Physiologische

Charakteristik der Zelle.

Von

Dr. F. Schenck

Privatdocent der Physiologie in Würzburg.

Würzburg

A. Stubers Verlag (C. Kabitzsch).

1899.

Meinem Lehrer

Eduard Pflüger

als Festgabe

zu seinem siebzigsten Geburtstagsfeste

(7. Juni 1899)

in Dankbarkeit und Verehrung

gewidmet.

Vorwort.

Die vorliegende Schrift bietet, wie ich zur Vermeidung von Mifsverständnissen von vornherein betonen will, dem Fachgenossen nicht etwa principiell Neues, sei es hinsichtlich der Anschauungen über die physiologischen Eigenschaften der Zelle, sei es hinsichtlich der Thatsachen, auf welche diese Anschauungen gegründet sind. Im Gegentheil — der sachkundige Leser wird leicht erkennen, dafs die hier vorgebrachten Lehren von hervorragenden Forschern in der Specialliteratur schon niedergelegt sind. Wenn ich es trotzdem wage, den Aufsatz der Öffentlichkeit zu übergeben, so bedarf das daher einiger Worte der Rechtfertigung.

Wenn man heutzutage in den verbreitetsten Lehrbüchern der Physiologie des Menschen Aufschluss sucht über die Frage, welche physiologische Bedeutung dem Aufbau unseres Organismus aus Zellen zukommt, so wird man enttäuscht sein, darüber kaum etwas zu finden. Wer freilich die Sachlage kennt, wird aus diesem Mangel den Verfassern der Lehrbücher keinen Vorwurf machen können. Denn zur Begründung einer physiologischen Zellenlehre liegt gegenwärtig nur spärliches Thatsachenmaterial vor und man kommt daher in dieser Lehre nicht über einige Vermuthungen hinaus. Trotzdem scheint es mir an der Zeit — und ich möchte durch den vorliegenden Aufsatz dazu mitwirken, dafs in den Lehrbüchern die hier aufgeworfene Frage eingehender discutirt wird, weil die Unter-

lassung dieser Discussion zu Mifsverständnissen führen kann und auch geführt hat.

Der einseitig morphologisch geschulte Biologe wird nämlich leicht geneigt sein, dem Physiologen vorzuwerfen, man habe die Zelle, die doch in der Morphologie überall im Vordergrund der Betrachtung steht, nicht genügend in der physiologischen Forschung berücksichtigt, es sei die höchste Zeit, dafs der Physiologe sich mehr um die Zelle kümmere, da er sonst keine wesentlichen Fortschritte auf dem Gebiete der allgemeinen Physiologie machen könne. Ja dieser Vorwurf wird uns nicht nur von morphologischer Seite gemacht, sondern auch von manchen, die sich zu den Physiologen rechnen. Von einem jüngeren physiologischen Autor nämlich ist in den letzten Jahren der Grundsatz aufgestellt worden, dafs alle allgemeinen Lebenseigenschaften auf das Zellprincip zurückgeführt werden müfsten, dafs mithin die allgemeine Physiologie identisch sei mit Cellularphysiologie. Dieser Grundsatz scheint trotz einiger merkwürdigen Consequenzen, zu denen er geführt hat, bei vielen Biologen Beachtung und Anerkennung gefunden zu haben. Ich glaube aber nicht zu irren, wenn ich behaupte, dafs wohl die meisten Physiologen diese Lehre nicht nur nicht billigen, sondern sogar verwerfen, weil sie der allgemeinen physiologischen Forschung hinderlich erscheint. Man hat denn auch Einwände gegen die in Rede stehende Lehre erhoben; weil diese Einwände aber in der physiologischen Specialliteratur versteckt liegen und daher in weiteren Kreisen, die sich für biologische Fragen interessiren, kaum bekannt geworden sein dürften und weil der Vertreter jener Lehre die ihm unbequemen Einwände mit Stillschweigen übergangen hat, so erschien es mir nicht überflüssig, die allgemeinen physiologischen Eigenschaften der Zelle ausführlicher in einer

besonderen Schrift zu erörtern und dabei zu zeigen, warum die Cellularphysiologie nicht mit der allgemeinen Physiologie identificirt werden darf.

Dafs gerade ich dies unternehme, möge man defshalb entschuldigen, weil ich im Anschluss an eigene Untersuchungen Antheil genommen habe an der Erörterung der Frage, inwieweit die Zelle zur Erklärung mancher allgemein physiologischer Erscheinungen heranzuziehen ist.

Ich hielt es für gerechtfertigt, die vorliegende Schrift demjenigen zu seinem Ehrentage zu widmen, der mich in den hier vertretenen Anschauungen erzogen hat, und dem die allgemeine Physiologie einen der gröfsten Fortschritte verdankt, da er die Möglichkeit eröffnet hat, die allgemeinen Lebenseigenschaften aus der Constitution der „lebendigen" Eiweissmolecüle, — also nicht aus dem Zellprincip — zu erklären.

Würzburg, im Juni 1899.

Dr. F. Schenck.

Inhaltsverzeichniss.

Die im Text angeführten Zahlen verweisen auf das Literaturverzeichnifs am Schlufs.

§ 1. Einleitung und Fragestellung.

Als vor etwa 60 Jahren SCHLEIDEN und SCHWANN den Satz begründet hatten, dass alle Pflanzen und Thiere aus Zellen aufgebaut sind, da eröffnete sich der morphologischen Forschung ein weites Feld, auf dem die wichtigsten Entdeckungen zu machen waren. Alle einsichtsvollen Histologen arbeiteten von da ab mit rastlosem Eifer und mit grossen Erfolgen an dem weiteren Ausbau und der eingehenden Begründung der Zellenlehre, so dass heutzutage die ganze Morphologie beherrscht wird von der Lehre, dass die Zelle das morphologische Element aller Lebewesen ist.

Auch für andere biologische und medicinische Disciplinen trug die Zellenlehre reiche Früchte. So sei nur erinnert an VIRCHOW's classische „Cellularpathologie", auf welcher die moderne pathologische Anatomie fusst.

Was liegt da näher, als zu erwarten, dass auch auf dem Gebiete der physiologischen Forschung von der Zellenlehre die Führung hätte übernommen werden müssen. Thatsächlich wurde auch bald die Ansicht laut, dass die Zelle nicht nur das anatomische, sondern auch das physiologische Element der Lebewesen sei, dass in ihr der „Elementarorganismus" gesucht werden müsse, der durch eigene Thätigkeit sich erhalte und weiter bilde, und dass der vielzellige Organismus in physiologischer Hinsicht als „Zellenstaat" aufzufassen sei, oder gar als „Zellen-

republik", deren Lebensäusserungen sich zusammensetzen aus den Lebenserscheinungen der einzelnen selbstständigen Elementarorganismen, aus denen sie bestehe. In einer Cellularphysiologie erblickte man daher den wahren Ausgangspunkt der biologischen Forschung, die Angel, um die jede weitere Erkenntniss in diesem Gebiete sich dreht. Diese Ansicht findet man auch gegenwärtig noch vielfach vertreten, aber merkwürdiger Weise hauptsächlich in nichtphysiologischen Kreisen. Im Vergleich zu der Rolle, welche die Zellenlehre bei den Morphologen spielt, findet sie in der Physiologie weniger Berücksichtigung, in vielen wichtigen Abschnitten der Physiologie, z. B. in den für die allgemeine Physiologie grundlegenden Lehren vom Kraft- und Stoffwechsel findet die „Zelle" kaum Erwähnung. Bei oberflächlicher Betrachtung dieses Sachverhaltes könnte man daher meinen, Verworn habe Recht, wenn er der modernen Physiologie vorwirft, sie sei hinsichtlich der Erforschung der Lebenserscheinungen auf falschem Wege und weiterhin sagt[1]):

„Längst hat uns die Zellenlehre gezeigt, dass die Zelle der Elementarbaustein des lebendigen Körpers, der „Elementarorganismus" ist, in dem die Lebensvorgänge ihren Sitz haben; längst haben Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Zoologie und Botanik die Bedeutung dieser Thatsache erkannt und längst hat das mächtige Aufblühen dieser Wissenschaften die Fruchtbarkeit der cellularen Forschungsweise glänzend bewiesen. Nur in der Physiologie hat man erst in der jüngsten Zeit angefangen, die einfache und mit so logischer Schärfe auftretende Consequenz zu beachten, dass, wenn die Physiologie die Erforschung der Lebenserscheinungen als ihre Aufgabe

betrachtet, dass sie dann die Lebenserscheinungen an dem Orte untersuchen muss, wo sie ihren Sitz haben, wo der Heerd der Lebensvorgänge ist, d. i. in der Zelle. Will daher die Physiologie sich nicht bloss damit begnügen, die bisher gewonnenen Kenntnisse von den groben Leistungen des menschlichen Körpers noch weiter zu vertiefen, sondern liegt ihr daran, die elementaren und allgemeinen Lebenserscheinungen zu erklären, so kann sie das nur erreichen als Cellularphysiologie".

„Es könnte paradox erscheinen, dass erst fünfunddreissig Jahre nachdem Rudolf Virchow in seiner „Cellularpathologie" das cellulare Princip als die Grundlage der gesammten organischen Forschung erklärt hat, eine Grundlage, auf der sich jetzt in der That alle unsere medicinischen Vorstellungen aufbauen, dass jetzt erst die Physiologie beginnt, aus einer Organphysiologie zu einer Zellphysiologie sich zu entwickeln u. s. f."

Diese Ausführungen Verworn's geben indess zu Bedenken Anlass, denn bei eingehenderer Ueberlegung ergiebt sich, dass noch eine andere Möglichkeit besteht, um die ablehnende Haltung der Physiologie gegenüber der Vorherrschaft der Zellenlehre begreiflich zu machen. Sollte vielleicht diese Lehre nicht den Anforderungen entsprochen haben, die der Physiologe an sie stellen müsste? Sollte es sich herausgestellt haben, dass sie für die allgemein-physiologische Forschung zum mindesten nicht förderlich, vielleicht sogar hinderlich ist?

Ich hoffe im Folgenden zeigen zu können, dass letzteres der Fall ist und dass der cellular-physiologische Standpunkt in den physiologischen Lehren nicht zur Herrschaft gekommen ist weniger, weil man seine Bedeutung

bisher verkannt hat, sondern vielmehr weil er als zu einseitig schon längst überwunden ist – gerade so wie auch in der Pathologie die Erkenntniss sich Bahn gebrochen hat, dass die Cellularpathologie zwar für recht Vieles, aber durchaus nicht für Alles nütze ist.

„Die Zelle ist ein Klümpchen von Protoplasma – auch Cytoplasma genannt –, das in seinem Inneren einen besonders geformten Bestandtheil, den Kern einschliesst"

so lautet die Definition der Zelle, welche gegenwärtig auf Grund der histologischen Untersuchungen gegeben wird[2]). Protoplasma und Kern sind also die Gebilde, welche sich in allen Zellen finden, und die Cellularphysiologie wird sich daher mit der Function dieser Gebilde zu beschäftigen haben.

Uebrigens haben neuere Untersuchungen ergeben, dass wahrscheinlich alle Zellen noch ein drittes Gebilde enthalten, die Centralkörper oder Centrosomen, welche in Form zweier äusserst kleiner Körperchen meist im Protoplasma zur Seite des Kernes, seltener im Kern selbst liegen. Diese spielen eine wichtige Rolle bei der Neubildung der Zellen durch die Zelltheilung und wir werden sie daher auch nöthigen Falls in den Kreis unserer Betrachtungen zu ziehen haben.

Dass die Zusammensetzung jeder Zelle aus Protoplasma und Kern eine bestimmte physiologische Bedeutung hat, und dass diesen beiden Gebilden zusammen eine für alle Zellen charakteristische Verrichtung zufällt, kann nicht zweifelhaft sein. Wenn wir nun aber die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Zelle ge-

nauer formuliren wollen, müssen wir Folgendes bedenken:

Es giebt keine lebendige Substanz, die nicht in Zellen vorkäme und demnach spielen sich auch sämmtliche Lebensvorgänge in Zellen ab. Mithin müsste eine Cellularphysiologie im weitesten Sinne die ganze Physiologie, als die Lehre von den Lebensvorgängen umfassen.

Doch in diesem weitesten Sinne wird der Begriff der „Cellularphysiologie“ nicht gefasst, auch nicht von denen, welche die Physiologie in einseitig cellularphysiologische Bahnen zu drängen suchen. Wenn die Physiologie überhaupt identisch wäre mit Cellularphysiologie, würde es ja auch widersinnig sein, ihr einen Vorwurf daraus zu machen, dass sie die Cellularphysiologie vernachlässige.

Der Begriff der „Cellularphysiologie“ wird also enger zu fassen sein. Die Cellularphysiologie bildet nur einen Theil der ganzen Physiologie aus folgendem Grunde:

Einerseits kann die Cellularphysiologie nicht solche physiologische Vorgänge zum Gegenstand ihrer Erörterung haben, welche gebunden sind an das Zusammenwirken einer Gruppe von mehreren verschiedenartigen Zellen. Beispielsweise kommt eine Reflexbewegung bei den höheren Thieren zu Stande durch das physiologische Zusammenwirken dreier Arten von Zellen, der Sinneszelle, der Nervenzelle und der Muskelzelle. Eine einzelne dieser Zellen genügt nicht, um die Reflexbewegung zu Stande zu bringen, daher ist die Reflexbewegung nicht ein Vorgang, der in jeder Zelle auftreten kann, und ihre Erörterung gehört daher nicht in die Cellularphysiologie im engeren Sinne.

Anderseits fallen aber nicht einmal alle die Vorgänge, die sich in jeder Zelle abspielen, der Cellularphysiologie im engeren Sinne zu. Denn aus der Thatsache, dass diese Vorgänge sich in den Zellen abspielen, folgt noch nicht, dass sie gebunden sind an das physiologische Zusammenwirken sämmtlicher charakteristischer Zellbestandtheile. Es könnten manche dieser Vorgänge auch noch in Theilen von Protoplasma oder Kern zu Stande kommen und zwar derart, dass ihr Verlauf unabhängig wäre von dem Zusammenwirken aller Zellbestandtheile. Derartige Vorgänge würden also nicht auf Functionen der ganzen Zelle, sondern nur einzelner selbstständig functionirender Zellbestandtheile zu beziehen sein, und die Auffassung und Erforschung dieser Vorgänge könnte geschehen, ohne dass man von dem Wesen der Zelle, in denen sie sich abspielen, etwas weiss; denn dass die Materie, in welcher sich ein bestimmter physiologischer Vorgang vollzieht, gerade in einer Zelle liegt, könnte für den Ablauf dieses Vorgangs etwas ganz Nebensächliches sein, und der Vorgang könnte sogar noch dann statt haben, wenn man jene Materie aus dem Verbande mit den übrigen Zelltheilen herausnimmt. Dieser Vorgang würde daher auch nicht der Cellularphysiologie zufallen.

Die Cellularphysiologie hat vielmehr die Frage zu beantworten, welche physiologischen Verrichtungen jeder ganzen Zelle, das heisst den für jede Zelle charakteristischen Bestandtheilen zusammen zukommen. Es darf vermuthet werden, dass die ganze Zelle für gewisse physiologische Verrichtungen eine physiologische Einheit oder

ein physiologisches Element darstellt, d. h. ein organisirtes Gebilde, das zur Ausübung seiner ihm zukommenden Function des physiologischen Zusammenhangs und Zusammenwirkens seiner wesentlichen Bestandtheile bedarf. Wird dieser Zusammenhang aufgehoben, das Zusammenwirken gehemmt, so fällt auch die betreffende Function aus, während die Functionen, die nur den einzelnen Theilen ohne Rücksicht auf ihren Zusammenhang untereinander zukommen, dann noch weiter in Erscheinung treten können.

Wenn also auch die lebendige Substanz uns immer als in der morphologischen Form der Zelle enthalten entgegentritt, so braucht doch noch nicht jede Lebensäusserung nothwendiger Weise eine eigentliche Zellenfunction zu sein. Die Thatsache, dass alle lebendige Substanz in Zellen enthalten ist, zwingt demnach nicht zu dem Schlusse, dass alle Lebensvorgänge an das Zusammenwirken der charakteristischen Zellbestandtheile gebunden sind, ebensowenig wie die Thatsache, dass der Culturmensch in Häusern wohnt, nicht zu dem Schlusse zwingt, dass das Wohnen in Häusern nothwendige Vorbedingung ist für die Arbeit, die der Mensch in seinem Hause zu verrichten pflegt. Es könnten auch in der Zelle, als wie in einem Gehäuse einzelne Theile lebendiger Substanz enthalten sein, die in ihren Functionen nicht direct abhängig sind von dem Zusammenwirken sämmtlicher wesentlicher Zellbestandtheile, die also eine gewisse functionelle Selbstständigkeit besitzen. Ihre Function dürfte man nicht als Function der ganzen Zelle bezeichnen.

Die Frage nach der Stellung, die der Cellularphysiologie in der gesammten Physiologie zukommt, oder

die Frage nach der Bedeutung, welche sie für die Entwicklung der physiologischen Wissenschaft hat, wird nun erst zu entscheiden sein, wenn man weiss, welche Lebensäusserungen auf Functionen der ganzen Zelle beruhen. Wenn sämmtliche allgemeinen Lebenserscheinungen oder doch wenigstens die wichtigsten auf dem Zusammenwirken der charakteristischen Zellbestandtheile beruhen, dann wird die Cellularphysiologie allerdings die Führung in der allgemeinen Physiologie zu übernehmen haben. Wenn es sich aber herausstellen sollte, dass der Zelle, als Ganzes genommen, nur einzelne physiologische Verrichtungen und nicht einmal die besonders hervortretenden zukommen, dann wird man berechtigt sein, gegen die Vorherrschaft der Cellularphysiologie Einspruch zu erheben.

---

§ 2. Die Beziehungen der Zelle zum physiologischen Individuum.

Die Morphologen bezeichnen die Zelle als morphologisches Element, oder als morphologische Einheit, und es wurde vorhin schon gesagt, es müsse der morphologischen Einheit auch eine physiologische entsprechen. Hier ist nun ganz besonders zu betonen, dass mit diesem Namen „physiologische Einheit“ oder „physiologisches Element“, den wir der Zelle geben, über ihre Function noch gar nichts ausgesagt ist. Von einseitig cellular-physiologischer Seite ist der Begriff der „physiologischen Einheit“ irriger Weise so aufgefasst worden, als ob er ohne Weiteres gleichbedeutend wäre dem, was man auch als ganzes selbstständig existenzfähiges Lebewesen, oder als „physiologisches Individuum“ oder auch meist kurz als Organismus bezeichnet. Demgegenüber muss aber darauf aufmerksam gemacht werden, dass man in der Physiologie auch andere Dinge „Einheiten“ oder „Elemente“ nennt, nämlich Theile eines Individuums. So bezeichnet z. B. Herbert Spencer als „physiological units“ die Theilchen, die er als Träger der Erbmasse ansieht, und die seiner Ansicht nach eine Mittelstellung zwischen Zellen und chemischen Molecülen einnehmen, d. s. also Molecülgruppen, aus denen die Zellen erst zusammengesetzt sind. So spricht man ferner von dem contractilen Element und versteht darunter die kleinsten contractilen Theilchen, aus denen die Muskelfibrillen aufgebaut sind. So redet man von lichtempfindlichen Elementen oder

„Seheinheiten“ und versteht darunter den Stäbchen- und Zapfenmosaik der Netzhaut.

Die hier als Beispiele angeführten physiologischen Einheiten dienen sehr verschiedenen Functionen. Wenn man demnach ein Ding eine physiologische Einheit nennt, so ist in diesem Namen noch nicht implicite die Angabe einer bestimmten Function dieses Dinges gegeben und wenn wir weiterhin die Zelle sowohl morphologisches als physiologisches Element nennen, so sagen wir dadurch über die Verrichtung der Zelle also thatsächlich nichts aus.

Man hat sich dies in der Zellenlehre, wie schon erwähnt, nicht immer klar gemacht und einige Verwirrung dadurch angerichtet, dass man die „physiologische Einheit“ ohne Weiteres identisch setzte dem „selbstständig existenzfähigen Organismus“. In diesem Sinne wird oft der Name „Elementarorganismus“ für die Zelle gebraucht. Im Folgenden soll zunächst gezeigt werden, dass dieser Name unangebracht, ja verwerflich ist, weil er zu grossen Missverständnissen Anlass geben kann.

Die Bezeichnung „Elementarorganismus“ stammt von Bruecke. Dieser sagt hierüber[3]):

„Ich nenne die Zellen Elementarorganismen, wie wir die Körper, welche bis jetzt chemisch nicht zerlegt worden sind, Elemente nennen. So wenig die Unzerlegbarkeit dieser bewiesen ist, so wenig können wir die Möglichkeit in Abrede stellen, dass nicht vielleicht die Zellen selbst noch wiederum aus anderen, noch kleineren Organismen zusammengesetzt sind, welche zu ihnen in einem ähnlichen Verhältniss stehen, wie die Zellen zum Gesammtorganismus; aber wir haben bis jetzt keinen Grund dies anzunehmen.“

Diese Worte, welche Bruecke vor beinahe 40 Jahren niedergeschrieben hat, zu der Zeit als die Zellenlehre noch in der Entwicklung begriffen war, geben jetzt zu Bedenken Anlass, denn abgesehen davon, dass die Zellen, wie man jetzt weiss, in physiologischer Hinsicht noch zerlegbar sind — man nimmt ja an isolirten Zellstücken noch manche Lebenserscheinungen wahr — ist der Name Organismus hier bedenklich, weil man damit dasselbe zu bezeichnen pflegt, was man auch „physiologisches Individuum" oder selbstständig existenzfähiges Lebewesen nennt. Wenn man das Wort in diesem Sinne braucht, darf man die Zellen nicht schlechtweg Organismen nennen, denn es giebt zwar Zellen, welche Organismen in diesem Sinne sind, z. B. die einzelligen Lebewesen, die Protisten, aber es giebt auch anderseits Zellen, die nicht solche Organismen sind. Zu den Letzteren gehören manche Zellen der höheren vielzelligen Lebewesen, die nicht für sich allein, sondern nur in physiologischem Zusammenhang mit anderen Zellen existenzfähig sind, weil in ihnen als den Theilen eines Lebewesens einzelne physiologische Verrichtungen besonders stark ausgebildet, andere dagegen mehr oder weniger rückgebildet und von anderen Zellen übernommen sind. Hier bilden also viele Zellen zusammen den Organismus oder das physiologische Individuum; die zur Erhaltung des Lebens nöthigen Verrichtungen sind auf verschiedene Zellen des Individuums vertheilt. So ist beispielsweise eine Muskelzelle oder eine Nervenzelle eines Thieres kein physiologisches Individuum, weil sie nicht selbstständig weiter leben kann, wenn sie aus dem Thierkörper ausgeschnitten ist. Wenn man also Zellen dieser Art auch Organismen nennt, so muss man sich

Metameren, Personen, Stöcke). Betreffs der Beziehung zwischen morphologischen und physiologischen Individuen sagt er aber aus: „Jede der Ordnungen von morphologischen Individuen tritt in bestimmten Organismen als physiologische Individualität auf.“ Haeckel sieht demnach die Zellen, aus denen ein morphologisches Individuum höherer Ordnung zusammengesetzt ist, wohl als morphologische, nicht aber alle als physiologische Individuen an — und er steht somit in principiellem Gegensatz zu Verworn, der jeder Zelle physiologische Individualität zusprechen möchte.

