnis angepaßte Darstellung durchzieht alle Seiten des Buches. Auch die neue Auflage des „Doflein“ ist also ein Musterwerk auf der Höhe unserer jetzigen Erkenntnis. Es kann jedem, der sich mit dem Gegenstande beschäftigen will, ob Arzt, ob Naturwissenschaftler, auf das wärmste empfohlen werden. Bonhoff (Marburg).

Zeitschrift für Immunitätsforschung. Referate. 1912:

In der Tat wird ja auch wohl niemand, der sich mit irgendeinem Gebiete der Biologie befaßt, dieses treuen Ratgebers zu entraten vermögen. . . . Das Werk, welches zu den hervorragendsten Erscheinungen auf dem Gebiete der modernen biologischen Forschung gehört, möge allen, die auf dem Gebiete der Protozoenkunde selbst oder auf einem Nachbargebiete arbeiten, wärmstens empfohlen sein.

Graetz-Hamburg.

Brachyura. Mit einem Atlas von 68 Figuren, 58 Tafeln, einer Texttafel und Karten im Text. (Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition. Bd. VI.) (Text: 314 S.) gr. Fol. 1904. Mk 120.—

Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen.

Mit 4 Tafeln und 16 Textfiguren. (Abdruck aus der „Festschrift zum 60. Geburts-tag Richard Hertwigs“. Bd. III.) (IV, 76 S. Lex. 8^o) 1910. Mk 11.—

Probleme der Protistenkunde.

I. Die Trypanosomen, ihre Bedeutung für Zoologie und Kolonialwirtschaft. (57 S. gr. 8^o) 1909. Mk 1.20

II. Die Natur der Spirochaeten. (VI, 36 S. gr. 8^o) 1911. Mk 1.20

Zell- und Protoplasmastudien.

Erstes Heft: **Zur Morphologie und Physiologie der Kern- und Zellteilung.** Nach Untersuchungen an Noctiluca und anderen Organismen. Mit 4 Tafeln und 23 Textabbildungen. (Abdr. a. d. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. XIV.) 1900. Mk 7.—

Zweites Heft: **Untersuchungen über das Protoplasma und die Pseudopodien der Rhizopoden.** Mit 4 Tafeln und 9 Abbildungen im Text. (Abdruck aus „Zoologische Jahrbücher“. Abt. für Anatomie und Ontogenie der Tiere. 39. Bd.) II, 50 S. gr. 8^o) 1916. Mk 6.—

Handwritten Title

Handwritten text, mostly illegible due to fading and bleed-through.

POLSKA AKADEMIA NAUK
BIBLIOTEKA
Instytutu im. M. Nenckiego

3792