Auch den Begriff des „virtuellen physiologischen Individuums“ finden wir bei Haeckel, aber er giebt hierfür eine ganz andere Definition, als den Anschauungen Verworn's entspricht. Haeckel unterscheidet nämlich drei Erscheinungsweisen oder Arten des physiologischen Individuums, und zwar:

1. Das actuelle physiologische Individuum ist jedes vollständig entwickelte organische Individuum, welches den höchsten Grad morphologischer Individualität erreicht hat, der ihm als reifen ausgewachsenen Repräsentanten der Species zukommt. Beispiel eines einzelligen actuellen physiologischen Individuums ist ein Protist.

2. Das virtuelle physiologische Individuum ist jedes unentwickelte organische Individuum, so lange es noch nicht den höchsten Grad morphologischer Individualität erreicht hat, welcher ihm als reifen ausgewachsenen Repräsentanten der Species zukommt und zu welchem es sich entwickeln kann. Beispiel eines virtuellen Individuums, das aus e i n e r Zelle besteht, ist eine Eizelle.

3. Das partielle oder scheinbare physiologische Individuum ist jeder Theil eines organischen Individuums, welcher die Fähigkeit besitzt, nach seiner Ablösung von dem virtuellen oder actuellen Individuum längere oder kürzere Zeit sich selbst zu erhalten und als scheinbares Individuum seine Existenz unabhängig zu führen, ohne sich jedoch zum actuellen physiologischen Individuum entwickeln zu können. Als Beispiel einzelliger scheinbarer Individuen führt HAECKEL die Leucocyten und die Flimmerepithelzellen an.

Von VERWORN's Auffassung unterscheidet sich also diejenige HAECKEL's insofern ganz wesentlich, als letzterer nicht ohne weiteres jede Zelle zu den physiologischen Individuen, sei es nun den actuellen, sei es den virtuellen oder den scheinbaren rechnet. Eine Muskel- oder Nervenzelle beispielsweise darf nach HAECKEL nicht zu den physiologischen Individuen gezählt werden.

Aehnliche Anschauungen über das „physiologische Individuum", wie diejenigen HAECKEL's, finden sich bei O. HERTWIG, der dieselben in seinem Lehrbuche: „die Zelle und die Gewebe"[6]) entwickelt, und der also auch im Gegensatz zu VERWORN steht. Auf die Ausführungen HERTWIG's sei besonders verwiesen, weil sich in ihnen auch noch treffende Bemerkungen über die von anderen Autoren geäusserten Ansichten betreffend die organische Individualität befinden.

Es dürfte sich demnach empfehlen, die Bezeichnung „Elementarorganismus" oder „physiologisches Individuum" für die Zelle in Zukunft ganz zu vermeiden; denn gerade durch diese Namen scheint die Verwirrung angerichtet zu sein, welche darin zum Ausdruck kommt, dass man

Metameren, Personen, Stöcke). Betreffs der Beziehung zwischen morphologischen und physiologischen Individuen sagt er aber aus: „Jede der Ordnungen von morphologischen Individuen tritt in bestimmten Organismen als physiologische Individualität auf.“ HAECKEL sieht demnach die Zellen, aus denen ein morphologisches Individuum höherer Ordnung zusammengesetzt ist, wohl als morphologische, nicht aber alle als physiologische Individuen an — und er steht somit in principiellem Gegensatz zu VERWORN, der jeder Zelle physiologische Individualität zusprechen möchte.

Auch den Begriff des „virtuellen physiologischen Individuums“ finden wir bei HAECKEL, aber er giebt hierfür eine ganz andere Definition, als den Anschauungen VERWORN's entspricht. HAECKEL unterscheidet nämlich drei Erscheinungsweisen oder Arten des physiologischen Individuums, und zwar:

1. Das actuelle physiologische Individuum ist jedes vollständig entwickelte organische Individuum, welches den höchsten Grad morphologischer Individualität erreicht hat, der ihm als reifen ausgewachsenen Repräsentanten der Species zukommt. Beispiel eines einzelligen actuellen physiologischen Individuums ist ein Protist.

2. Das virtuelle physiologische Individuum ist jedes unentwickelte organische Individuum, so lange es noch nicht den höchsten Grad morphologischer Individualität erreicht hat, welcher ihm als reifen ausgewachsenen Repräsentanten der Species zukommt und zu welchem es sich entwickeln kann. Beispiel eines virtuellen Individuums, das aus einer Zelle besteht, ist eine Eizelle.

3. Das partielle oder scheinbare physiologische Individuum ist jeder Theil eines organischen Individuums, welcher die Fähigkeit besitzt, nach seiner Ablösung von dem virtuellen oder actuellen Individuum längere oder kürzere Zeit sich selbst zu erhalten und als scheinbares Individuum seine Existenz unabhängig zu führen, ohne sich jedoch zum actuellen physiologischen Individuum entwickeln zu können. Als Beispiel einzelliger scheinbarer Individuen führt HAECKEL die Leucocyten und die Flimmerepithelzellen an.

Von VERWORN's Auffassung unterscheidet sich also diejenige HAECKEL's insofern ganz wesentlich, als letzterer nicht ohne weiteres jede Zelle zu den physiologischen Individuen, sei es nun den actuellen, sei es den virtuellen oder den scheinbaren rechnet. Eine Muskel- oder Nervenzelle beispielsweise darf nach HAECKEL nicht zu den physiologischen Individuen gezählt werden.

Aehnliche Anschauungen über das „physiologische Individuum", wie diejenigen HAECKEL's, finden sich bei O. HERTWIG, der dieselben in seinem Lehrbuche: „die Zelle und die Gewebe"[6]) entwickelt, und der also auch im Gegensatz zu VERWORN steht. Auf die Ausführungen HERTWIG's sei besonders verwiesen, weil sich in ihnen auch noch treffende Bemerkungen über die von anderen Autoren geäusserten Ansichten betreffend die organische Individualität befinden.

Es dürfte sich demnach empfehlen, die Bezeichnung „Elementarorganismus" oder „physiologisches Individuum" für die Zelle in Zukunft ganz zu vermeiden; denn gerade durch diese Namen scheint die Verwirrung angerichtet zu sein, welche darin zum Ausdruck kommt, dass man

die Cellularphysiologie in den Vordergrund der physiologischen Forschung zu drängen sucht.

Aus den bisherigen Erörterungen ergeben sich hinsichtlich der Beziehung der Zelle zur physiologischen Individualität folgende beiden Sätze:

1. Nicht jede Zelle ist ein physiologisches Individuum, d. i. ein selbstständig existenzfähiges Lebewesen.

2. Weil es sowohl einzellige, als vielzellige Individuen giebt, so muss die physiologische Individualität unabhängig sein von der Art des zelligen Aufbaus der Lebewesen.

Wir dürfen aber noch weiter gehen. Den Zellen der höheren Organismen mangelt nicht nur die physiologische Individualität: nicht einmal in morphologischem Sinne können wir sie streng genommen als Elemente ansehen. Denn durch die histologische Forschung ist in den beiden letzten Jahrzehnten festgestellt worden, dass die vielzelligen Organismen gar nicht aus Zellen bestehen, die von einander streng gesondert und getrennt, nur nebeneinander gelagert den Organismus bilden, sondern dass das Protoplasma benachbarter Zellen durch feinste Protoplasmafäden mit einander verbunden ist. Die Botanik lehrt uns, dass in den Cellulosemembranen, welche die einzelnen Zellen von einander abgrenzen, feinste Poren enthalten sind, durch welche sehr schwer sichtbar zu machende Protoplasmafäden hindurchtreten und den protoplasmatischen Inhalt einer Zelle mit dem ihrer Nachbarn verbinden. Ebenso sind im thierischen Körper Verbindungen der Zellen unter einander durch Protoplasmabrücken nachgewiesen; man hat sie beobachtet nicht nur

zwischen Zellen gleicher Art, z. B. zwischen den Bindegewebszellen, den Epithelzellen, den Muskelzellen, den Eizellen, sondern man hat die Zusammenhänge auch gefunden zwischen Zellen verschiedenartiger Gewebsformen, z. B. zwischen Endothel- und glatten Muskelzellen, zwischen Epithel- und Bindegewebszellen[7]).

Man hat demnach allen Grund, anzunehmen, dass die Zellen höherer Organismen vielleicht alle durch Protoplasmabrücken unter einander vereinigt sind und dass der sogenannte vielzellige Organismus gar nicht aus einzelnen getrennten Zellen besteht, sondern nur eine grosse zusammenhängende Protoplasmamasse mit vielen eingestreuten Kernen darstellt, morphologisch und physiologisch vergleichbar den einzelligen, aber vielkernigen Organismen, die man besonders im Pflanzenreiche kennt und hauptsächlich unter den Schlauchalgen und Pilzen findet.

Von welcher physiologischen Bedeutung die eben erwähnten Protoplasmabrücken sind, erhellt aus einem schönen Experimente von Pfeffer[8]). Wenn man eine Pflanzenzelle in ein kernhaltiges und ein kernloses Stück theilt, so nimmt man wahr, dass nur das erstere an der Wundfläche die Cellulosemembran neu bildet. Der kernfreie Theil kann die Cellulosemembran nicht mehr neubilden. Die Bedeutung dieser Thatsache wird uns später noch mehr beschäftigen, hier sei erwähnt, dass Pfeffer die Neubildung der Membran auch seitens eines kernfreien Stückes beobachtet hat, wenn dieses Stück noch durch die feinen Protoplasmafäden mit dem kernhaltigen Inhalt einer Nachbarzelle in Verbindung war. Diese Versuche wurden an verschiedenen pflanzlichen Gebilden,

z. B. an Blatt- und Wurzelhaaren von Cucurbita, an Moosprotonemen u. a. angestellt. Die Zellen lassen sich hier in der gewünschten Weise präpariren. Durch die feinsten Protoplasmafäden, welche die Scheidewand der Zellen durchdringen, kann also der Vorgang vermittelt werden, der zur Hautbildung führt.

Dem Thierphysiologen steht auf seinem Gebiet aber noch ein weit besseres Beispiel zur Verfügung, durch welches der physiologische und demnach wohl auch morphologische Zusammenhang der Zellen höherer Thiere bewiesen wird. Das Nervensystem der Thiere mit seinen Adnexen, den reizaufnehmenden Sinnesorganen und den Erfolgsorganen, vor allem den Muskeln documentirt sich nämlich trotz seines Aufbaus aus Millionen verschiedenartiger Zellen in funktioneller Hinsicht als ein zusammenhängendes Ganze, als eine funktionelle Einheit. In wie weit der functionelle Zusammenhang der Theile des Nervensystem besteht, erhellt wohl am besten aus der Thatsache, dass Reizung jeder Sinnesnervenfaser unter Umständen auf reflectorischem Wege, also auf dem Wege der Reizübertragung durch das Nervensystem hindurch Erregung jedes Skeletmuskels zur Folge haben kann. Unter normalen Verhältnissen tritt zwar diese ausgedehnte Reizübertragung nicht auf, weil die Reize nur bestimmte Bahnen im Centralnervensystem einschlagen. Man kann aber den Nachweis des Zusammenhangs erbringen, wenn man die Erregbarkeit des Nervensystems künstlich z. B. durch Strychninvergiftung erhöht. Dann erhält man — als Ausdruck der ausgedehnten functionellen Verknüpfung aller Theile des Nervensystems und seiner Adnexe — bei Reizung irgend eines beliebigen beschränkten Sinnes-

gebietes reflectorische Krämpfe, an denen sich die ganze Körpermuskulatur betheiligen kann.

Hier ist übrigens noch eine Thatsache aus dem Gebiete der Nervenpathologie von grösstem Interesse, weil sie besonders klar zeigt, wie wenig berechtigt man ist, die Zelle als physiologisches Individuum, d. i. als selbstständig existenzfähiges Lebewesen zu bezeichnen. Wenn man eine Nervenfaser durchschneidet, so stirbt das Stück der Nervenfaser, welches so aus dem Zusammenhang mit seiner Nervenzelle gebracht worden ist, ab. Aber es sterben nicht nur unter diesen Umständen die abgetrennten Stücke Nervenfasern ab, sondern oft sogar noch die Zellen, welche durch die Durchschneidung aus dem functionellen Zusammenhang mit dem Nervensystem gebracht worden sind. Wenn man z. B. einen motorischen Nerven durchschneidet, so sterben auch die Zellen des zugehörigen Muskels ab. Die Muskelzelle stirbt ab, obwohl sie direct gar nicht von dem schädigenden Eingriff betroffen wird und obwohl ihr in durchaus normaler Weise durch den Blutstrom die zu ihrer Ernährung nöthigen Stoffe zugeführt, die Endprodukte des Stoffwechsel abgeführt werden können. Dass man bei dieser einfachen und allbekannten Thatsache die Zelle noch als einen „Elementarorganismus" oder ein selbsterhaltungsfähiges Gebilde auffassen kann, ist nicht zu verstehen.

Auf Grund der Erkenntniss von dem morphologischen und functionellen Zusammenhang der Zellen des vielzelligen Organismus haben sich auch schon hervorragende Biologen gegen die Vorherrschaft des Zellprincips ausgesprochen. Unter ihnen wird meist an erster Stelle der Pflanzenphysiologe Julius Sachs [9]) erwähnt, der die Auffass-

ung verwirft, dass die vielzellige Pflanze eine aus selbstständigen Lebewesen bestehende Zellenrepublik sei, und der dem Aufbau der Pflanzen aus Zellen nur secundäre Bedeutung zuspricht. Von Autoren, die sich in ähnlichem Sinne geäussert haben, seien noch erwähnt der Botaniker DE BARY,[10]) der Zoologe WHITMAN,[11]) der Anatom RAUBER,[12]) welche in ihren Ausführungen speciell zeigen, dass die Formentwicklung nicht selbstständig von den einzelnen Zellen, sondern vom Gesammt-Organismus beherrscht wird.

Es könnte nun auf den ersten Blick hin sehr auffallend erscheinen, dass unter den Autoren, die in der Literatur meist als Gegner der einseitigen Zellphysiologie namhaft gemacht zu werden pflegen, kein Thierphysiologe genannt wird. Es könnte dies vielleicht irriger Weise so aufgefasst werden, als ob die Thierphysiologen von der Bedeutung der Zellenlehre für die Physiologie so überzeugt wären, dass sie keinen Einwand dagegen zu erheben hätten. Thatsächlich ist aber gerade das Gegentheil der Fall; man hat in der Thierphysiologie die Bedeutungslosigkeit der Zellenlehre für die Erforschung vieler allgemeiner und specieller physiologischer Vorgänge schon so früh erkannt, dass man es wohl nicht für möglich gehalten hat, dass die Zellenlehre in den Vordergrund physiologischer Betrachtungen gedrängt werden könnte. Und warum man speciell in der Thierphysiologie nicht auf den Gedanken kommen konnte, jeder Zelle physiologische Individualität zuzuschreiben, ist ohne Weiteres klar: Bei den Geschöpfen, welche meist Gegenstand der Untersuchung für die Thierphysiologie sind, d. i. bei den höheren Tieren zeigt der Gesammtkörper trotz seiner Vielzelligkeit dank der physiologischen Ein-

heitlichkeit des Nervensystems eine so scharf ausgeprägte physiologische Individualität, dass es ganz unverständlich erscheint, einen solchen Körper als eine aus vielen kleinen Individuen bestehende Zellrepublik aufzufassen. Das Zellprinzip in den Vordergrund der Betrachtung der Thierphysiologie zu rücken, das war daher auch erst für einen Forscher wie VERWORN vorbehalten, der bei seiner einseitigen Beschäftigung mit den Protisten den Ueberblick über das Gesammtgebiet der vergleichenden Physiologie und die Werthschätzung der an höheren Thieren gewonnenen physiologischen Thatsachen verloren hat. Was aber BRUECKE anlangt, der zur Zeit, wo die Zellenlehre und die allgemeine Physiologie noch in ihren Anfängen steckten, den bedenklichen Namen „Elementarorganismus" für die Zelle eingeführt hat, so glaube ich würde er selbst am entschiedensten Verwahrung einlegen, wenn er wüsste, welcher Missbrauch mit diesem Namen nun getrieben wird.

Wie wenig in der Thierphysiologie die Ansicht geherrscht hat, dass jede Zelle ein physiologisches Individuum ist, das geht hervor aus einem Ausspruch PFLUEGER's, den er gethan hat lange bevor jene oben erwähnten botanischen, zoologischen und morphologischen Autoren sich gegen die Herrschaft des Zellprinzips aufgelehnt haben.

In seiner classischen Abhandlung:[13]) „Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen", die uns in der Folge noch öfter beschäftigen wird, setzt PFLUEGER auseinander, dass die Lebenserscheinungen auf der chemischen Constitution der lebendigen Substanz beruhen und er führt speciell das Wachsthum der Lebe-

wesen darauf zurück, dass das „tote“ in den Gewebssäften gelöste Eiweiss bei seiner Umwandlung in „lebendiges“ Eiweiss übergehe in eine Substanz, deren Molecüle durch chemische Polymerisation sich vereinigen und dadurch an Umfang zunehmen können.

„Es hat also — so schreibt er — gar keine principielle Schwierigkeit, sich zu denken, dass im lebendigen Organismus die Polymerisirung in infinitum vorschreitet, so dass grosse schwere Massen entstehen, die — abgesehen von den in wässriger Lösung befindlichen nicht organisirten nährenden Molecülen — factisch nur ein einziges chemisches Eiweissmolecül enthalten. Vielleicht besteht das ganze Nervensystem mit allen seinen wirksamen Theilen aus einem einzigen solchen chemischen Riesenmolecül.“

„Wenn man sich so die Kohlenstoffketten oder Eiweissmolecüle mit Polymerisirung wachsend denkt, so begreift man, wie eine beliebig lange Fibrille z. B. im Achsencylinder oder dem Muskel, oder durch Nebeneinanderlagerung eine beliebig grosse Scheibe von faseriger Structurart, durch Aneinanderknüpfung in allen Richtungen ein solider Körper entsteht. Die Ramificationen erzeugen netzförmige Verbindungen und erklären die grosse Leichtigkeit, mit welcher sich die Schwingungen von einem Theile des Nervensystems nach fast jedem anderen fortpflanzen, und den innigen Wechselverkehr, in dem sehr viele Zellen untereinanderstehen.“

„Das lebende Eiweiss ist ein in fortwährender, nie endender Bildung begriffenes und sich wieder zersetzendes ungeheures Molecül, das sich wahrscheinlich zu den gewöhnlichen chemischen Molecülen wie die Sonne gegen

ein kleinstes Meteor verhält. Jene ungeheuren Massen sind wohl oft so gross, wie ein ganzes Geschöpf."

In entschiedenerer und bestimmterer Form dürfte wohl kaum jemals die physiologische Einheitlichkeit des Thierkörpers behauptet, mithin die Lehre von der „Zellenrepublik" verworfen worden sein, als es hier von PFLUEGER geschehen ist. Uebrigens spricht er sich an einer anderen Stelle auch direkt dahin aus, dass die Auffassung des Thieres als Zellenrepublik nicht in aller Strenge festgehalten werden darf.[14]) Beachtenswerth ist ferner noch, dass PFLUEGER die Verbindungen der Zellen eines vielzelligen Organismus unter einander geradezu als physiologisches Postulat aufgestellt hat zu einer Zeit, wo die morphologische Forschung jene Verbindungen noch nicht nachgewiesen hatte.

Doch wird man vielleicht einwenden, dass gerade die neueren Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems, die mit Hilfe der GOLGI'schen Methode angestellt sind, die Richtigkeit der Hypothese PFLUEGER's nicht bestätigt haben, weil nach diesen Untersuchungen die einzelnen Nerveneinheiten, die sogenannten Neuronen, nicht mit einander verwachsen sind. Demgegenüber muss aber betont werden — und es ist das ja schon von verschiedenen Autoren geschehen — dass dieser negative Befund nichts gegen die Hypothese beweist, die PFLUEGER aus physiologischen Gründen aufgestellt hat, um die Reizübertragung von einer Nervenzelle auf eine andere begreiflich zu machen. Die GOLGI'sche Methode der Silberimprägnation ist in mancher Hinsicht unsicher und es könnte daher recht wohl der Fall sein, dass die

feinsten Verbindungsfäserchen zwischen zwei Neuronen von der Silberimprägnation nicht betroffen werden. Im Lager der Anatomen herrscht auch noch keine Einigkeit darüber, ob die Verbindungen existiren oder nicht, und gerade in jüngster Zeit haben sich wieder gewichtige Stimmen für die Verbindungen erklärt.

Scheinbar werden die hier vorgetragenen Anschauungen aber getroffen von den Einwänden, die VIRCHOW in seiner Cellularpathologie[15]) erhebt gegen die Lehre der sogenannten Neuristen, d. i. die Lehre, dass das Nervensystem der Thiere immer als Ganzes functionire und dass die Lebensäusserungen der Thiere nur durch die Function des ganzen Nervensystems hervorgebracht würden. VIRCHOW wendet gegen diese Lehre ein, dass das Nervensystem ein System sei, d. h. ein aus vielen wirkenden Theilen zusammengesetztes Ganzes, und dass nirgends, so weit unsere Erfahrung reicht, ein einfacher anatomischer Mittelpunkt existirt, von dem aus die Thätigkeiten des Körpers in einer erkennbaren Weise geleitet werden.

VIRCHOW's Einwand trifft unsere Ausführungen aber thatsächlich nicht, weil wir hier nicht jene neuristische Lehre vertheidigen. Es handelt sich für uns nicht um die Frage, ob das Nervensystem immer als Ganzes functionirt oder nicht, sondern um die Frage, ob die einzelnen Zellen des Nervensystems in physiologischer Hinsicht derart unabhängig von einander sind, dass sie uns als physiologische Individuen erscheinen.

Vielleicht lässt sich unsere Frage noch besser durch folgende Betrachtung erläutern: Wenn man aufgefordert wird, ein Protist und ein Säugethier in physiologischer Hinsicht zu vergleichen und zu urtheilen, was bei beiden

physiologisch gleichwerthig ist, so wird die Antwort je nach unserer Betrachtungsweise verschieden ausfallen. Zieht man nur die allgemeinen, d. h. für alle Zellen charakteristischen Zelleigenschaften in Betracht, so wird man jede einzelne Zelle des Säugethieres der Protistenzelle gleichwerthig erachten. Wenn man dagegen die physiologische Individualität in den Vordergrund der Betrachtung stellt, dann wird man sagen müssen, dass der ganze Säugethierorganismus dem Protist physiologisch gleichwerthig ist. Man kann nicht einwenden, dass das Protist immer als Ganzes functionire, während das Säugethier aus einzelnen functionell von einander wenigstens bis zu einem gewissen Grade unabhängigen Theilen bestehe, denn diesem Einwand widerspricht einfach die Thatsache, dass sogar der einzellige Protistenleib aus einzelnen wirkenden Theilen besteht, also ein System ist; wenigstens kann man ein Protist zerstückeln und dann beobachten, dass die einzelnen von einander getrennten Protistenstücke noch ganz so wie in der Norm functioniren. Wir kommen darauf später zurück.

Wenn ich also die Berechtigung der Einwände Virchow's gegen die extrem neuristische Lehre auch anerkenne, so glaube ich doch anderseits behaupten zu dürfen, dass er sich dem extrem cellularphysiologischen Standpunkt in nicht einwandfreier Weise bei den in Rede stehenden Erörterungen nähert. Er sagt, die Physiologie führe hier, wie überall auf das cellulare Princip zurück. Das kann ich nicht ohne Weiteres zugeben. Denn wenn auch das ganze Nervensystem aus vielen nervösen Centren, nervösen Einheiten, die functionell bis zu einem gewissen Grade unabhängig von einander sind, besteht, so darf es

doch noch als fraglich erscheinen, ob der zellige Aufbau der Ausdruck der Zusammensetzung aus physiologischen Centren ist. Es herrscht ja freilich zur Zeit die Lehre, dass jede Nervenzelle ein nervöses Centrum ist, indess sollte man sich doch immer vor Augen halten, dass diese Lehre noch eine Hypothese ist. Es wäre wohl auch möglich, dass nicht die ganze Nervenzelle die Einheit ist, sondern dass die Zelle selbst noch ein System von nervösen Einheiten ist, so dass also Theile der Nervenzelle unabhängig von einander functionieren könnten — gerade so wie die Theile einer Protistenzelle functionelle Unabhängigkeit von einander zeigen. Anderseits erscheint es nicht unmöglich, dass ein nervöses Centrum immer mindestens von einer kleinen Gruppe von Zellen gebildet sein könnte, die nicht unabhängig von einander functioniren könnten. Eine definitive Entscheidung zwischen den erörterten Möglichkeiten dürfte zur Zeit wohl noch nicht gegeben werden können.

Zur Begründung seiner Auffassung sagt Virchow ferner noch Folgendes:

„Man verfolge aber doch einmal die Entwickelung einer bestimmten Pflanze von ihrem ersten Keim bis zu ihrer höchsten Entfaltung; hier trifft man eine ganz analoge Reihe von organischen Vorgängen, wie bei der Entwickelung eines Thieres, ohne dass man auch nur vermuthen könnte, es bestände eine solche Einheit, wie wir sie unserem Bewusstsein nach in uns voraussetzen. Niemand ist im Stande gewesen, ein Nervensystem bei den Pflanzen zu zeigen; nirgend hat man gefunden, dass von einem einzigen Punkt aus die ganze entwickelte Pflanze beherrscht werde. Alle heutige Pflanzenphysiologie be-

ruht auf der Erforschung der Zellenthätigkeit und wenn man sich immer noch sträubt, dasselbe Princip auch in die thierische Oekonomie einzuführen, so ist, wie ich glaube, gar keine andere Schwierigkeit da, als die, dass man die ästhetischen und moralischen Bedenken nicht zu überwinden vermag."

Auch diese Ausführungen VIRCHOW's geben zu Bedenken Anlass. Wenn die Pflanzenzelle wohl einen grossen Grad von Selbstständigkeit aufweist, so wüsste ich doch nicht, was uns zwingt, anzunehmen, dass auch derselbe Grad von Selbstständigkeit bei der Nervenzelle der Thiere bestehen muss. Die Analogie in der Entwicklung von Thier und Pflanze, auf die sich VIRCHOW beruft, besteht doch nur im Anfang der Entwicklung; sie fehlt in den späteren Stadien und der Mangel der Analogie der Entwicklung kommt unter Anderem gerade darin zum Ausdruck, dass bei den Thieren das Nervensystem gebildet wird, bei den Pflanzen nicht. Die Thatsache also, dass die Thiere ein Nervensystem besitzen, die Pflanzen nicht, spricht eher für, als gegen unsere Ansicht, dass die Nervenzelle und die Pflanzenzelle hinsichtlich ihrer Bedeutung für das physiologische Individuum, dem sie angehören, ungleichwerthig sind.

Die soeben erwähnte Thatsache, dass der Vergleich eines einzelligen Organismus mit einem vielzelligen verschieden ausfällt, je nachdem wir den einzelligen Organismus als „Zelle" oder als „Individuum" ansehen, stützt unsere frühere Schlussfolgerung, das die Worte „Zelle" und „physiologisches Individuum" nicht unter allen Umständen dasselbe Ding bezeichnen.

Es giebt übrigens einige Autoren, die eine vermittelnde Stellung zwischen den beiden hier discutirten Ansichten einnehmen wollen. So O. Hertwig,[16]) der zwar, wie schon vorhin erwähnt, nicht jede Zelle zu den physiologischen Individuen zählt, der aber doch noch im Banne der morphologischen Anschauungen befangen anscheinend nicht zugestehen möchte, dass der Aufbau des Organismus aus Zellen für manche Vorgänge bedeutungslos ist. Er schreibt:

„Einseitig erfasst ist weder der extrem cellulare Standpunkt, noch die in den Aussprüchen von Sachs, Whitman und Rauber vertretene Auffassung ganz zutreffend und das Verhältniss erschöpfend, denn so verkehrt es ist, wenn man über der Beschäftigung mit den Zellen die Bedeutung des Ganzen, von welchem doch der Bestand und die Wirkungsweise der einzelnen Zelle abhängig ist, übersehen wollte, so wäre es nicht minder verfehlt, wenn man die Wirkungsweise des Ganzen erklären wollte, ohne dabei auf die Zusammensetzung aus Theilen in gebührender Weise Rücksicht zu nehmen."

Hierzu habe ich Folgendes zu bemerken:

Es ist durchaus nicht etwas Selbstverständliches, dass die Wirkungsweise eines „Ganzen" nur zu erklären sei unter Berücksichtigung der Theile, aus denen das Ganze zusammengesetzt ist. An einem Beispiel sei das zunächst erläutert. Die grossen Maschinen, die heutzutage in der Technik Verwendung finden, erfordern oft solch colossale Schwungräder, dass es bei der Herstellung und dem Transport der Maschine unbequem erscheint, das Schwungrad aus einem Gussstück herzustellen und dass man es daher zusammensetzt aus mehreren getrennt

von einander gegossenen Theilen, welche nach der Zusammensetzung noch morphologisch von einander zu unterscheiden sind. Dieser Aufbau des Schwungrades aus einzelnen Stücken würde aber für die Erklärung der Wirkungsweise des Schwungrades im Getriebe der Maschine etwas ganz Gleichgültiges sein, denn das Schwungrad wird die gleiche Wirkung entfalten einerlei, ob es von vorneherein aus einem Stück gegossen oder durch Verbindungen mehrerer Stücke miteinander hergestellt wurde. Die Zusammensetzung des Rades aus einzelnen Theilen hat natürlich eine bestimmte Bedeutung, aber nicht für die Wirkungsweise des Ganzen, sondern nur für die Herstellung und den Transport. Analog könnte auch die physiologische Bedeutung des Aufbaues der Organismen aus Zellen eine derartige sein, dass sie für die Erklärung mancher Lebenserscheinungen ganz nebensächlich ist.

Dass in der That die Wirkungsweise mancher Organe von ihrem Aufbau aus Zellen unabhängig ist, gerade so wie die Wirkungsweise des Schwungrades unabhängig ist von der Art seiner Zusammensetzung aus mehreren Gussstücken, mag auch an einem Beispiel erläutert werden. Die quergestreiften Skeletmuskeln sind zusammengesetzt aus den Muskelfasern, die ihrer Genese nach als Zellen anzusehen sind. Die willkürliche Muskelcontraction erfolgt nun nicht in der Weise, dass diese Muskelzellen einzeln und unabhängig von einander in Contraction versetzt werden, sondern die Innervationsverhältnisse sind hier derart, dass immer eine Gruppe von vielen Muskelzellen, die in einem Muskel zusammenliegen, gleichzeitig in Thätigkeit tritt. Eine

solche Gruppe von Muskelzellen bildet demnach in physiologischer Hinsicht ein Ganzes, dessen Wirkungsweise ganz unabhängig davon ist, dass die Gesammtmenge der in der Gruppe enthaltenen contractilen Substanz morphologisch in einzelne den Zellterritorien entsprechende Theile abgeteilt ist. Wie bei dem Schwungrad, so ist auch bei dem Muskel der Aufbau des Ganzen aus einzelnen Theilen wohl für die Genese, aber nicht für die Wirkungsweise von Bedeutung. Es ist daher auch begreiflich, dass die Lehre von der Muskelcontraction durch die Zellenlehre noch um keinen Schritt vorwärts gebracht worden ist.

Doch könnte hier eingewendet werden, dass zwar bei der willkürlichen Bewegung die Gruppe von Muskelzellen immer als Ganzes in Thätigkeit gesetzt werde, dass man aber bei künstlicher Reizung wohl eine einzelne Muskelfaser isolirt erregen und zur Contraction veranlassen könnte, ohne dass die anderen Fasern sich mit contrahiren, weil bei den quergestreiften Skeletmuskeln die Erregung nicht von einer Faser auf die andere übergeht. Man würde demnach der Muskelfaser in physiologischer Hinsicht eine functionelle Selbstständigkeit zuschreiben und die Selbstständigkeit bei der Erklärung der Muskelcontraction vielleicht doch berücksichtigen müssen, weil die einzelne Muskelfaser allein für sich wirksam sein kann und demnach in ihrer Wirkungsweise nicht gebunden ist an die Wirkung der anderen Fasern, während doch in dem Schwungrad ein einzelnes Gussstück nicht in Bewegung gesetzt werden kann, ohne dass die anderen Stücke sich mitbewegen.

Gesetzt dieser Einwand wäre berechtigt — ich halte ihn nicht für berechtigt, weil bei der normalen physio-

logischen Erregung die Muskelfaser nicht isolirt in Thätigkeit tritt — so stehen uns doch noch andere Beispiele zur Verfügung, für die jener Einwand nicht zutrifft. Wenn auch in den quergestreiften Skeletmuskeln die Erregung nicht von einer Faser auf die andere übergeht, so finden wir diesen Uebergang doch bei anderen Muskeln, nämlich im glatten Muskel und im Herzmuskel. Was den glatten Muskel anlangt, so hat ENGELMANN[17]) gezeigt, dass in der Harnleitermuskulatur die isolirte Reizung irgend einer Stelle Contraction des ganzen Muskels zur Folge hat, indem die Erregung von einer Muskelzelle auf die andere übergeht. Auch aus den Untersuchungen über die physiologischen Eigenschaften des Herzmuskels, insbesondere denen von FICK[18]) und von ENGELMANN[19]), geht hervor, dass dieser Muskel bei Reizung irgend einer beschränkten Stelle sich in toto contrahirt, weil die Erregung durch musculäre Leitung von einer Zelle auf die andere übergeht. Der physiologische Erregungsvorgang macht in diesen Fällen also nicht an der Zellgrenze halt und wenn man in einem glatten Muskel oder im Herzmuskel nur eine einzige Stelle isolirt erregt, so erhält man danach doch Contraction des ganzen Muskels gerade so, wie man auch in dem oben beschriebenen Beispiel das ganze Schwungrad in Bewegung setzt selbst wenn man versuchen wollte, nur ein Gussstück zu bewegen.

Noch ein Beispiel sei angeführt, weil es besonders lehrreich ist. Eine Erregungsleitung von Zelle zu Zelle findet bekanntlich auch im Flimmerepithel statt und hat hier zur Folge, dass die Cilien der verschiedenen Zellen sich in einer dem gemeinsamen Zwecke entsprechenden geordneten Weise bewegen. Auch hier muss die Wirkungs-

weise des ganzen Epithels erklärt werden können, ohne dass man auf den zelligen Aufbau Rücksicht zu nehmen braucht, weil die Erregungsleitung vermittelt wird durch ein Organ, für dessen Thätigkeit es keine Zellgrenzen giebt.

Man findet es oft als eine besonders merkwürdige Thatsache hervorgehoben, dass im Flimmerepithel in einer Reihe nebeneinander stehender Flimmerzellen die Wimpern sich immer in einer ganz genauen Ordnungsfolge bewegen. Nun ich glaube, dass dieses geordnete Zusammenwirken mehrerer Zellen nur für denjenigen etwas ganz besonders Räthselhaftes hat, der ganz im Banne der Zellenlehre lebt und der sich in seinen physiologischen Betrachtungen immer an einer Zellgrenze vor eine unüberbrückbare Kluft gestellt sieht. Wer die Zellen in physiologischer Hinsicht alle von einander trennt, für den hat allerdings die Erregungsleitung von einer Flimmerzelle zu einer anderen etwas Mystisches. Wer aber sich sagt, dass das Reizleitungsorgan des Flimmerepithels nicht durch Zellgrenzen unterbrochen zu sein braucht, für den bietet die Coordination der Flimmerepithelzellen nichts Räthselhafteres, als die geordnete Bewegung, welche die Cilien einer einzigen Zelle, z. B. eines Wimperinfusors aufweisen.

Nun wird mir vielleicht Hertwig vorhalten, dass gerade das eben von mir vorgeführte Beispiel die Richtigkeit seiner Worte beweise, denn wenn auch die Erregungsleitung im Flimmerepithel nichts mit dem Aufbau aus Zellen zu thun habe, so wäre doch die Wirkungsweise des ganzen Epithels auf die Thätigkeit der einzelnen flimmernden Elemente zurückzuführen und somit aus der Function der Theile, aus denen sich das Ganze zusammen-

setze, zu erklären. Gewiss, aber es folgt nun noch nicht, dass gerade die Zelle der Theil ist, der jene Berücksichtigung verdient. Es ist vielmehr die einzelne flimmernde Wimper, deren Bewegungsmodus man untersuchen muss, um die Wirkungsweise des Ganzen aus der Function der Theile erklären zu können.

Wenn beim Flimmerepithel die Zellen als die Theile anzusehen wären, die nach HERTWIG's Auffassung zur Erklärung der Wirkungsweise des „Ganzen" berücksichtigt werden müssten, dann müsste erst der Nachweis erbracht sein, dass nur durch das Zusammenwirken der charakteristischen Zellbestandtheile, Kern und Protoplasma, die Flimmerbewegung ermöglicht wäre. Aber dieser Nachweis ist bisher nicht erbracht; im Gegentheil: aus Beobachtungen ENGELMANN's[20]) geht hervor, dass der Bestand der ganzen Zelle nicht nöthig ist, um die Flimmerbewegung zu stande kommen zu lassen. ENGELMANN giebt an, dass er lebhafte Bewegungen bei Zellen von Auster-Kiemen gesehen hat, deren untere, die Kerne enthaltenden Hälften zufällig von den oberen, die Wimpern tragenden Theilen abgelöst waren.

Mit einer allgemeinen Redewendung, wie der von O. HERTWIG vorgebrachten, lässt sich also über die physiologische Bedeutung der Zelle zunächst gar nichts feststellen. Ich kann daher auch HERTWIG nicht zustimmen, wenn er — je nach unserem Standpunct der Betrachtung — der Zelle eine doppelte Stellung, einmal als Elementarorganismus, das andere mal als determinirter und integrirender Theil eines übergeordneten höheren Organismus zuschreibt. Die allgemeine physiologische Function und demnach die allgemeine Bedeutung der Zelle ist eine ganz

bestimmte, von unserer Betrachtungsweise unabhängige und die Beantwortung der Frage, ob jede Zelle des vielzelligen Organismus als ein Elementarorganismus, als ein selbstständiges Lebewesen aufzufassen ist, kann auch nicht je nach dem Ausgang unserer Betrachtung verschieden ausfallen; die Frage muss ganz entschieden verneint werden.

Die bisherigen Erörterungen über die Beziehungen der Zelle zum Gesammtorganismus könnten manchem überflüssig und unfruchtbar erscheinen, weil es ja nicht zweifelhaft sein kann — und auch von keinem einsichtsvollen Biologen bestritten ist — dass nicht jede Zelle ein selbstständiges Lebewesen ist, und weil demnach abweichende Ansichten, wie die Verworn's, kaum der Beachtung werth sind. Indessen schien es mir nicht ungerechtfertigt, diese Erörterungen vorzubringen, einmal, weil in einem Aufsatze über die physiologische Charakteristik der Zelle Stellung genommen werden muss zu der von hervorragenden Biologen schon oft und ausführlich erörterten Frage über die Beziehungen der Zelle zum physiologischen Individuum, zweitens aber weil in den Ausführungen mancher Autoren über diese Frage eine nicht zu billigende Neigung zu verkehrter Verallgemeinerung hervortritt, eine Neigung, die darin besteht, dass man die Protistenzelle als den einfachsten Typus der Zelle überhaupt auffasst und nun die sämmtlichen physiologischen Eigenschaften der Protistenzelle als allgemeine Zelleigenschaften ansehen möchte. Dieser Neigung ist fast sogar O. Hertwig unterlegen, da er die „Zelle" für solche physiologische Vorgänge verantwortlich zu machen sucht, für welche dieselbe schlechterdings nicht verantworlich gemacht werden kann. Und

was Verworn anlangt, so ist er durch die erste falsche Verallgemeinerung zu einer weiteren geführt worden, die auf den ersten Blick hin viel für sich hat und deshalb auch Beachtung gefunden hat, und die nicht mit Stillschweigen übergangen werden darf, weil sie die Methodik der allgemeinen Physiologie betrifft und daher Anspruch macht, in der experimentellen Physiologie berücksichtigt zu werden. Darauf muss jetzt eingegangen werden.

Verworn schreibt:[21])

„Die vergleichende Betrachtung zeigt zunächst eine Thatsache von fundamentaler Wichtigkeit, dass nämlich die elementaren Lebenserscheinungen jeder Zelle zukommen, sei sie eine Zelle aus irgend einem Gewebe der höheren Thiere, sei sie aus dem Gewebe der niederen Thiere, sei sie aus dem Gewebe der Pflanzen oder sei sie schliesslich eine freilebende Zelle, ein selbstständiger einzelliger Organismus. Jede dieser Zellen zeigt die allgemeinen Lebenserscheinungen in ihrer individuellen Form. Mit dieser Erfahrung ausgerüstet, hat es der Forscher nur nöthig, für jeden speciellen Versuchszweck aus der Fülle der Formen die geeignetsten Objecte auszuwählen und diese drängen sich bei einiger Kenntniss der Thier- und Pflanzenwelt dem Experimentator förmlich auf. So ist es nicht mehr nöthig, sich ängstlich allein an die Gewebezellen der höheren Wirbelthiere anzuklammern, die man lebendig und unter normalen Lebensbedingungen nur in seltenen Ausnahmefällen zu mikroskopischen Experimenten benützen kann, die, sobald man sie aus dem Gewebe isolirt, nicht mehr unter normalen Lebensbedingungen sind und schnell absterben oder Reactionen geben, die zu falschen Schlüssen und Irrthümern führen können. Viel günstiger sind schon

die Gewebezellen mancher wirbellosen, kaltblütigen Thiere oder der Pflanzen, die man eher unter annähernd normalen Bedingungen untersuchen kann, doch auch sie halten längere Versuchsreihen häufig nicht aus. Aber hier erscheinen uns als die denkbar günstigsten Objecte für cellularphysiologische Zwecke die freilebenden, einzelligen Organismen, die Protisten. Sie sind förmlich von der Natur für den Physiologen geschaffen, denn sie haben ausser ihrer grossen Resistenzfähigkeit noch den unschätzbaren Vortheil, dass sie Organismen sind, welche den ersten und einfachsten Lebensformen, die einst die Erde bewohnten, von allen jetzt lebenden Organismen noch am nächsten stehen und daher manche Lebenserscheinungen, die bei den Zellen des Zellenstaates sich durch einseitige Anpassung zu grosser Complication entwickelt haben, noch in einfachster und ursprünglichster Form erkennen lassen."

Für Verworn's Auffassung von den Forschungsprincipien der allgemeinen Physiologie sind auch noch folgende Worte charakteristisch, in denen er sich über ein bestimmtes allgemein-physiologisches Problem, nämlich das Problem der Contraction äussert:[22])

„Es scheint mir selbstverständlich, dass man die Behandlung dieses Problems dort aufzunehmen hat, wo man sowohl die Contractionserscheinungen, als auch deren Substrat in möglichst einfachster Form vor sich hat d. i. am nackten, formlosen, undifferenzirten Protoplasma der amoeboïden Zelle. Die lebendige Substanz der rhizopodoïden Zelle mit ihrer Bewegung muss Ausgangspunct für die Untersuchung der Contractionserscheinung sein. Es heisst die Lösung des Contractionsproblems unnöthig erschweren, wenn man die Behandlung bei der

quergestreiften Muskelzelle beginnt, wo die Differenzirung der lebendigen Substanz und ihre einseitige Anpassung an eine bestimmte Leistung ihren höchsten Entwicklungsgrad und ihre grösste Complication erreicht hat. Leider ist dieser Fehler fast ohne Ausnahme von allen Physiologen begangen worden."

Verworn kommt also zunächst auf Grund der — wie ich gezeigt habe — falschen Verallgemeinerung, dass jede Zelle ein Individuum sei, zu der Auffassung, es zeige jede Zelle die allgemeinen Lebenseigenschaften in ihrer „individuellen Form" und es müsste daher die Zelle als Ausgang für das Studium der allgemeinen Lebenseigenschaften dienen. In wie weit diese Auffassung richtig ist, das mag hier zunächst dahin gestellt bleiben — ich komme darauf später zurück. Hier interessirt uns zunächst die weitere Verallgemeinerung, zu der Verworn gelangt, und die so lautet: Weil von den Untersuchungs-Objecten der allgemeinen Physiologie, d. h. von den Zellen die Protistenzellen am einfachsten aussehen, so müssen auch in diesen Protistenzellen die allgemein-physiologischen Eigenschaften in einfachster und ursprünglichster Form vorhanden sein, während sie in den differenzirten Zellen der mehrzelligen Lebewesen ihre grösste Complication erreicht haben. Aus diesem Grunde sind gerade die Protistenzellen die günstigsten Untersuchungsobjecte für die allgemeine Physiologie, denn in ihnen sind ja die physiologischen Vorgänge am einfachsten. Dass auch diese Verallgemeinerung grundfalsch ist, will ich nun zeigen.

Der Fehler, den hier Verworn macht, ist der dass er die morphologisch einfachsten Lebewesen auch für die physiologisch einfachsten hält, während doch unsere ganze

physiologische Erkenntniss zu der Auffassung zwingt, dass die physiologischen Vorgänge in den morphologisch einfachsten Organismen viel complicirter sind, als dem einfachen Aussehen dieser Organismen entspricht. Die verschiedenen physiologischen Vorgänge, die beim Protisten in eine einzige Zelle concentrirt sind, sind aber bei dem vielzelligen Lebewesen auf verschiedene Zellen verteilt. Die Verrichtungen, die einer motorischen Reaction auf äussere Einwirkungen hin zu Grunde liegen, finden sich z. B. beim Protist alle in einer Zelle zusammen, während sie bei den höheren Thieren vertheilt sind auf drei Arten von Zellen, nämlich erstens die für ihren adaequaten Reiz besonders empfängliche Sinneszelle, zweitens das zur Erregungsleitung dienende und zweckmässige Coordination vermittelnde Nervenelement und drittens die als Bewegungsorgan dienende Muskelzelle. So kommt es, dass in mancher Zelle eines vielzelligen Organismus die dieser Zelle besonders zufallende physiologische Verrichtung fast rein, d. h. möglichst wenig durch andere physiologische Vorgänge complicirt hervortritt, während sie in der Protistenzelle durch die neben ihr in dieser Zelle sich abspielenden anderen Vorgänge viel mehr complicirt erscheint. Wenn man daher irgend einen elementaren physiologischen Vorgang in möglichst wenig complicirter Form dem Studium zugänglich machen will, so wählt man als Untersuchungsobject hierzu in sehr vielen Fällen besser die differenzirten Zellen eines höheren Organismus, und nicht, wie Verworn meint, die Protistenzelle.

Dies lässt sich noch besonders erläutern durch Erörterung einer speciellen Frage, nämlich der auch von Verworn discutirten Frage, welches das geeignetste Unter-

suchungsobject für das Studium der Contractionserscheinungen ist.

Verworn behauptet, man müsse die Behandlung des Contractionsproblems am nackten Protoplasma der amöboiden Zelle aufnehmen, weil man dort die Contractionserscheinungen in einfachster Form vor sich habe.

Demgegenüber behaupte ich, dass die Contractionserscheinungen nicht in der Amöbe, sondern in einem Muskel in einfachster Form auftreten aus folgendem Grunde: Während in der Amöbe die contractilen Elemente so complicirt angeordnet sind, dass die Amöbe die mannigfaltigsten Gestalten annehmen kann, erweist sich die Anordnung der contractilen Elemente in der Muskelfaser derart, dass die Gestaltveränderung dieser Faser durch die Contraction immer nur in einer bestimmten Richtung vor sich gehen kann. Die Contractionserscheinungen sind in der Muskelfaser also nicht complicirter, sondern im Gegentheil viel einfacher, als bei der Amöbe. In Folge der einfachen Anordnung der contractilen Elemente im Muskel äussern sich die Contractionserscheinungen der contractilen Elemente auch einfach in der einfachen und ganz bestimmten Gestaltveränderung des Muskels, weil alle contractilen Elemente gleichzeitig und in gleichem Sinne wirken. Die Contraction des einzelnen contractilen Elementes kommt in der Muskelcontraction nicht in complicirter Form zum Ausdruck, sondern nur in vergrössertem Massstabe. Diese einfache Betrachtung lehrt, dass nicht die Amöbe sondern der Muskel das geeignetste Object zur Beobachtung der Contractionserscheinungen ist. Bedenkt man schliesslich noch, dass die Erscheinungen des Kraft- und Stoffwechsels, die zur Beurtheilung des Wesens

der contractilen Substanz bekannt sein müssen, nicht bei der Amöbe, wohl aber im Muskel in messbarer Grösse der Untersuchung zugänglich sind, so drängt sich uns geradezu die Ansicht auf, dass es ganz verkehrt ist, die Protisten zum Ausgangspunkt für die Lösung des Contractionsproblems zu machen.

Verworn wird sagen, dass er den gegen seine Anschauungen vorgebrachten Einwand schon widerlegt habe durch die Bemerkungen, welche er in seiner Allgemeinen Physiologie dem citirten Absatz folgen lässt. Er setzt da auseinander, dass es direct falsch sei, „das Zustandekommen des Contractionsactes in der Muskelzelle für etwas einfacheres zu halten, als die Entstehung der Contractionsbewegung in der Amöbenzelle", denn „ohne sich zu ernähren, ohne zu athmen, ohne Stoffe auszuscheiden etc., kann die Muskelzelle ebensowenig ihre Bewegungen ausführen, wie die Amöbe".

Nun, Verworn bekämpft hier einen Einwand, der ihm wohl noch nie gemacht worden ist, und den auch wir ihm nicht machen. Wir leugnen gar nicht, dass auch im Muskel jedem contractilen Theilchen die sämmtlichen allgemeinen Lebenseigenschaften zukommen; wir behaupten ferner nicht, dass die contractile Substanz des Muskels einfacher beschaffen ist, als die der Amöbe, sondern vielmehr, dass sie nur einfacher angeordnet ist und deshalb sich zum Studium der Contractionserscheinungen besser eignet. Unsere Ansicht wird nicht widerlegt durch die Thatsache, dass die Muskelfibrille complicirter aussieht, als das Amöbenprotoplasma. Ein Krystall z. B. sieht auch complicirter aus, als eine Flüssigkeit, und trotzdem liegt der Anordnung der Molecüle im

Krystall eine einfachere Gesetzmässigkeit zu Grunde, als der gegenseitigen Lagebeziehung der Molecüle in der Flüssigkeit.

Ich hatte eingangs erklärt, dass ich zeigen wollte, dass der einseitig cellular-physiologische Standpunkt der allgemein-physiologischen Forschung zum mindesten nicht förderlich, vielleicht sogar hinderlich ist. Ich glaube den versprochenen Nachweis durch die soeben gegebene Kritik erbracht zu haben. Denn es dürfte Jedem einleuchten, dass Verworn von seiner einseitig cellularphysiologischen Anschauungsweise dazu geführt worden ist, der allgemeinen Physiologie solche Forschungsobjecte als die günstigsten anzuempfehlen, welche in Wirklichkeit die denkbar ungeeignetsten für die Zwecke der allgemeinen Physiologie sind. Dass die allgemein-physiologische Forschung durch die einseitige Beschäftigung mit diesen Objecten nicht nur aufgehalten wird, sondern sogar auf Irrwege gerathen kann, wird übrigens später noch gezeigt werden. Aber es dürfte aus all dem Gesagten weiter hervorgehen, dass nicht nur der einseitig cellularphysiologische Standpunkt, sondern sogar ein vermittelnder Standpunkt wie z. B. der von O. Hertwig vertretene zu irrigen Vorstellungen Anlass geben könnte. Wer auch zunächst nur die Möglichkeit zugiebt, dass manche Wirkungen eines Organes unabhängig von seinem zelligen Aufbau sein können — und diese Möglichkeit wird wohl a priori Niemand bestreiten — der muss auch weiter zugeben, dass man leicht zu einer falschen Erklärung der Wirkungsweise eines Organes kommen kann, wenn man für diese Erklärung die Zusammensetzung des Organes aus Zellen immer berücksichtigen zu müssen glaubt.

Richtiger ist es also, sich auf den Standpunkt zu stellen, dass man a priori und auf Grund theoretischer Speculationen über die organische Individualität nichts von der Function der Zelle aussagen kann, sondern dass man zu einer physiologischen Characteristik der Zelle nur empirisch zu gelangen vermag auf Grund von Experimenten, bei deren Deutung man sich nicht von vorgefassten Meinungen leiten lässt. Dieser Gesichtspunkt soll uns im Folgenden leiten.

---

§ 3. Die Beziehungen der Zelle zur physiologischen Verbrennung.

Während in dem vorhergehenden Paragraphen zunächst ganz allgemein die Beziehung der Zelle zum physiologischen Individuum erörtert wurde, soll nun näher darauf eingegangen werden, welche besonderen physiologischen Verrichtungen der Zelle zufallen.

Wenn man diese Verrichtungen aufsuchen will, so wird man von vornherein alle die Vorgänge ausschliessen können, welche sich in manchen Zellen oder Organen abspielen, in anderen nicht. Denn man wird nicht diejenigen Eigenschaften zu den allgemein charakteristischen Eigenschaften der Zelle zu rechnen haben, welche nicht allen Zellen zukommen. Desshalb brauchen wir die Thatsachen, die in der speciellen Physiologie abgehandelt werden, in ihren Beziehungen zur Zellenlehre hier nicht zu berücksichtigen und wir werden uns darauf beschränken können, die Beziehungen der Zelle zu den allgemeinen Lebenseigenschaften festzustellen. Die allgemeinen Lebenseigenschaften kommen eben jedem lebendigen Ding, und daher auch jedem Zellinhalte zu.

Es wurde nun vorhin schon gesagt, dass nicht jede Lebenseigenschaft, die wir an einer Zelle wahrnehmen, durch die charakteristischen Zellbestandtheile zusammen bedingt sein muss, sondern auch gebunden sein könnte an einzelne Zelltheile, die mehr oder weniger unabhängig von der ganzen Zelle in Function treten können, und dass also diejenigen Verrichtungen, die sich noch in einzelnen

Zelltheilen abspielen, nicht zu den für die ganze Zelle charakteristischen Merkmalen gehören. Es muss daher untersucht werden, welche von den allgemeinen Lebenseigenschaften noch an Zelltheilen wahrzunehmen sind und demnach nicht der ganzen Zelle zugeschrieben werden können. Denn in einer physiologischen Charakteristik der Zelle wird nicht anzugeben sein, was für Eigenschaften jedes kleinste Stückchen lebendigen Zellinhaltes noch hat, sondern vielmehr, was die eigenthümliche Sonderung der lebendigen Zellsubstanz in die für die Zelle charakteristischen Bestandtheile, den Kern und das Protoplasma zu bedeuten hat.

Die Erörterung der hier aufgeworfenen Frage wird zweckmässig eingeleitet mit einer kurzen Uebersicht über die allgemeinen Lebenseigenschaften.

Nach der gegenwärtig herrschenden Lehre beruhen die Lebenseigenschaften auf den chemischen und physikalischen Eigenschaften der lebendigen Substanz. Die Lebensvorgänge bestehen in chemischen und physikalischen Prozessen, dem Stoff- und Kraftwechsel.

Der Stoffwechsel besteht darin, dass die Lebewesen einerseits die organischen Verbindungen, aus denen ihr Körper besteht, fortwährend spalten und unter Zutritt von Sauerstoff oxydiren, wobei einfache Verbindungen, (Kohlensäure, Wasser, einfache Ammoniakderivate) entstehen, anderseits ihre Körpersubstanz wieder aufbauen aus Substanzen der Aussenwelt. Den zuerst genannten Stoffwechselvorgang nennen wir kurz die Dissimilation, den zweiten die Assimilation.

Der Kraftwechsel geht einher mit dem Stoffwechsel, indem bei der Dissimilation eine Umwandlung

der in den organischen Substanzen aufgehäuften chemischen Spannkraft in lebendige Kraft (Wärme, Bewegung, manchmal auch Elektricität und Licht) erfolgt, während bei der Assimilation chemische Spannkraft in den gebildeten organischen Substanzen aufgehäuft wird.

Stoff- und Kraftwechsel können beeinflusst werden durch Agentien, die von Aussen auf die lebendige Substanz einwirken. Am bemerkenswerthesten ist in dieser Hinsicht die Steigerung der Dissimilation, welche wir Erregung nennen, und die durch die erregenden Agentien oder Reize hervorgerufen wird. Die Fähigkeit der lebendigen Substanz durch Reize erregt zu werden, nennen wir Erregbarkeit oder Reizbarkeit.

Die Assimilation verursacht das Wachsthum des lebendigen Körpers und dieses Wachsthum äussert sich morphologisch in der Formentwickelung, sowie in der Neubildung und Zeugung der Lebewesen.

Stoff- und Kraftumsatz, Reizbarkeit, Wachsthum und Formentwicklung sind also die Hauptmerkmale des Lebendigen, und wir werden nun zu untersuchen haben ob diese Merkmale gebunden sind an die ganze Zelle oder nur an einzelne Theile derselben.

Von den erwähnten Lebenserscheinungen wollen wir zunächst die active Bewegung der lebendigen Substanz in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen, weil diese das auffallendste und auch an kleinen Stücken noch leicht nachweisbare Lebensphänomen ist und weil der Nachweis von Bewegung in einem Stückchen lebendiger Substanz auch implicite den Nachweis noch einiger anderer Lebensmerkmale enthält.

Die sämmtlichen hier in Betracht kommenden Bewegungen der lebendigen Substanz werden von der Physiologie alle auf ein gemeinsames Prinzip zurückgeführt, sie werden alle als „Contractionserscheinungen“ aufgefasst.

Am wenigsten complicirt sind die Contractionserscheinungen bei dem Muskel und sie sind daher auch hier am eingehendsten untersucht worden, indessen lassen sich auch die Bewegungen der Cilien, der Flimmerepithelien, der Samenfäden sowie schliesslich die complicirten Gestaltveränderungen, die das Protoplasma gewisser Zellen, z. B. der Amöben zeigen, auf „Contraction“ zurückführen, so dass wir heutzutage die Contractilität als eine Cardinaleigenschaft der lebendigen Substanz ansehen.

Dass nun die Contraktionserscheinungen nicht gebunden sind an das Bestehen der ganzen Zelle, in welcher die contractile Substanz enthalten ist, geht aus sehr vielen Beobachtungen hervor, die an zerstückelten Zellen gemacht worden sind und die ergeben haben, dass noch einzelne kernlose Protoplasmastückchen einige Zeit hindurch ihre normale Bewegungsfähigkeit beibehalten. Soweit ich ersehe, verdanken wir die ersten Beobachtungen hierüber Ankermann und Koelliker welche die Samenfäden zum Gegenstand ihrer Untersuchungen gemacht haben.

Ankermann [23]) sagt über die Froschsamenfäden: „Gar nicht so selten trennt sich der Schwanz von dem Griffe los und trägt dann an dem vom Griffe losgerissenen Ende eine kleine Anschwellung oder ein Knöpfchen. Die Bewegung des abgerissenen Schwanzes ist ebenso lebhaft, ja noch lebhafter, als die der unversehrten Samenfäden.“ Das, was Ankermann den Griff der Samenfäden nennt, ist nach

der jetzt üblichen Bezeichnungsweise der Kopf, d. i. der kernhaltige Theil der Samenzelle.

Koelliker[24]) giebt an, dass, „— wie Jeder, der nur etwas mit der Beobachtung des Spermas, z. B. des Frosches, sich beschäftigt hat, weiss — auch isolirte Schwänze von Samenfäden sich bewegen, abgetrennte Köpfe desselben dagegen stille stehen.“

Später hat Engelmann[20]) diese Angaben bestätigt und ferner beobachtet, dass bei Flimmerzellen von Auster-Kiemen, deren untere die Kerne enthaltenden Hälften von den oberen, die Wimpern tragenden Theilen abgelöst waren, doch die Wimpern noch lebhafte Bewegungen zeigten. Auch giebt Engelmann an, dass bei zerstückelten oder zerfliessenden Infusorien oft einzelne Wimpern, an denen nur ein kleiner Rest der Leibes-Substanz haften geblieben ist, noch lange Zeit in heftiger Bewegung zu sehen sind.

Die Angaben Engelmann's über die Flimmerepithelien finden eine Bestätigung in Beobachtungen von C. Schmidt[25]), der in einer auf R. Heidenhains Veranlassung angestellten Untersuchung Folgendes fand: An losgestossenen Flimmerzellen aus dem Froschoesophagus tritt oft am oberen Ende eine Einschnürung auf, die ein kleines, rings mit Flimmerhaaren besetztes Stück von der übrigen Zelle abgrenzt. Die Einschnürung führt zur völligen Abschnürung des oberen Theiles vom Zellkörper. Die so entstandenen frei in dem schleimigen Secrete des Oesophagus befindlichen Körperchen, in denen kein Kern nachzuweisen war, findet man oft noch in voller Flimmerung begriffen.

Weitere Untersuchung, die unsere Frage betreffen, verdanken wir hauptsächlich Nussbaum und Gruber, Balbiani und Verworn; diese Untersuchungen sind an Protisten,

vorwiegend an Wimperinfusorien angestellt worden. Nussbaum[26]) benutzte als Versuchsobjekt hauptsächlich die von ihm sogenannte Art Gastrostyla vorax, eine Oxytrichine. Dieses Protist wurde auf dem Objectträger zerschnitten mit einer Lancette, oder in Fetzen zerrissen dadurch, dass ein sanfter Druck auf das Deckgläschen ausgeübt wurde. Unter den erhaltenen Fetzen befanden sich sowohl kernhaltige als kernlose Stücke. Die kernlosen Stücke, die weder ein Stück vom Haupt- noch vom Nebenkern enthielten, blieben in manchen Fällen noch zwei Tage lang am Leben und wiesen so lange noch ihre Bewegungen auf.

Grubers[27]) Versuche sind an Stentor coeruleus und Amoeba Proteus angestellt worden. Gruber giebt auch an, dass die kernlosen Stücke dieser Protisten noch nach der Zerstückelung einige Zeit hindurch Bewegungen zeigen.

Balbiani [28]) stellte seine Untersuchungen auch wieder an ciliaten Infusorien an, nämlich an Cyrtostomum leucas, Trachelius ovum und Porodon niveus. Er beobachtete sowohl bei den kernlosen als bei den kernhaltigen Theilstücken sofort nach der Zertheilung eine rasende, ungeordnete Bewegung. Die Theilstücke schwimmen rückwärts und vorwärts und drehen sich um ihre Achse. Aber nach Verlauf einiger Stunden tritt wieder eine geordnete Bewegung auf; die Stücke bewegen sich wie beim unverletzten Individuum nun wieder mit ihrem vorderen Ende voran. Auch die kernlosen Stücke schwimmen, nachdem die erste Bewegungsstörung nachgelassen hat, in derselben Richtung, die der Bewegung des unverletzten Individuums entspricht. Stücke, welche die Mundöffnung enthalten, nehmen auch fernerhin Nahrung auf, und Stücke mit Afteröffnung entleeren unbrauchbare Stoffe. Dies Verhalten dauert längere

Zeit. Allmählich freilich, wenn das kernlose Stück nun abzusterben beginnt, werden die Bewegungen schwächer und hören mit dem Tode des Stückes ganz auf.

Gleichzeitig und unabhängig von Balbiani hat ferner Verworn[29]) eine grosse Reihe von Theilungsversuchen an Rhizopoden und ciliaten Infusorien angestellt, welche zu Ergebnissen führten, die ganz in Einklang mit den Angaben früherer Autoren stehen. Aus seinen Versuchen führe ich hier denjenigen an, den er selbst in seiner Allgemeinen Physiologie als Beispiel beschreibt. „Lacrymaria olor, eine holotriche Ciliate, ist im mittleren Contractionszustande flaschenförmig und lässt einen Körper, Hals- und Kopftheil unterscheiden. Ist das Protist ungestört, so ist es in rastloser Bewegung, wobei jedem Theil des Zellleibes seine eigenthümliche Thätigkeit zukommt. Der Körpertheil macht fortwährend Gestaltveränderungen von peristaltischem Charakter, der Hals streckt sich bald zu einem äusserst langen und dünnen Faden aus, der mit seinem Vorderende sich verlängert, verkürzt, umbiegt und zwischen den Schlammtheilchen hierhin und dorthin tastet, bald schnellt er wieder, wie ein ausgespannter Gummifaden plötzlich zusammen, um nach Kurzem sein Spiel von Neuem zu beginnen; das Kopfende schliesslich tastet mit den langen Wimpern seines Mundtheiles überall auf den Gegenständen im Wasser umher, gleichsam als wenn die Wimpern wie Füsschen darauf entlang liefen. Dabei ist das ganze Protist durch die wechselnde Richtung des Wimperschlages in einem ewigen Vorwärts- und Rückwärtszucken begriffen, so dass es nur wenig von der Stelle kommt und hauptsächlich den langen Hals und Kopf mit rastlosem Eifer umhersuchen lässt. Wird es

gereizt, so zuckt es plötzlich zusammen und schwimmt in mittlerem Contractionszustand zuerst eine weitere Strecke rückwärts, nimmt dann wieder die Richtung nach vorne an und wirbelt in rasender Geschwindigkeit unter beständiger Achsendrehung vorwärts durch das Wasser.

Der Kern mit dem dicht anliegenden Nebenkern liegt im mittleren Abschnitte des Körpertheils.

Bei einiger Geduld gelingt es nun unter dem Mikroskop durch scharfe Schnitte die einzelnen Körpertheile abzutrennen, wobei der Kopftheil, der Halstheil und das hintere Endstück des Körpers stets kernlos sind, während der Körpertheil immer die beiderlei Kerne enthält. Der Erfolg der Durchschneidung ist zunächst bei jedem Theilstücke der, dass die Wimperbewegung sehr beschleunigt ist. Die Stücke wirbeln daher alle im Contractionszustand mit rasender Geschwindigkeit unter Achsendrehung durch das Wasser. Allmählich lässt die enorme Steigerung der Wimperthätigkeit nach, und bald benimmt sich jedes Theilstück genau so, wie es sich benahm, als es noch im Zusammenhang mit dem ganzen Protist stand. Der kernhaltige Körpertheil setzt seine metabolischen Bewegungen fort, durch Wechseln in der Richtung des Wimperschlages bald vorwärts, bald rückwärts zuckend, der Halstheil zieht sich bald lang aus und tastet ruhelos umher, obwohl er weder Kopf- noch Körpertheil mehr besitzt, bald schnellt er wie eine Gummischnur zusammen und streckt sich wieder aus, der Kopftheil endlich läuft, da er jetzt vom Körper befreit ist, wie ein selbstständiges Individuum auf den Schlammtheilchen im Wasser umher unter ganz denselben Wimperbewegungen, wie am unverletzten Protist. Kurz, jedes Theilstück verhält sich in

seinen Bewegungen jetzt genau so wie am Körper der normalen Lacrymaria. Auf Reize tritt bei allen Theilstücken Zusammenzucken durch Contraction der Myoide ein und Beschleunigung des Wimperschlages, die zur Wirbelbewegung unter Achsendrehung führt, also ganz wie sie auf Reizung beim unverletzten Protist eintritt. Dieses normale Verhalten der Bewegung bleibt bei den kernlosen Theilstücken in der Regel nahezu einen Tag lang bestehen. Alsdann tritt der Unterschied zwischen kernlosen und kernhaltigen Stücken hervor, dass die kernlosen zu Grunde gehen, während die kernhaltigen sich bereits zu ganzen Individuen regenerirt haben.

Das Verhalten der kernlosen Theilstücke von Zellen lässt sich also dahin charakterisiren, dass nach Ueberwindung eines durch den Reiz der Operation verursachten Erregungsstadiums jedes Stück fortfährt, die ihm am unverletzten Protist eigenthümlichen Bewegungen auszuführen und auch auf Reize in derselben Weise zu reagiren, wie vor der Operation. Erst die zum Tode führenden Erscheinungen der Necrobiose, welchen das kernlose Protoplasma anheimfällt, ändern auch das normale Verhalten der Bewegungen.

Wie in diesem, so zeigt sich in sämmtlichen vivisectorischen Versuchen, dass die Bewegungen kernloser Protoplasmastücke nach Ueberwindung eines durch die Operation verursachten Erregungsstadiums stets noch längere Zeit, häufig mehrere Tage lang in vollkommen unveränderter Weise fortbestehen und erst im Verlaufe der Necrobiose des Theilstücks Störungen und schliesslich Stillstand erfahren.“

Verworn spricht sich auf Grund dieser Beobachtungen des Weiteren gegen die Ansicht Hofers aus, dass der Kern ein regulatorisches Centrum für die Bewegung sei. Hofer[30]) hatte nämlich auch derartige Untersuchungen an Amoeben angestellt und auch beobachtet, dass kernlose Amoebenstücke noch Bewegungen zeigen, aber nur durch kurze Zeit hindurch, etwa 15—20 Minuten lang.

Dass auch isolirte Kerne noch bewegungsfähig sind, geht hervor aus Versuchen Demoor's[31]). Dieser fand, dass der Kern durch gewisse Einflüsse, wie Sauerstoffentziehung, Vergiftung mit Chloroform oder Ammoniakdämpfen, weniger leicht geschädigt wird, als das Protoplasma. Wenn nun das Protoplasma der Leucocyten durch solche Einwirkungen gelähmt, z. B. durch Chloroform narkotisirt wird, so weist doch der Kern noch die amöboiden Bewegungen auf, die er auch in der Norm vollführt. In Zellen von Spirogyra, deren Protoplasma in der angegebenen Weise gelähmt war, zeigte der Kern sogar noch die complicirten Bewegungen, die beim Kerntheilungsvorgang auftreten.

Für unsere Betrachtungen ergiebt sich aus den angeführten Versuchen die Thatsache, dass kernlose Protoplasmastücke sowie isolirte Kerne unter Umständen noch Tage lang Bewegungen, wie in der Norm ausführen können, dass also die Contractilität nicht an den physiologischen Zusammenhang der charakteristischen Zellbestandtheile gebunden ist.

Uebrigens hat diese Auffassung seit langem schon in der Muskelphysiologie geherrscht, denn man sieht hier die Contractilität nicht an als eine Eigenschaft, die nur der ganzen unversehrten Muskelfaser zukommt und die

verloren geht, wenn man die Muskelfasern zerstückelt, sondern man schreibt die Contractilität den kleinsten Theilchen zu, aus denen die Muskelfibrillen sich zusammensetzen. Das, was man in der Physiologie als contractiles Element bezeichnet, ist also nicht die ganze Muskelzelle, sondern nur ein winzig kleiner Theil derselben.

Nun lehrt uns die Muskelphysiologie, dass die Contraction bedingt ist durch einen chemischen Process, der seiner Natur nach unter die vorhin erwähnten Dissimilationsprocesse gehört. Die dabei frei werdende chemische Spannkraft wird nur zum Theil in mechanische Arbeit verwandelt, zum anderen Theil in Wärme. Wo also active Bewegung der lebendigen Substanz zu beobachten ist, da muss auch die physiologische Verbrennung und Wärmebildung statthaben, und wenn wir die Bewegung noch bei einzelnen kernlosen Zellstücken feststellen können, so haben wir implicite nachgewiesen, dass in solchen Stücken auch noch physiologische Verbrennung und Wärmebildung vor sich geht.

Aber es folgt noch mehr. Die Contraction beruht wie wir wissen, auf einem Erregungsprocess, und wenn wir demnach in abgetrennten kernlosen Zellstücken noch Erregung sehen, so müssen diese auch noch Reizbarkeit besitzen. Die Reizbarkeit der kernlosen Zellstücke hat übrigens Verworn auch direct nachgewiesen; er giebt in der vorhin citirten Beschreibung seiner Versuche an, dass auf Reize bei allen Zellstücken Zusammenzucken durch Contraction der Myoide und Beschleunigung des Wimperschlages eintritt.

Uebrigens liefert die Nervenphysiologie ein einfaches und allbekanntes Beispiel von Reizbarkeit kernloser Zell-

stücke. Der Nachweis hiefür liegt in der leicht zu demonstrirenden Thatsache, dass Stücke von Nervenfasern, die ganz aus dem Organismus herausgeschnitten sind, noch lange Zeit ihre Reizbarkeit behalten. Die reizbare Substanz dieser Stücke ist ein kernloses Stück des Achsencylinderfortsatzes der Nervenzelle. Zu Untersuchungen über die Reizbarkeit und die Reize haben gerade solche Nervenfaserstücke sehr oft gedient.

Erwähnt sei schliesslich noch, dass auch die elektrischen Phaenomene, die bei der Erregung auftreten, bei den ausgeschnittenen Nervenfasern leicht festzustellen und hier sogar in zahlreichen Untersuchungen genauer studirt worden sind. Also auch die elektrischen Phaenomene, die als Lebensäusserungen auftreten, finden sich noch in kernlosen Zellstücken.

Die Bewegung der lebendigen Substanz, die Dissimilation, die Wärmebildung, die elektrischen Phaenomene, die Reizbarkeit, kurz alles was auf die physiologische Verbrennung zurückzuführen ist, findet sich noch in kernlosen Zellstücken. Man kann also den Satz aufstellen:

Die physiologische Verbrennung ist unabhängig von dem Bestand der ganzen Zelle und kann daher nicht durch das Zusammenwirken der charakteristischen Zellbestandtheile bedingt sein. Für die physiologische Verbrennung hat demnach der Aufbau der Organismen aus Zellen keine Bedeutung.

Man darf daher auch erwarten, dass der Theil der allgemeinen Physiologie, der von den physiologischen Verbrennungen handelt, ganz ohne Rücksicht auf die Zellenlehre dargestellt werden kann, und dass die Be-

rücksichtigung der Zellenlehre, weit davon entfernt der Lehre von der physiologischen Verbrennung förderlich zu sein, im Gegentheil eher hinderlich erscheint, weil dadurch diese Lehre leicht auf falsche Bahnen gebracht werden kann. Dass dem so ist, möge noch durch einige Worte erläutert werden.

Zu welchen Consequenzen es führen kann, wenn man die Contractionstheorie mit aller Gewalt in die Zwangsjacke des Zellprincips einzwängen will, das lehrt die Theorie, welche VERWORN[32]) aufgestellt hat, um die Bewegungserscheinungen mit dem Zellprincip in Beziehung zu bringen.

Eine ausführliche Kritik dieser Theorie hier wiederzugeben, erscheint mir überflüssig; ich habe dieselbe früher an anderer Stelle[33]) gegeben und kann daher auf meine früheren Ausführungen hinweisen. Hier sei nur kurz erörtert, wie VERWORN gerade durch das Zellprincip auf den falschen Weg gebracht worden ist.

VERWORN geht bei der Erforschung der Contractionserscheinungen von der Ansicht aus, dass man die Behandlung des Problems der Contraction aufzunehmen hat an der amoeboiden Zelle, weil man hier das Substrat der Contractionserscheinungen in möglichst einfacher Form vor sich habe. Die äusserliche Aehnlichkeit, die zwischen dem Einziehen und Ausstrecken der Protoplasmafortsätze einerseits und der Verkürzung und Wiederverlängerung des Muskels andererseits besteht, führt ihn zu der — übrigens auch von anderen Autoren gemachten — Hypothese, dass das Einziehen der Fortsätze wesensgleich sei der Contraction, das Ausstrecken der Fortsätze aber der auf die Contraction folgenden Erschlaffung des

Muskels entspräche. Um nun bei der Deutung der Protoplasmaströmungen das Zellprincip zu wahren, muss er natürlich auch dem anderen charakteristischen Zellbestandtheil, dem Kern, ein Rolle hierfür zuschieben, und er thut dies, indem er sagt, der Kern producire gewisse Stoffe, die Kernstoffe, zu welchen die durch den Reiz veränderten Protoplasmatheilchen chemische Affinität hätten und mit welcher sich diese Theilchen daher zu verbinden strebten. Damit die Verbindung erfolgt, bewegen sich die Protoplasmatheilchen nach erfolgter Erregung auf die um den Kern gelagerten Kernstoffe zu, also in den Zellleib hinein; das ist die Contractionsphase. Nach dieser Vereinigung sollen die Protoplasmatheilchen nun Affinität zum Sauerstoff der Umgebung haben und desshalb wieder nach Aussen wandern. Das ist die Expansion, das Ausstrecken der Pseupodien. In welcher Weise Verworn diese Ideen verwerthet, um die Muskelcontraction zu erklären, möge man im Original nachlesen.

Der Haupteinwand, der gegen diese Theorie zu erheben ist, ist der, dass sie über die Ursache der Bewegung der Protoplasmatheilchen keinen Aufschluss giebt. Die chemische Affinität, welche Verworn als Ursache der Bewegung der Protoplasmatheilchen einmal zum Kern hin, das andere Mal nach Aussen hin annimmt, übt bekanntlich keine solche Fernwirkung aus, dass sie in dieser Art direct Massen in Bewegung setzen kann. Ueberdies müsste ja, falls wirklich eine solche Fernwirkung bestände, bei der Expansion viel eher der leicht bewegliche Sauerstoff in die Zelle hinein, als die Protoplasmatheile von dem Sauerstoff aus der Zelle herausgezogen werden.

Das ist aber nicht der einzige Einwand, der gegen Verworn's Theorie erhoben werden kann. Indess will ich mich damit begnügen und betreffs der übrigen Einwände auf meine eben erwähnte Abhandlung verweisen. Es kommt mir ja hier nicht darauf an, diese Theorie ausführlich zu widerlegen, sondern nur zu zeigen, welch' merkwürdige Ideen die Verfechtung des einseitig cellularen Princips in der allgemeinnn Physiologie gezeitigt hat.

Die Verquickung des Contractionsproblems und des Zellproblems ist also unzulässig und es scheint mir geboten, in der Darstellung der allgemeinen Physiologie dies mehr zu berücksichtigen, als es bisher geschehen. So kann ich mich nicht einverstanden erklären mit der Art der Darstellung dieser Lehren, wie sie in dem schon citirten Buche O. Hertwig's: „Die Zelle und die Gewebe" enthalten ist, in einem Buche, das nach Hertwig's Angabe eine allgemeine Anatomie und Physiologie sein soll. Im III. Kapitel des I. Bandes seines Buches erörtert Hertwig die Bewegung der lebendigen Substanz, er beschreibt die Protoplasmabewegung, sowie die Geissel- und Flimmerbewegung, berührt dagegen mit keinem Worte die Muskelcontraction, die doch bisher am eingehendsten von allen diesen Bewegungen studirt worden ist und die Lehre von der Bewegung der lebendigen Substanz am meisten gefördert hat. Dies ist nicht zu verstehen, denn hätte Hertwig an jener Stelle seines Buches eine allgemeine physiologische Betrachtung über die Bewegung der lebendigen Substanz geben wollen, so hätte er die Muskelcontraction mit in den Kreis seiner Betrachtungen ziehen müssen, wollte er aber in seinem Buche nur eine allgemeine Zellphysiologie schreiben, dann

brauchte er von den erwähnten Bewegungserscheinungen kaum etwas zu sagen, weil sie ja kein Charakteristikum der Zelle sind.

Ebenso ist — beiläufig bemerkt — das IV. Kapitel des Buches, in dem die Reizerscheinungen behandelt werden, für eine allgemein physiologische Betrachtung dieser Erscheinungen zu lückenhaft — werden doch z. B. noch nicht einmal die classischen Untersuchungen über die polare Erregung von Nerv und Muskel durch den elektrischen Strom erwähnt —, während für eine rein cellularphysiologische Erörterung dieses Kapitel dagegen ganz überflüssig sein würde, weil hier Reizerscheinungen beschrieben werden, die mit der „Zelle" nichts zu thun haben. Um nur eins herauszugreifen:

Auf Seite 88 seines Buches beschreibt O. Hertwig die Erscheinungen der Galvanotaxis einzelliger Organismen. Die Erörterungen dieser Erscheinungen gehören aber in eine allgemeine Zellphysiologie gar nicht hinein, weil nicht jede Zelle Galvanotaxis aufweist. Das galvanotactische Verhalten der Protisten ist ein Phaenomen, welches nichts mit dem Wesen der Zelle zu thun hat, sondern vielmehr, wie ich an anderer Stelle ausgeführt habe,[33]) in physiologischer Hinsicht analog ist der Galvanotaxis, die man auch an dem ganzen Organismus höherer Thiere beobachtet und die hier von Hermann[34]) speciell bei Froschlarven und Fischembryonen entdeckt worden ist, ehe sie auch bei Protistenindividuen nachgewiesen wurde.

Was also Hertwig mit diesen und noch anderen Kapiteln seines Buches bezweckt, ist mir nicht klar: für eine allgemeine Physiologie sind sie zu lückenhaft, für eine Cellularphysiologie überflüssig.

Dasselbe lässt sich sagen über die Darstellung der allgemeinen Physiologie, resp. der Zellphysiologie, die in dem kürzlich erschienenen Lehrbuch der Physiologie des Menschen von TIGERSTEDT[35]) gegeben ist. Im zweiten Kapitel dieses Buches wird — als Einleitung zur speciellen Physiologie — eine Auseinandersetzung „über die Elementarorganismen" gebracht. Eine allgemeine Zellphysiologie enthält dieses Kapitel aber nicht — die Frage, welche physiologische Bedeutung der Differenzirung der lebendigen Substanz in Kern und Protoplasma zukommt und welchen Zweck der Aufbau der Organismen aus Zellen hat, ist gar nicht in bestimmter Weise aufgeworfen, geschweige denn discutirt. Andererseits finden sich hier eine Menge specieller biologischer Details aufgezählt, die gar nicht in eine physiologische Charakteristik der Zelle gehören. Für eine allgemeine Physiologie ist dagegen — worauf schon LOEB[36]) hingewiesen hat — das Kapitel zu lückenhaft, weil der Verfasser von dem zur Begründung der allgemeinen Physiologie dienenden Thatsachenmaterial oft nur die Beobachtungen aus der Protistenphysiologie auswählt, statt bei der Auswahl das Gesammtgebiet der Physiologie zu berücksichtigen.

Es dürfte sich empfehlen, in Zukunft in derartigen Darstellungen die allgemeine Physiologie von der allgemeinen Zellphysiologie deutlicher zu scheiden und da, wo es an Thatsachen zum Ausbau der Zellphysiologie noch mangelt, doch wenigstens durch präcise Fragestellung das Zellproblem scharf zu umzeichnen.

Dass die Lehre von der physiologischen Verbrennung entwickelt werden kann, ohne dass man das Zellprincip zu Hilfe nehmen muss, möge nun an der Hand der schon

erwähnten Abhandlung Pflueger's „Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen[13])“ erläutert werden.

Pflueger geht bei der Aufstellung seiner Theorie der physiologischen Verbrennung aus von folgenden Erwägungen:

Da das in den Körper eingeführte Nahrungseiweiss sowie das Eiweiss der Körpersäfte sich indifferent gegen inactiven Sauerstoff verhalten und da im Körper kein activer Sauerstoff nachzuweisen ist, so muss erst bei der Ueberführung des Nahrungseiweiss in die organisirte Körpersubstanz, in das sogenannte lebendige Eiweiss eine solche Modification des Eiweiss eintreten, dass es nun der Oxydation zugängig ist. Da die physiologischen Verbrennungen ferner auch in einer vollständig sauerstofffreien Atmosphäre eine Zeit lang vor sich gehen können, ohne dass freier Sauerstoff in den Geweben der Thiere nachweisbar wäre, so muss ferner im thierischen Körper ein gewisser Vorrath an Sauerstoff in chemischer Bindung aufgespeichert sein, der bei der physiologischen Verbrennung verzehrt wird.

Pflueger nimmt nun zur Erklärung aller dieser Thatsachen an, dass bei der Umwandlung des toten Eiweiss in lebendiges eine Lockerung der Atombindungen unter Sauerstoffaufnahme statt hat, so dass eine überaus labile Verbindung entsteht. Insbesondere soll der Stickstoff bei der Bildung des lebendigen Eiweiss in eine andere Bindung mit dem Kohlenstoff eintreten, als im toten Eiweiss. Während das tote Eiweiss den Stickstoff in amidartiger Bindung enthält, soll im lebendigen Eiweiss der Stickstoff an den Kohlenstoff in derselben Weise

gebunden sein, wie in der Cyansäure. Denn die Cyansäure gleicht in ihren physikalischen und chemischen Eigenschaften dem lebendigen Eiweiss, und zwar besonders hinsichtlich der leichten Zersetzlichkeit, sowie hinsichtlich der Natur der bei der Zersetzung entstehenden Producte. Ausser dem „toten" Eiweiss werden aber auch die anderen brennbaren Nahrungsstoffe, die Fette und Kohlehydrate erst der lockeren Verbindung des lebendigen Eiweiss einverleibt, ehe sie der physiologischen Verbrennung anheimfallen.

In Folge der lockeren Bindung sind die Atome im lebendigen Eiweissmolecül leicht gegen einander beweglich und die dadurch ermöglichten intramolecularen Schwingungen bewirken es, dass leicht Atome in Beziehung treten, die vorher nicht auf einander gewirkt hatten. Dadurch entsteht leicht ein Zerfall des labilen Molecüls, indem als Zerfallproducte stabilere Verbindungen: Kohlensäure, Wasser und amidartige Körper sich bilden.

Weil die intramoleculare Bewegung im lebendigen Eiweiss bereits so gross ist, dass die Atome periodisch nahezu in statu nascendi sich befinden, so reichen die Minimalimpulse der Reize aus, um sie in diesen Zustand überzuführen, und da dieser Zustand wahrscheinlich aber ganz vorzugsweise zur Kohlensäurebildung führt, so wird dabei eine bedeutende Menge von chemischer Spannkraft in kinetische Energie verwandelt. So erklärt Pflueger's Theorie in einfachster Weise die Reizbarkeit der lebendigen Substanz und die Kraftauslösung durch die Reize.

„Da die intramoleculare Schwingung ferner die Anziehung verändert, indem Atome in Beziehung treten, die sonst nicht aufeinander gewirkt hätten, so begreift man die plötzliche Entstehung mächtiger Zugkräfte, da

diese Atome sich anziehen. Liegen solche sich anziehende Theile in geordneten Reihen und entsteht auf der ganzen Reihe in demselben Moment die Anziehung, so können dadurch, wie bei der Muskelzuckung bedeutende Kräfte erzeugt werden. Diese Kräfte müssen, wenn sie durch Kohlensäurebildung bedingt sind, schnell verschwinden, weil der Zug in dem Momente erlöschen muss, wo die Kohlen- und Sauerstoffatome ihren Zusammenhang mit dem contractilen Molecül aufgegeben haben.“ So wird auch die Contractilität der lebendigen Substanz aus ihrem chemischen Aufbau abgeleitet.

Was für unsere Betrachtungen hier von Pflueger's Theorie sehr wesentlich ist, das ist die von ihr eröffnete Möglichkeit, die physiologische Verbrennung zu erklären ohne Zuhilfenahme des Zellprincips. Dass noch einzelne Stücke der Zelle physiologische Verbrennungen aufweisen können, erklärt sich aus dieser Theorie mit Leichtigkeit, weil nach ihr in jedem kleinsten Stück lebendiger Substanz, in jedem Theil des lebendigen Molecüls noch diese Vorgänge ablaufen können, falls dieser Theil nur die charakteristische Atomgruppirung enthält, welche die leichte Zersetzbarkeit des lebendigen Eiweiss bedingt.

Man sieht demnach, dass die Lehre von der physiologischen Verbrennung recht gut entwickelt werden kann, ohne dass man überhaupt der Zelle Erwähnung zu thun braucht.

Um übrigens auch gegnerischen Anschauungen gerecht zu werden, möge hier eingeschaltet werden, dass von O. Loew[37]) eine andere Theorie über die Constitution der lebendigen Substanz aufgestellt worden ist. Gegen Pflueger's Hypothese, dass Cyansäuregruppen das Charak-

teristikum des lebendigen Eiweiss seien, erhebt Loew den Einwand, dass manche Substanzen, die giftig wirken und demnach mit der lebendigen Substanz chemische Reactionen eingehen, gerade mit der Cyansäure nicht reagiren. Als Beispiel sei die Blausäure erwähnt. Loew's Theorie weicht in manchen Einzelheiten von derjenigen Pflueger's ab; er neigt dazu, die für das lebendige Eiweiss charakteristische Atomgruppirung in Amidoaldehyden zu suchen. Eine Discussion über die Frage, ob Loew's Einwände berechtigt sind und ob seine Theorie allen Thatsachen entspricht, würde mich hier zu weit von meinem Ziele wegführen; ich kann sie mir aber auch ersparen, weil Loew doch die für unsere Betrachtungen wesentlichen Grundlagen der Pflueger'schen Theorie als richtig anerkennt und ihre grosse Bedeutung für die allgemeine Physiologie auch gebührend würdigt. Diese Grundlagen sind: die Zurückführung der Lebensprocesse auf die besondere chemische Constitution des lebendigen Eiweiss, die Erklärung des Wachsthums durch chemische Polymerisation, die Erklärung der physiologischen Verbrennung und der Reizbarkeit aus der labilen Constitution der für das lebendige Eiweiss charakteristischen Atomgruppe.

Mag man sich also für diese oder jene Theorie entscheiden; beide gestatten es, eine Erklärung der physiologischen Verbrennung zu geben, ohne das man die Zelle zu Hilfe nehmen muss.

Hier ist der Ort, um auf den schon früher (S. 35) citirten Ausspruch Verworn's zurückzukommen, dass „jede Zelle die elementaren Lebenserscheinungen in ihrer individuellen Form“ zeigt. Dieser Satz bedarf einer Richtigstellung. Wir haben erfahren, dass die auf der physio-

logischen Verbrennung beruhenden Lebensäusserungen sich noch in einzelnen isolirten Zellstücken finden. Diese elementaren Lebenserscheinungen treten also nicht erst in der ganzen Zelle, sondern schon in jedem kleinsten Theilchen lebendiger Substanz in ihrer individuellen Form auf. Das Studium jener Erscheinungen muss daher auch auf diese Theilchen und nicht auf die Zelle zurückführen. So kommen wir wieder zu der Auffassung, dass nicht die Zelle das Hauptuntersuchungsobjekt für die allgemeine Physiologie ist. Dies gilt zunächst für die Dissimilationserscheinungen; in wie weit die Assimilation noch in den kleinsten lebendigen Theilchen erfolgt, wird nun zu erörtern sein.

---

§ 4. Die Beziehungen der Zelle zur Assimilation, zum Wachsthum und zur Formbildung.

Pflueger's Theorie, die eben besprochen wurde, wirft auch Licht auf die Vorgänge der Assimilation, des Wachsthums und der Formbildung, deren Beziehungen zur Zelle jetzt discutirt werden sollen.

Die Eigenschaft der Cyansäure, auf welche diese Vorgänge zurückgeführt werden, ist ihre starke Neigung, durch chemische Polymerisation aus kleineren Molecülen condensirte grössere Molecüle zu bilden. Dadurch ist das lebendige Eiweiss begabt mit der Eigenschaft, in allen seinen Radicalen mit grosser Kraft und Vorliebe besonders gleichartige Bestandtheile anzuziehen, um sie dem Molecül chemisch einzufügen und so in infinitum zu wachsen; es ist ein in fortwährender, nie endender Bindung begriffenes und sich wieder zersetzendes Molecül.

Die Anschauungen Pflueger's über die Assimilation und das Wachsthum der lebendigen Substanz sind schon früher (S. 21 ff.) eingehend citirt, hier mögen noch folgende Worte von ihm Platz finden:

„Es ist ausserdem nicht unverständlich, dass die Art der Lagerung der einzelnen Radicale in den Riesenmolecülen, also die Lagerung der chemischen Angriffspuncte für die sich vollziehende Assimilation, wie für den Ort, wo der Sauerstoff eintritt, von Belang sein wird, so dass man begreift, wie die Art des Wachsthums und die Zersetzung eine Folge verschiedener primitiver Anordnung ist. Das wirft theilweise Licht auf die Ursache,

warum das Eiweiss verschiedene Leistungen zeigt, je nachdem es von der einen oder anderen Zelle in die Organisation eingefügt worden ist."

Von diesen Bemerkungen PFLUEGER's ist für uns hier zweierlei von Wichtigkeit:

Erstens, dass zwar im Principe jedes Stückchen lebendiger Substanz noch mit der Fähigkeit ausgestattet ist, zu assimiliren und zu wachsen, dass demnach auch die Assimilation und das Wachstum mindestens bis zu einem gewissen Grade unabhängig von dem Bestehen der ganzen Zelle sind.

Zweitens aber, dass die Art und der Grad der Assimilation doch bei verschiedenen Gewebstheilen verschieden sein kann. Es könnte daher im Sinne der PFLUEGER'schen Theorie auch bei den einzelnen Zellbestandtheilen die Assimilationsfähigkeit verschieden sein und dadurch bedingt sein, dass erst durch das Zusammenwirken der charakteristischen Zellbestandtheile die Assimilation in solcher Weise verläuft, dass dadurch der Bestand und die Erhaltung der Functionsfähigkeit der Zelle auf die Dauer garantirt wird.

Dass wenigstens bis zu einem gewissen Grade die Assimilation auch noch in kernlosen Zellstücken vorkommt, geht hervor aus Versuchen, die KLEBS[38]) an Pflanzenzellen angestellt hat. Durch Plasmolyse in 16%iger Rohrzuckerlösung hat er Zellen von Spirogyrafäden in je ein kernhaltiges und mehrere kernlose Stücke gespalten. Letztere blieben noch lange am Leben, bis zu 6 Wochen. KLEBS beobachtete nun, dass diese Stücke doch noch Stärke zu bilden vermögen, falls sie Chlorophyll enthalten, und dass sie stärkefrei werden durch Verbrauch der vor-

her abgelagerten Stärkekörner, wenn sie längere Zeit im Dunkeln gehalten sind. Hier finden sich also in den kernlosen Zellstücken die charakteristischen Erscheinungen der Assimilation: Die Bildung von organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser, und die Weiterverwendung dieser organischen Substanz zum Aufbau der lebendigen Substanz.

Diese Beobachtungen wurden bestätigt von GERASIMOFF,[39]) welcher unter dem Einfluss der Abkühlung bei Spirogyra und bei Sirogonium aus einer sich theilenden Zelle ein Paar Tochterzellen entstehen sah, von denen die eine die ganze Substanz des Mutterkernes enthielt, während die andere kernlos war. Die kernlosen Zellen, welche manchmal bis zu 6 Wochen am Leben blieben, liessen noch Stärkebildung im Lichte erkennen.

Dass übrigens sogar einzelne völlig isolirte Chlorophyllkörner noch assimiliren, ist von ENGELMANN[40]) in sehr sinnreicher Weise nachgewiesen worden mittels der Bacterienmethode, bei welcher das Sauerstoffbedürfniss der Fäulnissbacterien (Bacterium termo) als Reagenz für den Sauerstoffnachweis dient. ENGELMANN sah, dass diese Bacterien sich um isolirte Chlorophyllkörner anhäufen; demnach hauchen diese Körner noch Sauerstoff aus. „Der Zellkern scheint keinen Einfluss auf den Vorgang zu haben“ äussert sich ENGELMANN.

Bis zu einem gewissen Grade scheint auch noch kernlosen Zellstücken das auf Assimilation beruhende Wachsthum zuzukommen, wenigstens deutet darauf hin eine Angabe von PALLA,[41]) welcher fand, dass kernlose Protoplasmastücke, die durch Plasmolyse aus den Wurzelhaaren und Pollenschläuchen einiger Phanerogamen, sowie

von Algen erhalten worden waren, in manchen Fällen, besonders wenn die Objecte noch im Wachsthum begriffen waren, sich mit einer neuen Zellhaut zu umkleiden im Stande sind, die deutlich Cellulosereaction zeigt. Freilich hat PFEFFER[8]) gegen diese Beobachtung den Einwand erhoben, dass vielleicht die von PALLA erhaltenen kernlosen Zellstücke nicht ganz von den kernhaltigen Stücken isolirt waren, sondern noch durch protoplasmatische Verbindungsfäden damit zusammenhingen. PFEFFER giebt an, dass er die Membranbildung bei solchen kernlosen Stücken, die ganz sicher isolirt waren, nicht mehr gesehen hat.

Schliesslich sei erwähnt, dass GRUBER[27]) an kernlosen Zellstücken noch Regeneration beobachtet hat. Die Versuche wurden an dem Protist Stentor coeruleus angestellt. Zu den Versuchen wurden Individuen ausgewählt, welche eben den Beginn der spontanen Theilung, d. h. in der Mitte des Körpers die Anlage des für das hintere Tochterindividuum bestimmten Peristomkranzes aufwiesen. Das Individuum wurde durch einen Querschnitt halbirt, es gelang, die Kernmasse fast ganz zum Austritt zu bringen; die beiden Stücke wurden isolirt, sie hatten sich am anderen Tage zu vollkommenen, lebhaft sich bewegenden Individuen regenerirt.

Die hier beobachtete Neubildung des Peristomkranzes am hinteren Stück erfolgte aber nur, wenn der Kranz vor der künstlichen Theilung schon in Bildung begriffen war. Eine Regeneration neuer Individuen aus kernlosen Stücken konnte dagegen nicht beobachtet werden, wenn die kernlosen Stücke nicht schon von vorne herein die Anlagen zu den neuzubildenden Theilen enthielten.

Die soeben aufgezählten Beobachtungen lassen erkennen, dass in kernlosen Zellstücken noch bis zu einem gewissen Grade Assimilation, Wachsthum und Formbildung auftreten, wie das nach PFLUEGER's Theorie zu erwarten war. Dass auch der Kern allein noch Erscheinungen der Formbildung aufweist, das wird bewiesen durch die vorhin schon erwähnte Beobachtung DEMOORS,[31]) der zu Folge der Kern noch die zur Neubildung von Zellen nöthige Kerntheilung zeigt, auch wenn das Protoplasma gelähmt ist. Aber alle die erwähnten Beobachtungen lassen auch schon erkennen, dass die Vorgänge der Assimilation, des Wachsthums und der Formbildung in kernlosen Zellstücken doch eingeschränkt sind, und dies wird in der That zweifellos bewiesen durch eine grosse Zahl anderer Beobachtungen.

Die kernlosen Stücke von Zellen sterben nämlich nach einiger Zeit ab, während von dem kernhaltigen Reste aus die ganze Zelle wieder regenerirt wird.

Wohl das zuerst bekannt gewordene und wegen seiner Bedeutung für die Pathologie am meisten bekannte Beispiel eines solchen Verhaltens liefert uns die sogenannte secundäre Degeneration und die Regeneration durchschnittener Nervenfasern. Wenn man bei einem Thiere eine Nervenfaser durchschneidet, sie im Uebrigen aber in situ im Thierkörper lässt, so stirbt nach kurzer Zeit das Stück der Nervenfaser, das von der zugehörigen Zelle durch den Schnitt abgetrennt wurde, ab, es zerfällt und der Zerfall äussert sich anatomisch durch Schwund des Achsencylinders und der Markscheide, und Ersatz derselben durch Bindegewebe. Danach findet eine Regeneration der Nervenfaser statt, in der Art, dass von dem mit dem

Zellleib noch zusammenhängenden Stumpf aus die Nervenfaser wieder wächst.

Analoge Beobachtungen sind in zahlreichen Untersuchungen gemacht worden, die an Zellen von Pflanzen und Protisten angestellt worden sind.

Beobachtungen an Pflanzenzellen stammen von Klebs, der in den schon erwähnten Versuchen[38]) fand, dass die kernhaltigen Stücke fortfuhren zu wachsen und eine neue Zellhaut zu bilden, während die kernlosen sich nicht vergrössern, kuglig bleiben und keine Zellhaut bilden. Entsprechende Beobachtungen sind übrigens schon vor Klebs von Schmitz[42]) an verletzten Siphonocladiaceenzellen gemacht worden. Auch Gerasimoff[39]) giebt von den kernlosen Zellen, die er beobachtet hat, an, dass sie in ihrem Wachsthum eingeschränkt und gegen Schädigungen sehr wenig resistenzfähig sind. Ferner ist hier zu berichten über eine Beobachtung Haberlandt's[43]), der bei Laubblatthaaren von Bryonia dioica und von Sicyos angulatus fand, dass in Folge ungleichmässiger Verdickungen der Zellwand kernlose Protoplasmastücke von dem übrigen Zellleib abgeschnürt wurden; die kernlosen Stücke bilden nicht weiter Cellulosehüllen, während die kernhaltigen Reste neue Zellhäute bildeten und sich dadurch einkapselten. Schliesslich sei hier nochmals erinnert an die schon früher erwähnte Angabe Pfeffer's[8]), dass kernlose Zellstücke nur dann Cellulosehäute bilden, wenn sie durch protoplasmatische Verbindungsfäden mit einer kernhaltigen Nachbarzelle noch in Verbindung stehen.

Die Untersuchungen über das Verhalten kernloser Stücke von Protistenzellen sind auch schon meist erwähnt: es sind das die Versuche von Nussbaum,[26]) Gruber,[27])

Balbiani,[28]) Verworn[29]) und Hofer,[30]) sowie noch andere von Brandt[44]). Es hat sich da, wie schon früher kurz angedeutet wurde, ergeben, dass nur kernhaltige Theilstücke wieder wachsen und durch Regeneration die verlorenen Stücke wieder ersetzen können, so dass sie dann wieder wie ein normales Individuum sich verhalten. Die kernlosen Stücke aber zeigen kein Wachsthum und keine Regeneration, sondern sie gehen nach kürzerer oder längerer Zeit zu Grunde. Eine Ausnahme von dieser Regel bilden nur die Beobachtungen Gruber's, dass in solchen Fällen Neubildung von Organen stattfindet, wo die Anlage zu den neuzubildenden Organen im kernlosen Zellstück schon vorhanden ist. Mit der Störung der assimilatorischen Funktionen in kernlosen Protoplasmastücken der Protisten hängt es wohl auch zusammen, dass hier die sogenannte „Verdauung", d. h. die Umwandlung der aufgenommenen Nahrungsstoffe in die Körpersubstanz, eingeschränkt oder aufgehoben ist. Beobachtungen hierüber sind von Verworn und von Hofer in den citirten Abhandlungen beschrieben worden.

Wenn kernlose Stücke kein Wachsthum mehr zeigen, so liegt der Gedanke nahe, dass vielleicht dem Kern allein derjenige Grad von Assimilationsvermögen zukomme, der für das Wachsthum und die Formbildung nöthig ist. Indessen hat sich gezeigt, dass isolirte Kerne ebenfalls nicht lebensfähig sind. Verworn[45]) hat nämlich beobachtet, dass Kerne von den Protisten Thalassicolla nucleata und Bursaria truncatella, die sich experimentell ohne grosse Schwierigkeit von den übrigen Zellbestandtheilen isoliren liessen, nach der Isolation sich nicht mehr zu einem neuen Individuum regeneriren, und auch nicht dauernd

am Leben bleiben können, sondern nach einigen Tagen dem körnigen Zerfall anheimfallen.

Es ist also der Satz aufzustellen:

Die Assimilation, das Wachsthum, die Regeneration und die Formbildung kommen einzelnen kernlosen Protoplasmastücken, sowie isolirten Kernen nur in beschränktem Maasse zu. Der normale Verlauf dieser physiologischen Vorgänge kann auf die Dauer nur durch das Zusammenwirken der beiden charakteristischen Zellbestandtheile, Kern und Protoplasma zustande kommen.

Es ist aber vielleicht nicht überflüssig, auch hier vor dem Missverständniss zu warnen, dass das Zusammenwirken von Kern und Protoplasma in allen Fällen zum Wachsthum und zur Regeneration genüge und dass diese Gebilde selbstständig jede Formbildung bewirken. Bei den Zellen der höheren Organismen reicht, wie früher schon mehrmals erwähnt, das Zusammenwirken der Zellbestandtheile nicht in allen Fällen zur vollkommenen Regeneration aus, sondern es ist dazu auch noch der normale physiologische Zusammenhang mit dem ganzen Organismus nöthig. Eine Muskelfaser beispielsweise stirbt schliesslich ab, auch wenn sie nur von ihrem nervösen Centrum durch Durchschneiden des motorischen Nerven getrennt ist, während im Uebrigen ihre Lebensbedingungen die gleichen bleiben wie in der Norm.

Die organisatorische Thätigkeit einer Zelle des vielzelligen Organismus ist überhaupt nicht unabhängig von dem Gesammtorganismus, wie das in den citirten Schriften von Sachs,[9]) de Bary,[10]) Whitman[11]) Rauber,[12]) des Näheren auseinandergesetzt ist, und wenn wir nun auch dem Zusammenwirken von Kern und Protoplasma eine wesent-

liche Bedeutung für die Organisationsvorgänge zuschreiben müssen, so darf doch nicht ausser Acht gelassen werden, dass das Bestimmende dabei der Gesammtorganismus ist, und dass die Zelle hier nur als Hülfsapparat functionirt.

Wachsthum, Regeneration, Formbildung, kurz alle die physiologischen Vorgänge, die wir als Organisationsvorgänge bezeichnen können, sind an das physiologische Zusammenwirken von Kern und Protoplasma gebunden. Um der Zelle daher einen kurzen Namen zu geben, der ihren physiologischen Charakter bezeichnet, können wir sie Organisationseinheit oder Elementarorganisator nennen.

Virchow[46]) hat in seiner Cellularpathologie die Zelle „Ernährungseinheit" genannt. Dieser Ausdruck trifft insofern das Richtige, als die Organisation ja auf der Ernährung beruht. Indessen glaube ich doch den Namen „Organisationseinheit" vorziehen zu dürfen, weil in dem Wort „Ernährungseinheit" die formativen Functionen der Zelle zu wenig hervorgehoben sind. Virchow selbst setzt die nutritiven Vorgänge den formativen gegenüber, so dass das von ihm gewählte Wort Ernährungseinheit zu Missverständnissen führen könnte. Bemerkenswerth ist aber die von Virchow vorgeschlagene Bezeichnung, weil er an der Stelle seiner Cellularpathologie, wo er jenen Namen vorbringt, weiterhin sagt, dass er die nutritiven Vorgänge auch von den functionellen schärfer trennen wolle, und weil er demnach, wenn ich ihn recht verstehe, die functionellen Vorgänge nicht als eine allgemeine Zellfunction hinstellt, sondern die nutritiven. Selbst Virchow also, dem doch Niemand vorwerfen wird, er habe die physiologische Bedeutung der Zelle unterschätzt, bringt

hier zum Ausdruck, dass auch er nicht sämmtliche Lebenserscheinungen als eine eigentliche Zellfunction ansieht.

In neuerer Zeit hat Sachs[47]) den Zellkern mit dem zugehörigen Protoplasma zusammen „Energide“ genannt, um dadurch auszudrücken, dass diese Theile die eigentlichen activen Elemente der Zelle sind und in Gegensatz gestellt werden müssen zu den passiven Zellproducten (Zellhaut, Stärkekörner etc.) Bei der Aufstellung der Energidenlehre hat Sachs in seiner Eigenschaft als Botaniker zunächst die Pflanzenzelle im Auge gehabt. In der Pflanzenzelle treten aber diejenigen Lebensäusserungen hauptsächlich hervor, die in Gestaltungs- und Wachsthumsvorgängen beruhen, — nennt man doch die Pflanzen ohne Weiteres „Gewächse“ —, die auf der physiologischen Verbrennung beruhenden Lebenserscheinungen treten dagegen hier sehr zurück. Bei dieser Sachlage ist es begreiflich, dass der Begriff, den Sachs unter „Energide“ versteht, sich nahezu deckt mit dem, was wir hier Organisationseinheit genannt haben. In diesem Sinne ist auch der Begriff der Energide verstanden worden von Kupffer[48]) und von Koelliker[49]), welche die Energidenlehre in die thierische Histologie eingeführt haben und welche zum Unterschiede von der Energide die anderen activen Gebilde, deren Leistungen durch die physiologische Verbrennung verursacht sind, z. B. Muskelfibrillen u. s. w. als paraplastische Gebilde oder als active Energidenproducte bezeichnen.

Mir scheint der Name „Energide“ für den Kern mit dem zugehörigen Protoplasma verbesserungsbedürftig zu sein, weil durch diesen Namen von dem Kern und Protoplasma zunächst nur ausgesagt wird, dass sie ein mit

Thatkraft begabtes Gebilde darstellen. Um die specielle physiologische Function im Namen zu bezeichnen, wäre es schon besser, wenigstens immer von einer „Organisationsenergide“ zu sprechen.

Während demnach der Name „Energide“ in gewisser Hinsicht als zu allgemein angesehen werden muss, ist er in anderer Hinsicht dagegen zu speciell. Denn durch denselben wird zu einseitig die physikalische Seite der Gestaltungsvorgänge betont — es wird durch den Namen ausgesagt, dass bei der Gestaltung eine Kraftentfaltung und eine Arbeitsleistung Seitens der Energide statt hat. Aber die chemischen Vorgänge, die sich bei der Gestaltung abspielen, verdienen nicht minder unsere Beachtung. Ja man darf es sogar noch als zweifelhaft ansehen, ob denn bei jedem Gestaltungsvorgang Arbeit geleistet wird. Wenn z. B. bei der Ausgestaltung des Bindegewebes durch Oxydation aus Eiweiss Collagen gebildet und als Intercellularsubstanz ausgeschieden wird, so braucht dazu möglicher Weise Seitens der „Energide“ keine Arbeit geleistet zu werden; im Gegentheil wird durch die Oxydation des Eiweiss zu Collagen wohl Energie frei, die zu irgend einem anderen Zwecke im Haushalt des Organismus dienen könnte.

Um also einerseits die specielle physiologische Function von Kern und Protoplasma im Namen zum Ausdruck zu bringen, anderseits nicht zu sehr die physikalische Seite der Gestaltungsvorgänge in den Vordergrund zu drängen, glaube ich dem Sachs'schen Namen Energide den Ausdruck „Organisationseinheit“ vorziehen zu dürfen.

Die physiologische Charakteristik der Zelle lässt sich also kurz in den Satz zusammenfassen:

Der Kern mit dem zugehörigen Protoplasma ist nicht der Elementarorganismus, sondern der Elementarorganisator oder die Organisationseinheit, deren Wirksamkeit freilich abhängig ist von dem ganzen Organismus, welchem sie angehört.

Es ist hier der Ort, um mit einigen Worten die Frage zu erörtern, in welcher Beziehung Protoplasma und Kern zu den Secretionen stehen. Es liegen eine Reihe interessanter Beobachtungen vor, die bei oberflächlicher Betrachtung zu dem Schlusse zu zwingen scheinen, dass auch an der Secretion sowohl Protoplasma als Kern direct betheiligt sind. Hier sind vor allem die werthvollen Untersuchungen R. Heidenhain's[50]) zu nennen, aus denen hervorgeht, dass in den Zellen mancher Drüsen nicht nur das Protoplasma sondern auch der Kern während der Secretion Veränderungen erleidet, die morphologisch nachweisbar sind. Beispielsweise in den sogenannten Eiweissdrüsen der Mundhöhle ist der Kern in der Ruhe klein, unregelmässig zackig, bei der Secretion wird er grösser und rundlich.

Von späteren Untersuchungen über das Verhalten der Kerne bei der Secretion mögen noch diejenigen von Korschelt[51]) erwähnt werden. Diese Beobachtungen betreffen das Verhalten der Kerne in den Follikelepithelzellen der Insecten, von welchen aus die Eier ernährt werden. Die Kerne liegen in diesen Zellen, so lange die Bildung des Dotters und des Chorions vor sich geht, unmittelbar an der nach dem Ei zu gerichteten

Oberfläche, während sie nach der Ausbildung des Chorions in die Mitte der Zelle wandern. Ferner fand Korschelt, dass in den sogenannten Doppelzellen der Wasserwanzen (Ranatra und Nepa), welche strahlenartige Chitinfortsätze an dem Chorion der Eier erzeugen, die Kerne zahlreiche feine Fortsätze nach der Seite hin ausstrecken, wo der Chitinstrahl gebildet wird.

Diese Beobachtungen Heidenhain's, Korschelt's und anderer Autoren berechtigen scheinbar zu dem Schlusse, dass die Zelle als Ganzes (Kern und Protoplasma) an der Ausscheidung betheiligt ist und dass daher die Zelle nicht nur organisatorische Einheit, sondern in manchen Fällen auch secretorische Einheit ist.

Indessen dürfte es rathsam sein, in dieser Schlussfolgerung vorsichtig zu sein. Es wäre ja auch möglich, dass an der Secretion unmittelbar nur das Protoplasma betheiligt ist, dass dagegen die Function des Kernes hierbei nicht eine direct secretorische wäre, sondern vielmehr auch hier eine organisatorische, indem der Kern dafür sorgt, dass die durch die Secretion verloren gegangenen Protoplasmatheile wieder restituirt werden. In diesem Sinne haben sich übrigens auch zwei Autoren ausgesprochen, die auf diesem Gebiete gearbeitet haben, nämlich Hebold[52]) dem wir einige interessante Beobachtungen über die Veränderung der Kerne bei der Secretion der Schleimdrüsen des Eileiters von Rana verdanken, und Rawitz[53]), welcher die Fussdrüse der Opisthobranchier zum Gegenstand seiner Untersuchungen gemacht hat.

Speciell die von Korschelt beschriebenen Vorgänge könnten übrigens auch so aufgefasst werden, dass der Kern direct daran betheiligt ist, dass aber hier seine

Thätigkeit nicht eigentlich eine secretorische, sondern vielmehr auch eine organisatorische ist. Denn wir haben es hier doch mit Gestaltungsvorgängen, mit der Neubildung von Organen: Chorion und Chitinfortsätzen zu thun, wenn auch diese Organe nicht der Zelle, von welcher sie gebildet werden, sondern der Eizelle zu Gute kommen.

---

§ 5. Die Arbeitstheilung zwischen Kern und Protoplasma.

Die Thatsache, dass zur Organisation beide, Kern und Protoplasma nöthig sind, macht es schon wahrscheinlich, dass beide nicht für die Organisation gleichwerthig sind, sondern, dass ihnen dabei verschiedene Rollen zufallen. Das ist in der That der Fall und es wird besonders bewiesen durch die Beobachtungen, welche man über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Befruchtung gemacht hat, also bei dem physiologischen Vorgang, der zur Gestaltung eines neuen Individuums aus den abgetrennten Geschlechtszellen der elterlichen Individuen führt.

Die Vermuthung, dass der Kern insofern massgebend für die Gestaltung ist, als er den Träger der erblichen Eigenschaften darstellt, ist schon von Haeckel in seiner Generellen Morphologie[54]) ausgesprochen worden. Für ihn hat „der innere Kern die Vererbung der erblichen Charaktere, das äussere Plasma dagegen die Anpassung, die Akkommodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Aussenwelt zu besorgen."

Auch Virchow hat die Bedeutung des Kerns für die Organisationsvorgänge schon früh erkannt. Er schreibt in seiner Cellularpathologie[55]):

„Wir werden späterhin eine Reihe von Thatsachen der physiologischen und pathologischen Entwicklungsgeschichte besprechen, welche es in hohem Grade wahr-

scheinlich machen, dass der Kern allerdings eine ausserordentlich wichtige Rolle innerhalb der Zelle spielt, eine Rolle, die wie ich gleich hervorheben will, weniger auf die Function, die specifische Leistung der Elemente sich bezieht, als vielmehr auf die Erhaltung und Vermehrung der Elemente als lebendiger Theil. Die specifische (im engeren Sinne animalische) Function zeigt sich am deutlichsten am Muskel, am Nerven, an der Drüsenzelle, aber die besonderen Thätigkeiten der Contraction, der Sensation, der Secretion scheinen in keiner Weise unmittelbar mit den Kernen etwas zu thun zu haben. Dass dagegen inmitten aller Function das Element ein Element bleibt, dass es nicht vernichtet wird und zu Grunde geht unter der fortdauernden Thätigkeit, dies scheint wesentlich an die Existenz des Kerns gebunden zu sein. Alle diejenigen zelligen Bildungen, welche ihren Kern verlieren, sind hinfällig, sie gehen zu Grunde, sie verschwinden, sterben ab, lösen sich auf."

Aehnlich äussert sich Claude Bernard in seinen Leçons sur les phénomènes de la vie[56]):

„Lorsque l'on considère une cellule, qui est un être vivant rudimentaire, on doit y retrouver les deux espèces de phénomènes essentiels de création organique et de déstruction vitale. Or les travaux précédents, les études des micrographes sur le noyau et nos propres observations, semblent localiser l'un et l'autre ordre de phénomènes dans une partie différente, dans le protoplasma d'une part, dans le noyau d'autre part.

Le protoplasma est l'agent des manifestations de la cellule: manifestations vitales, qui deviennent apparentes dans le fonctionnement du tissu, où celles se rassemblent

et s'ajoutent. Les phénomènes fonctionnels ou de dépense vitale auraient donc leur siége dans le protoplasma cellulaire.

Le noyau est un appareil de synthèse organique, l'instrument de la production, le germe de la cellule."

Auf Grund des Studiums der Befruchtungsvorgänge bei Pflanzen und Thieren haben STRASBURGER[57]) und O. HERTWIG[58]) die Ansicht gestützt und befestigt, dass der Kern Träger der zu vererbenden Eigenschaften und mithin für die Gestaltung massgebend sei. Als Hauptresultat dieser Untersuchungen hat sich nämlich der Satz ergeben, dass der Befruchtungsvorgang im Wesentlichen auf der Copulation des Eikerns mit dem Kern des Samenfadens beruht, während der protoplasmatische Zellkörper der beiden Geschlechtszellen bei diesem Vorgang keine wesentliche Rolle spielt.

Die Richtigkeit dieser Ansicht ist bewiesen worden durch ein Experiment BOVERI's[59]).

Es gelang BOVERI nämlich, Seeigeleier durch Schütteln in einem Reagenzglase zu zerstückeln in kernhaltige und kernlose Theile. Wenn er die kernlosen Stücke mit Spermazellen befruchtete, so entwickelte sich das befruchtete kernlose Eistück zu einer Larve. Derartige Versuche nahm er nun vor mit Eistücken und Spermazellen, die von zwei verschiedenen Arten entnommen waren. Die kernlosen Eistücke wurden von Sphaerechinus granularis, der Samen von Echinus microtuberculatus genommen. Da zeigte sich, dass sich eine Larve entwickelte, die genau mit der normalen Larve von Echinus übereinstimmt, während die Befruchtung kernhaltiger Sphaerechinuseier mit Echinussamen zu einer

Bastardform führte, die eine Mittelstellung zwischen Sphaerechinus- und Echinuslarven einnahmen. Das Protoplasma des kernlosen Eistückes von Sphaerechinus hat also in Boveri's Versuchen keinen bestimmenden Einfluss auf die entstehende Larvenart gehabt, denn es entstand ja die dem Echinussamen entsprechende Larve. Mithin ist bei der Zeugung der Bastarde aus kernhaltigen befruchteten Eiern nicht das Protoplasma, sondern der Kern das Bestimmende.

Wenn der Kern der Geschlechtszellen demnach Träger der erblichen Eigenschaften ist oder die Anlage des neuen Organismus schon enthält, so scheint dem Kern der Zelle überhaupt die active Rolle bei der Organisation zuzukommen, während das Protoplasma dabei anscheinend eine passive Rolle spielt.

Indessen geht man doch zu weit, wenn man das Protoplasma bei den Organisationsvorgängen für ganz passiv hält. Die schon vorhin erwähnten Versuche Demoor's[31]) zeigen, dass es hier auch activ betheiligt ist. In diesen Versuchen war durch die lähmenden Agentien, wie Chloroform etc. das Leben des Protoplasmas zum Stillstand gebracht worden, während der Kern und — wie hier zur Ergänzung des früher Gesagten erwähnt sein soll — auch die Centralkörper noch lebendig waren. Der Kern zeigte Kerntheilung, wie im ungestörten Zellleben, es entstanden zwei Zellkerne, die sich auch von einander trennten. Aber nach der Trennung der beiden Tochterkerne kam es nicht zu vollständiger Zelltheilung: die Ausbildung einer neuen Cellulosemembran, welche die Zelltheilung erst vollkommen gemacht hätte, blieb aus. Hier sehen wir also Störungen in einem Organisa-

tionsvorgang eintreten in Folge Lähmung des Zellprotoplasma allein ohne Lähmung des Kerns. Man wird demnach nicht behaupten dürfen, dass der Kern allein das active Gebilde für die Organisation ist, und dass er allein zur Organisation genügt, sondern dass dabei auch das lebendige Protoplasma mitwirkt. Aber anderseits kann auch das Protoplasma nur unter Mitwirkung des Kernes organisatorisch wirksam sein. Kern und Protoplasma zusammen bilden also die Organisationseinheit, aber dem Kern kommt dabei doch ein die Art der Organisation bestimmender Einfluss zu.

Auf diese Function des Kernes weisen ferner noch Beobachtungen hin, die von HABERLANDT[60]) an Pflanzenzellen gemacht wurden, und welche die Beziehungen zwischen der Lage der Kerne und dem Wachsthum resp. der Regeneration der Zelle betreffen. HABERLANDT fand, dass der Kern von jungen sich entwickelnden Pflanzenzellen meist in der Nähe derjenigen Stelle liegt, an welcher das Wachsthum am lebhaftesten vor sich geht. Dies gilt sowohl für das Wachsthum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speciell für das Dicken- und Flächenwachsthum der Zellhaut. Ist mehr als eine Stelle im Wachsthum bevorzugt, so nimmt der Kern eine solche centrale Lage ein, dass er von den Orten ausgiebigsten Wachsthums ungefähr gleichweit entfernt ist. Zuweilen stellen Plasmastränge eine Verbindung der Kerne mit den Wachsthumsstellen auf kürzestem Wege her. In der ausgebildeten Zelle behält der Kern seine frühere Lage nur in wenigen Fällen bei. Gewöhnlich verlässt er den in der wachsenden Zelle innegehabten Platz und zeigt dann zumeist eine unbestimmte Lagerung.

Besonders auffallend fand sich die Beziehung der Kerne zur Bildung der Zellhaut bei den Erscheinungen der Wundheilung. Es treten dabei die Kerne auf in dem an der Wundstelle sich ansammelnden Protoplasma, sie rücken also an die Oberfläche empor, während die Chlorophyllkörner dagegen sich gerade in entgegengesetzter Richtung zurückziehen.

Haberlandt folgert aus seinen Beobachtungen:

1. Die Thatsache, dass der Kern gewöhnlich blos in der jungen sich entwickelnden Zelle eine bestimmte Lagerung zeigt, weist darauf hin, dass seine Function hauptsächlich mit den Entwickelungsvorgängen der betreffenden Zelle zusammenhängt.

2. Aus der Art seiner Lagerung ist zu schliessen, dass der Kern beim Wachsthum der Zelle, speziell beim Dicken- und Flächenwachsthum der Zellhaut eine bestimmte Rolle spielt.

Hier ist auch noch eine Beobachtung von Tangl[61]) zu erwähnen, welcher bei Zwiebeln von Allium die Reaction der Zellen auf Wundreize studirt hat und dabei fand, dass nach einer Verwundung durch Schnitt das Protoplasma der der Wundfläche benachbarten Zellen sich auf den nach der Wundfläche orientirten Zellwänden ansammelt und dass dabei die Kerne in der Nähe der Protoplasmaansammlung gelagert sind. Tangl bringt diese Reaction in ursächlichen Zusammenhang mit der anatomischen Continuität des Protoplasmas benachbarter Zellen. Inzwischen hat ja, wie schon vorhin erwähnt wurde, Pfeffer[8]) thatsächlich nachgewiesen, dass der Vorgang, welcher die Neubildung der Cellulosemembran verursacht, thatsächlich durch die protoplasmatischen Ver-

bindungen von einer Zelle auf eine benachbarte übermittelt werden kann.

Ueber die Art des Zusammenwirkens von Kern und Protoplasma bei der Organisation lassen sich noch keine bestimmten Angaben machen. Im Allgemeinen findet man hier meist zwei Möglichkeiten in Betracht gezogen:

Erstens ist angenommen worden, dass der Kern aus dem Protoplasma Stoffe aufnimmt, sie chemisch verändert und dann wieder ans Protoplasma abgiebt, und dass die vom Kern umgewandelten Stoffe nun vom Protoplasma für die Wachsthumsprocesse und für die Regeneration verwendet werden. Eine Stütze für diese Auffassung sehen manche in der Beobachtung Korschelt's,[51]) dass bei jungen Eiern von Cölenteraten und Insecten die Kerne vorzugsweise an der Stelle liegen, wo die Nahrungsaufnahme in das Ei stattfindet und dass er nach den Nahrungsstoffen hin zahlreiche Fortsätze aussendet. Doch dürften wohl diese Beobachtungen, so interessant sie auch sind, für unsere Frage hier nicht von entscheidender Bedeutung sein, weil aus ihnen zunächst nur das hervorgeht, dass der Kern sich an der Nahrungsaufnahme auch betheiligt, nicht aber durch dieselben entschieden wird, ob der Kern die aufgenommene Nahrung nur für sich verbraucht, oder sie in eine für ihre Verwendung im Protoplasma taugliche Form verwandelt und als solche abgibt.

Zweitens ist es möglich, dass die Einwirkung des Kernes auf das Protoplasma eine dynamische ist, gerade so wie man sich auch die trophische Wirkung, welche vom Centralnervensystem aus auf die Muskeln ausgeübt

wird, nicht durch Stofftransport aus den Nervenzellen durch die Nervenfasern in die Muskeln zu stande kommen denkt, sondern auch hierfür eine noch unbekannte dynamische Wirkung annimmt. Diese Ansicht wird gestützt durch die Thatsache, dass Muskelschwund sogar bei unversehrten motorischen Nerven eintritt, wenn die Erregung des Muskels vom nervösen Centralorgan ausbleibt. Wird z. B. ein Muskel eines Gliedes durch einen Verband, der das Glied unbeweglich fixirt, ausser Thätigkeit versetzt, so verfällt er der sogenannten Inactivitätsatrophie.

Beachtenswert ist nun hier ein von Pflueger [62]) geäusserter Gedanke, der für die Beurtheilung der aufgeworfenen Frage Verwerthung finden könnte und der zu einer von den beiden besprochenen und in der Literatur meist discutirten Ansichten abweichenden Auffassung führt. Pflueger ist zu diesem Gedanken geführt worden durch seine Untersuchungen über den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo, welche unter Anderem ergeben haben, dass bei sich entwickelnden Batrachiereiern, falls die Eiachse (d. i. die Verbindungslinie zwischen dem schwarzen und weissen Pol) künstlich geneigt wird, die Medianebene des Embryo zusammenfällt mit der Ebene des in diesem Falle senkrecht stehenden Meridians, dass ferner die Embryonalanlage auf derjenigen Hälfte des senkrechten Meridians liegt, welche bei schief liegender Achse die obere ist, und dass schliesslich der Kopftheil des Nervensystems dabei in der Richtung nach dem schwarzen, der Steisstheil nach dem weissen Pole zu sich entwickelt. Die Eisubstanz hat demnach eine meridiale Polarisation. Denn das eine Ende einer Meridianhälfte ist für das Wachsthum nicht gleich-

werthig dem anderen Ende derselben Hälfte. PFLUEGER stellt sich daher auf jeder Meridianhälfte eines Eis in der Richtung des Meridians „polarisirte", für alle Hälften aber gleichwerthige Molecülreihen vor, welche die Verschiedenheiten der Organisation der Embryonalanlage nach den beiden verschiedenen Polen hin verursachen. Eine Verallgemeinerung dieser Vorstellung führt nun zu einer Theorie der Wachsthumsrichtung, zu deren Erläuterung ich PFLUEGER's eigene Worte citire. Er geht aus von der Thatsache der Regeneration abgeschnittener Gliedmassen und sagt:

„Am meisten Licht verbreitet die Wiederbildung verlorener Gliedmassen." . . . . „Alle Geschöpfe besitzen dieses Vermögen in allerdings wechselnder Grösse" . . . . „Wenn immer gerade das ersetzt wird, was verloren ging, so ist es klar, dass das wieder neu erzeugte Glied nicht aus einem präexistirenden Keim des Gliedes entstand. Die Wundfläche des Armstumpfs hat Nährmaterial angezogen und die Molecüle desselben organisirt zu einem Arme. Die ordnende Kraft ist aber eine Molecularkraft, die von der lebendigen Substanz des Stumpfes aus nicht in die Ferne wirken kann, sondern nur dadurch, dass sie die in die Activitätssphäre ihrer Molecüle gerathenden Nährmolecüle anzieht, an bestimmte Orte treibt und so gleichsam eine neue lebendige Schicht auf sich niederschlägt. Wie nun diese neue Schicht organisirt ist, hängt offenbar von dem Gesetz der Organisation, d. h. von der Molecularanordnung und dem chemischen Zustande in der Oberfläche ab, auf welche sich jene neue Schicht absetzte. Es ist der Zustand dieser Schicht mit einem Worte die mathematisch notwendige Folge des Zustandes

jener älteren generirenden Schicht. Weil aber bei der embryonalen Entwicklung diese letztere Schicht auch schon da war, ehe die heute neu erzeugte entstand, so musste diese damals genau so entstehen, wie sie jetzt zum zweiten Mal entstand. So baut sich Schicht auf Schicht, die jüngere stets das Kind der älteren, bis das Organ wieder ersetzt ist. Der Grund der Wiederersetzung liegt also darin, dass die wunde Fläche des Armstumpfes so arbeitet, wie sie es immer thut, auf die Molecüle der an sie grenzenden Schicht richtend, ordnend, organisatorisch wirkend, wesshalb jedes Nährstofftheilchen, das in den Bereich desselben geräth, sofort sich einfügt dem von ihr vorgeschriebenen Gesetz. Es ist selbstverständlich, dass meine Ansicht nur principiell aufzufassen ist, weil ja der sich regenerirende Arm nicht so entsteht, dass, während die Hand noch nicht zu sehen ist, etwa der Vorderarm schon fix und fertig wäre. Denn auf der Wundfläche des Armstumpfes entsteht erst ein Blastemkegel, wobei ich mir denke, dass, lange ehe jene erste neue Schicht fertig ist, sie schon auf die folgende und so fort wirkt, sodass gleichsam alle Schichten fast gleichzeitig entstehen und nur die einen dem definitiven Zustande näher sind, als die anderen." . . . .

„Durchschneidet man einen Nervenstamm, so zeigt die Oberfläche, welche dem mit dem Rückenmark und Gehirn noch zusammenhängenden Nervenstumpf angehört, eine eminente, regenerirende Kraft, die andere Schnittfläche stirbt mit den peripherischen Nerven ab, obwohl sie mit jener Fläche sich unter sonst gleichen Bedingungen befindet. Die organisirenden Flächen des Körpers zeigen also eine Polarisation, indem die eine

Seite derselben im allgemeinen nicht dieselbe Beschaffenheit, als die andere darbietet. Die Richtung der Polarisation der generirenden Flächen ist die Ursache der Richtung des Wachsthums."

Der ausgeschnittene Nerv regenerirt sich demnach, „weil das ausgeschnittene Stück das Ergebniss der directen und indirecten organisatorischen Arbeit ist, welche die durch den Schnitt bloss gelegte Fläche erzeugt hat und continuirlich (bei der Restitution im Stoffwechsel) immerfort wieder bildet."

Das zuletzt von Pflueger besprochene Beispiel der Regeneration einer Nervenfaser lässt ohne Weiteres erkennen, in welcher Hinsicht die Pflueger'sche Vorstellung herangezogen werden kann bei der Erörterung der uns hier interessirenden Frage, nämlich der Frage, wie die organisatorische Wirkung, welche die Organisationseinheit ausübt, zu stande kommt. Wir hätten uns demnach vorzustellen, dass in der Organisationseinheit von einem Centrum, also vielleicht vom Kern aus polarisirte Molecülreihen ausgehen, deren Polarisation derart ist, dass ein Wachsthum und eine Regeneration wohl in der Richtung von diesem Centrum peripheriewärts, aber nicht umgekehrt erfolgen kann.

Von den beiden vorhin discutirten Ansichten unterscheidet sich Pflueger's Theorie in bemerkenswerther Weise dadurch, dass sie nicht eine unmittelbare Betheiligung des Kernes an jedem Regenerationsvorgang, sei es eine stoffliche, sei es eine dynamische, erforderlich erscheinen lässt. Es genügt hier lediglich der organisirte Zusammenhang der Stelle, wo regenerirt werden

soll, mit dem Centrum der Organisationseinheit, um die Regeneration zu ermöglichen.

Mit der hier vorgebrachten, auf PFLUEGER's Anschauungen gegründeten Hypothese über die Wirkungsweise der Organisationseinheit scheint auf den ersten Blick hin die von PFEFFER festgestellte Thatsache in Widerspruch zu stehen, dass in einem kernfreien Zellstück an der Wundfläche eine Neubildung der Membran noch stattfindet, wenn dieses Stück mit der Nachbarzelle noch in Verbindung war durch die in der Zellwand verlaufenden Protoplasmafäden. Hier wird also von der Wundfläche aus eine neue Zellhaut angelegt in der Richtung, nach welcher vor der Verwundung der Kern lag. Der Organisationsvorgang erfolgt also in der verwundeten Zelle nicht in der Richtung vom Kern peripheriewärts, sondern umgekehrt und diese Thatsache scheint gegen die Ansicht zu sprechen, dass die Protoplasmamolecülreihen in der Organisationseinheit so polarisirt sind, dass die Organisation nur in der Richtung vom Kern zur Peripherie erfolgt.

Indessen muss beachtet werden, dass wir es hier nicht mit einem Organisationsact zu thun haben, der als normal gelten kann. In der Norm, d. h. in der unversehrten Zelle wird nicht an der der Wundfläche entsprechenden Stelle eine Cellulosemembran gebildet; die Bedingungen, welche die Zellhautbildung an dieser Stelle ermöglichen, sind pathologische, weil sie erst durch die Verwundung geschaffen werden. Es wird also hier wohl unter dem Einfluss der Nachbarzelle in dem kernlosen, d. i. seines Organisators beraubten Zellstück eine Veränderung der Organisation geschaffen, welche jetzt die Zellhautbildung an abnormer Stelle ermöglicht. Dass die

Polarisation nicht überall eine absolut constante ist, sondern dass sie sich verändern kann und insbesondere durch äussere Umstände oft verändert wird, lehren viele Untersuchungen, welche den Einfluss äusserer Umstände auf die Organbildung bei Pflanzen und Thieren zum Gegenstand haben. Bei Pflanzen existirt, wie schon Sachs und Voechting betont haben,[63]) auch eine Polarität, von der die Wachsthumsrichtung und Organbildung abhängt; diese Polarität bedingt den Gegensatz zwischen Wurzelende und Sprossende der Pflanze und ist in ihrer Anlage schon oft in der Spore oder Eizelle vorhanden. Es ist aber bekannt, dass es in manchen Fällen gelingt, durch äussere Einwirkungen (einseitige Belichtung, abnorme Stellung der Pflanze zur Schwerkraftsrichtung) Spross- oder Wurzelvegetationspuncte dort hervorzubringen, wo sie sich unter normalen Verhältnissen nicht bilden. Auch die Organbildung bei Thieren kann in dieser Art durch äussere Umstände beeinflusst werden, wie das die schönen Untersuchungen Loeb's[64]) über „Heteromorphose" lehren. Näher darauf einzugehen, würde uns hier zu weit von unserem Ziele entfernen.

Die bisherigen Erörterungen haben ergeben, dass die auf der physiologischen Verbrennung beruhenden Lebensäusserungen in kernlosen Protoplasmastücken noch, wie in der Norm, auftreten, während die Assimilation in solchen Stücken eingeschränkt ist und insbesondere das auf Assimilation beruhende Wachsthum und die Regeneration nur unter Mitwirkung des Kernes möglich ist. Es hat sich demnach in der Zelle eine Arbeitstheilung ausgebildet der-

art, dass dem äusseren Protoplasma vorwiegend Functionen zukommen, durch welche die Beziehungen des Lebewesens zur Aussenwelt geregelt werden, d. s. die Reactionen auf äussere Einwirkungen, während der Kern durch seine vorwiegend assimilatorische, das Wachsthum und die Regeneration bestimmende Function die Lebensfähigkeit des Lebewesens unterhält. Was hat diese Arbeitstheilung wohl zu bedeuten?

Die lebendige Substanz dürfte nicht gleich, als sie auf der Erde entstand, die morphologische und physiologische Differenzirung in Kern und Protoplasma aufgewiesen haben.

Pflueger hat es in seinen Erörterungen über die physiologische Verbrennung wahrscheinlich gemacht, dass die lebendige Substanz zu der Zeit, da die Erde aus dem feurig-flüssigen Zustand in den festen überging, entstanden ist, weil in dem Erdfeuer die Bedingung gegeben war, welche die Entstehung der lockeren hochgespannten Verbindungen, der Cyanverbindungen, sowie der Kohlenwasserstoffe ermöglichte, und so zur Entstehung der lebendigen Substanz führte.

„Das erste Eiweiss — so sagt er — was so entstand, war sogleich lebendige Materie, begabt mit der Eigenschaft in allen seinen Radicalen mit grosser Kraft und Vorliebe besonders gleichartige Bestandtheile anzuziehen, um sie dem Molecül einzufügen und so in infinitum zu wachsen.“

Dieses lebendige Eiweiss wird nicht gleich von seiner Entstehung an den morphologischen Charakter gehabt haben, wie die gegenwärtig vorhandene lebendige Substanz, und insbesondere wird nicht von vorneherein

eine Differenzirung in Kern und Protoplasma vorhanden gewesen sein. STRASBURGER[65]) sagt hierüber:

„Das Cytoplasma, der Zellkern und die Centrosomen sind den Zellkörpern der Pflanzen, wie der Thiere eigen. Sie stellen bereits einen Zustand fortgeschrittener Differenzirung im Protoplasma vor und auf Grund der Vorstellungen, welche wir uns heute von der Entwicklung der Organismen bilden, möchten wir annehmen, dass diesem Zustand ein einfacherer vorausgegangen sei. Eine solche Annahme wird durch das Studium der niederen Organismen gestützt. Bei den einfachsten Pflanzen, die wir kennen, hat man sowohl kernlose, als auch ihrer ganzen Masse nach grün gefärbte Zellkörper beschrieben. Doch will ich diese Angaben hier nicht unbedingt betonen, weil sie von mancher Seite beanstandet worden sind. Hat man doch neuerdings Zellkerne auch für Bacterien angegeben. Doch angenommen selbst, alle die bekannten Organismen hätten einen bereits differenzirten Plasmakörper aufzuweisen, so dürfte daraus nicht folgen, dass solche Differenzirung am Anfang einer jeden Lebensäusserung gestanden habe. Denn wir können nicht annehmen, dass die kleinsten Organismen, die wir mit unseren Vergrösserungsgläsern sehen, wirklich auch die kleinsten Wesen sind, welche existiren. Das müsste doch ein merkwürdiger Zufall sein, wenn gerade jetzt, bei der gegebenen Leistung unserer Instrumente die unterste Grenze des Lebens erreicht worden wäre. Dieselbe Annahme hätten mit ganz demselben Recht auch unsere Vorfahren machen können, während doch seitdem so viele kleine Wesen, die ihren Instrumenten verborgen bleiben mussten, vor allem die Bacterien, entdeckt worden sind.

Der Umstand, dass die kleinsten Organismen, die wir kennen, bereits mit sehr complicirten morphologischen und physiologischen Eigenschaften ausgerüstet sind, verleitet uns zu dem Schluss, dass jenseits der uns zugänglichen Gebiete wohl noch Wesen von einfacherem Bau und einfacheren Verrichtungen bestehen."

Die Zelle ist also nicht von vorneherein als solche geschaffen worden, sondern erst im Laufe der Phylogenese aus undifferenzirtem, formlosem Protoplasma entstanden. Der Zweck der Differenzirung des Plasma in Kern und Protoplasma ist aber offenbar folgender:

Ein Klümpchen lebendiger Substanz, das am Leben bleiben soll, muss in Wechselverkehr mit der Aussenwelt treten und im Stande sein, die nützlichen Dinge der Aussenwelt sich zu Nutzen zu machen, den schädlichen dagegen aus dem Wege zu gehen. Eines der Hauptmittel aber, welche dies ermöglichen, ist die Bewegungsfähigkeit der lebendigen Substanz, denn durch die Protoplasmabewegung vermag die lebendige Substanz ihre Gestalt den äusseren Einwirkungen anzupassen, schädigenden Einwirkungen auszuweichen, nützliche Dinge, die sie zu ihrem Stoffwechsel verwenden kann, sich einzuverleiben. Die Bedeutung der Bewegung erkennen wir ja leicht bei den Bewegungen der nackten Protoplasmamassen der Protisten, der Amöben und dergl. Mit der Aussenwelt in Verkehr treten aber unmittelbar nur die äusseren Theile des Klümpchens lebendiger Substanz und daher ist es zweckmässig, dass vor allem diese äusseren Theile die Reactionen auf die äusseren Einwirkungen hin, vor allem die Bewegung aufweisen, weniger die inneren Theile.

Aber gerade diese äusseren Theile sind wegen ihres Verkehrs mit der Aussenwelt auch am meisten den schädigenden äusseren Einflüssen ausgesetzt und sie können leicht dadurch solchen Schaden erleiden, dass ihr Leben dauernd vernichtet wird und sie die im Stoffwechsel verbrauchte lebendige Substanz nicht regeneriren können. Bei dieser Sachlage muss es zweckmässig erscheinen, wenn die inneren Theile, die sich an dem Verkehr mit der Aussenwelt nicht direct betheiligen und daher auch nicht so leicht Schaden erleiden, vorwiegend mit dem Regenerationsvermögen ausgestattet sind und auf Grund dessen auch die äusseren Theile regeneriren können.

Zweckmässig erscheint es also, wenn das Klümpchen lebendiger Substanz sich sondert in eine vorwiegend der Reaction nach Aussen dienende Hülle und einen vorwiegend mit dem Regenerationsvermögen ausgestatteten Kern, und diese Zweckmässigkeit findet sich in Wirklichkeit in der morphologischen und physiologischen Differenzirung der lebendigen Substanz in Protoplasma und Kern, wie sie zunächst bei den einfachsten uns bekannten Lebewesen, den einzelligen Organismen zum Ausdruck kommt.

Die Auffassung, zu der wir in den vorstehenden Betrachtungen gekommen sind, wird übrigens noch gestützt durch die schon mehrfach erwähnte Beobachtung Demoor's[31]), dass der Kern sich schädigenden Einflüssen, z. B. der Sauerstoffentziehung gegenüber resistenter verhält, als das Protoplasma. Scheinbar ist dies unzweckmässig; man sollte vielleicht eher erwarten, dass die den äusseren Schädigungen direct ausgesetzte protoplasmatische Hülle sich resistenter verhalten müsse, als der im Inneren geschützt liegende Kern. Indessen ist die grössere Em-

pfindlichkeit des Protoplasmas gegen Sauerstoffentziehung wohl dadurch bedingt, dass in diesem die physiologischen Verbrennungsprocesse intensiver sind und schneller ablaufen, als im Kern, und dass sie in Folge dessen auch leichter durch äussere Agentien ausgelöst werden können. Daraus erklärt sich weiter, dass das Protoplasma auf äussere Einwirkungen auch leichter reagiren kann, als der Kern und das ist im Sinne der soeben geäusserten Anschauungen ja sehr zweckmässig. Der Kern, dem die Reaction gegen Aussen hin nicht zukommt, darf also weniger empfindlich sein, als das Protoplasma, und seine grössere Resistenzfähigkeit ist sogar desshalb in hohem Grade zweckmässig, weil von ihm aus die Reorganisation der im Kampfe um's Dasein beschädigten Protoplasmatheile ausgeht, er also selbst in diesem Kampfe nicht so leicht geschädigt werden darf.

Was nun die Bedeutung der Arbeitstheilung zwischen Kern und Protoplasma bei vielzelligen Organismen anlangt, so wird sie aus dem eben Gesagten nicht ohne Weiteres verständlich, sondern bedarf noch einiger Worte der Erläuterung. Zu diesem Zwecke sei zunächst an das früher Gesagte erinnert, dass der vielzellige Organismus im Grunde genommen nur eine grosse zusammenhängende Protoplasmamasse ist. Statt eines einzigen Kernes finden wir aber sehr viele Kerne in diese Protoplasmamasse eingestreut und vertheilt.

Auf die Frage, welchen Zweck diese Vertheilung der ganzen Kernmasse auf die vielen kleinen Kerne in grossen Organismen hat, lässt sich gegenwärtig zwar noch keine bestimmte Antwort geben, doch liefern einige der schon erwähnten Beobachtungen von Haberlandt

und von Pfeffer Anhaltspuncte zur Beurtheilung dieser Frage. Nach Haberlandt's[60]) Beobachtungen liegt der Kern in den Pflanzenzellen derjenigen Stelle am nächsten, an der gerade das durch die Thätigkeit des Kerns bedingte Wachsthum am lebhaftesten ist. Würde die Wirkung des Kerns unabhängig davon sein, wie weit er von der zu beeinflussenden Stelle entfernt ist, so würde die Verlagerung des Kerns entsprechend dem Zellwachsthum nicht erforderlich sein; wir dürfen daher annehmen, dass die Bedingungen zur Entfaltung der organisatorischen Thätigkeit seitens des Kernes um so günstiger sind, je näher er der Stelle des Wachsthums liegt. Wenn diese Vermuthung richtig sein sollte, so wird die Kernmasse in einem grossen Organismus zweckmässig nicht zu einem grossen Kern concentrirt, sondern in viele kleine Kerne vertheilt, von denen jeder an denjenigen Ort gestellt wird, wo er der von ihm zu beeinflussenden Stelle am nächsten steht.

Man könnte demnach geneigt sein, anzunehmen, dass der Kern überhaupt nur auf sehr geringe Entfernungen hin wirksam ist und dass die Grenzen seiner Wirkungssphäre, jenseits deren er einflusslos ist, mit den Zellgrenzen seiner Zelle zusammenfallen. Doch das ist nicht der Fall, denn erstens lehren die vorhin schon erwähnten Beobachtungen von Pfeffer[8]) und von Tangl[61]), dass der Kern auch jenseits der Grenzen seiner Zelle noch organisatorische Thätigkeit entfalten kann, und zweitens kann der Kern doch auf recht grosse Entfernung wirksam sein, denn die Nervenfasern, die unter dem trophischen Einfluss ihrer Nervenzellen stehen, sind oft über 1 Meter lang. Gerade die trophischen Verhältnisse der Nervenzelle mit

dem zugehörigen Nervenfaserfortsatz bieten aber noch weitere Anhaltspuncte zur Entscheidung der Frage, warum die Kernmasse in grossen Organismen auf viele kleine Kerne vertheilt ist. Der Kern eines Nervenelements entfaltet in der Nervenfaser seine Wirkung auf recht grosse Entfernung hin, im übrigen Zellleib der Nervenzelle dagegen auf eine Entfernung, die im Vergleiche zu der Länge der Nervenfaser sehr geringe Ausdehnung hat. Es liegt da doch nahe, anzunehmen, dass diese Verschiedenheit in der Wirkungssphäre ein und desselben Kerns bedingt ist durch physiologische Verschiedenheiten der Nervenfaser und der übrigen Nervenzelle. Es sind uns nun physiologische Verschiedenheiten im Stoffumsatz der Nervenzellen und Nervenfasern bekannt, welche auf die eben erwähnte Thatsache Licht werfen könnten. Die Grösse des Stoffumsatzes in der Nervenfaser, auch wenn sie im Erregungszustand ist, ist sehr gering; es ist bisher nicht unzweifelhaft sicher gelungen, in einer erregten Nervenfaser eine chemische Veränderung oder eine Wärmeentwickelung nachzuweisen, die auf einen erheblichen Stoffumsatz hindeutete. Wie gering der Stoffumsatz erregter Nervenfasern sein muss, geht noch besonders daraus hervor, dass man eine Nervenfaser Stunden lang mit künstlichen Reizen reizen kann, ohne eine merkliche Ermüdung wahrzunehmen. Der übrige Zellleib des Nervenelements hat dagegen einen sehr regen Stoffumsatz — dies geht schon hervor aus der Thatsache, dass eine auch nur kurze Zeit dauernde Behinderung der normalen Zufuhr arteriellen Blutes sehr schädigend auf die Nervenzellen wirkt. Der Erstickungstod, der auf einer Lähmung der Nervenzellen in Folge

mangelhafter Sauerstoffzufuhr beruht, tritt beim Warmblüter schon wenige Minuten nach Behinderung der Athmung ein. Der rege Stoffumsatz der Nervenzellen ist auch daran zu erkennen, dass sich leicht chemische Veränderungen in ihnen nachweisen lassen; am einfachsten erkennt man den Stoffumsatz aus der Veränderung der Reaction, die bei behinderter Blutzufuhr sauer wird. Mit welch' grosser Geschwindigkeit die sauere Reaction eintritt und zunimmt, erhellt aus Versuchen PFLUEGERS[66]). In diesen Versuchen wurde bei Kaninchen eine eiskalte verdünnte Lösung von neutralem Natriumsulfat durch eine in die Aorta abdominalis eingebundene Kanüle gegen das Gehirn injicirt und einige Minuten fliessen gelassen, bis die Flüssigkeit aus dem angeschnittenen rechten Herzen farblos abfloss. Nun wurde in Zeit von einer Minute das ganze Gehirn herausgenommen, zerschnitten und auf empfindliches Reagenspapier gedrückt. Die Reaction war in der weissen Substanz oft schwach alkalisch, in der grauen selten ebenso, zuweilen neutral, meist schwach sauer, und diese sauere Reaction nahm mit erstaunlicher Geschwindigkeit zu. PFLUEGER sagt: „Es giebt kaum ein Gewebe, bei dem selbst in der Kälte von wenig über 0° die Zersetzung mit solcher Geschwindigkeit abläuft, als in der grauen Substanz des Gehirns."

Die Verschiedenheit der Grösse des Stoffumsatzes dürfte zur Folge haben, dass auch das Restitutionsbedürfniss der Nervenfaser und Nervenzelle verschieden gross ist, und das geringe Restitutionsbedürfniss der Nervenfaser scheint es zu ermöglichen, dass hier der Kern auf solch' grosse Entfernung noch seine restituirende Wirkung ausüben kann. Wenn diese Ueberlegung richtig ist, dann würde

man zu dem Schlusse kommen, dass eine Beziehung zwischen der Menge des einem Kern untergeordneten Protoplasmas und seiner Stoffwechselgrösse besteht. Vielleicht lässt sich von diesem Gesichtspuncte aus die Frage beurtheilen, von welcher Bedeutung die Grösse und Zahl der Zellen eines Organs für die Grösse der functionellen Leistungen dieses Organs sind.

Für die Beurtheilung der Frage, warum die Kernmasse in vielzelligen Organismen auf die vielen kleinen Kerne vertheilt ist, kommen vielleicht aber noch andere Momente in Betracht.

Möglich wäre es, dass die Wirkungsfähigkeit der Kerne von der Grösse ihrer Oberfläche abhängt, und dass die Vertheilung der Kernmasse dazu dient, die wirksame Oberfläche der Kernmasse zu vergrössern.

Noch wichtiger erscheint schliesslich die Thatsache, dass die Kernvertheilung nicht nur eine rein quantitative, sondern auch eine qualitative, mit Arbeitstheilung verknüpfte ist. Die Arbeitstheilung, die sich in vielen Fällen bei höheren Organismen, vor allem Thieren, findet, äussert sich darin, dass jeder Organisationseinheit eine einzelne bestimmte von den anderen verschiedene Leistung zufällt. Eine Muskelorganisationseinheit z. B. erzeugt nur Muskelfibrillen und keine Nervenfasern, eine Nervenorganisationseinheit dagegen kann wohl Nervenfasern erzeugen, aber keine Muskelfibrillen. Wenn auch in Folge der Arbeitstheilung die Function der einzelnen Organisationseinheiten eingeschränkt erscheint, so ist diese Arbeitstheilung trotzdem zweckmässig, weil die Beschränkung der Organisationseinheit auf eine bestimmte Thätigkeit zur Folge hat, dass diese bestimmte Organi-

sation um so vollkommener bewirkt wird. Die Vertheilung der Kerne im vielzelligen Organismus und die damit verknüpfte Arbeitstheilung zwischen die vielen Organisationseinheiten sind also wahrscheinlich die Ursache, dass die morphologische und physiologische Differenzirung der Organe im vielzelligen Organismus in weit höherem und vollkommenerem Grade geschieht, als im einzelligen Organismus.

Freilich ist die auf der Arbeitstheilung beruhende Einschränkung des Organisationsvermögens der Zellen höherer Organismen auch verknüpft mit dem Verluste der physiologischen Individualität, was sich unter Anderem in der schon mehrmals erwähnten Thatsache äussert, dass eine Muskelfaser selbst dann abstirbt, wenn sie ohne direct verletzt zu werden, nur durch Durchschneidung des zugehörigen motorischen Nerven aus dem functionellen Zusammenhang mit dem Gesammtorganismus gebracht wird. Doch dieser Verlust der selbstständigen Existenzfähigkeit der Zelle eines vielzelligen Organismus ist weiter kein Mangel, weil ja hier die Existenz der einzelnen Zelle garantirt wird durch das Zusammenwirken aller Theile des Organismus.

Die der Kernvertheilung folgende Zelltheilung führt nun zu einer Zerklüftung der ganzen Protoplasmamasse des vielzelligen Organismus, betreffs deren physiologischer Bedeutung O. Hertwig[67]) folgende treffende Bemerkungen macht:

„Durch die Sonderung des Protoplasmas in kleine Klümpchen um je einen Kern wird eine grössere Oberflächenentwicklung herbeigeführt, was für die Stoffwechselprocesse, für die Aufnahme und Abgabe von

Stoffen von Vortheil ist. Die kleinen Bausteine können sich ferner zu regelmässigen und verschiedenartigen Verbänden aneinander legen, sie können sich nach aussen durch Membranen abgrenzen und sich in dieser oder jener Weise verschieden differenziren. Kerne in einer zusammenhängenden gemeinsamen Protoplasmamasse dagegen können nicht einen festen Ort einnehmen, sie ändern schon in Folge der Protoplasmaströmung fortwährend ihre Stellungen zu einander, so dass alle eben hervorgehobenen, auch höhere Entwickelung herbeiführenden Momente in Wegfall kommen. Auch für die Grösse der aus Zellen aufgebauten Organismen besteht ein viel weiterer Spielraum, da die Zellen durch ihre mannigfache Verbindungsweise innere Hohlräume erzeugen und auch die zur Stütze einer grösseren Masse weicher organischer Substanz erforderlichen mechanischen Einrichtungen liefern können. Dagegen ist wieder eine vielkernige einheitliche Protoplasmamasse bald an dem Puncte angelangt, wo nach dem Gesetz von Leuckart die Oberfläche nicht mehr in einem entsprechenden Verhältniss zu der nach innen von ihr gelegenen Protoplasmamasse steht, und wo die zur Erhaltung des Lebens erforderliche Wechselbeziehung zur Aussenwelt, Stoff-Aufnahme und -Abgabe, nicht mehr ungestört vor sich gehen kann."

Auf Grund der bisher angestellten Betrachtungen lässt sich nun auf die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Aufbaus der Organismen aus Zellen kurz folgende Antwort geben:

Der vielzellige Organismus verhält sich wie eine aus vielen kleinen Theilen zusammen-

gesetzte Maschine, welcher für jeden kleinen Theil in Gestalt des Kerns ein Ingenieur beigegeben ist, der während des Ganges der Maschine immerzu die in Folge der Abnützung nothwendigen Reparaturen besorgt, ohne auf den Gang selbst direct einzuwirken.

Ich glaube, dass durch diesen Satz die Bedeutung des Aufbaus der Organismen aus Zellen treffender charakterisirt wird, als durch die Lehre vom „Elementarorganismus“ und von der „Zellenrepublik“.

---

§ 6. Die Kern- und Zelltheilung.

Die soeben erörterte Vertheilung der Kernmasse und des Protoplasmas in grossen Organismen sowohl, als auch die für die Entstehung neuer Organismen nöthige Trennung der Keimzelle vom mütterlichen Organismus geschieht durch die Kern- und Zelltheilung. Weil dieser Vorgang für das Entstehen jeder Zelle demnach grosse Bedeutung hat, werden wir in einer Erörterung, die die physiologischen Eigenschaften der Zelle zum Gegenstand hat, auch darauf eingehen müssen. Dies soll jetzt geschehen.

Es wird hier freilich nicht nöthig sein, die sämmtlichen Details über den Kern- und Zelltheilungsvorgang, welche die morphologische Forschung gesammelt hat, ausführlich zu erörtern — es kann betreffs dessen auf die Darstellungen in den anatomischen, zoologischen und botanischen Lehrbüchern verwiesen werden —, sondern es kommt hier vielmehr nur darauf an, den in Rede stehenden Vorgang als physiologisches Charakteristikum der Zelle darzustellen und ihm dementsprechend seine Stellung in der Cellularphysiologie zuzuweisen. Unsere Erörterungen hierüber können wir daher auch sehr kurz fassen.

Der Vorgang der Kern- und Zelltheilung lässt sich kurz so beschreiben:

Bei der Kern- und Zelltheilung theilt sich erst der Zellkern in zwei Kerne, danach auch das Protoplasma in zwei um die Tochterkerne gruppirte Theile. Die Kerntheilung erfolgt selten direct durch Einschnürung des

Kerns in zwei Hälften, öfter indirect dadurch, dass das Kerngerüst sich zunächst umwandelt in einen dicken knäuelförmig gewundenen Faden, welcher durch Quertheilungen in eine Anzahl von Kernsegmenten zerlegt wird; jedes Segment spaltet sich der Länge nach in zwei Hälften, von denen die eine sich an der Bildung des einen Tochterkernes betheiligt, die andere an der Bildung des anderen Kernes. Von bestimmendem Einfluss bei der indirecten Theilung sind die Centralkörper, Gebilde, die in Form von zwei oder mehr Körnchen im Protoplasma zur Seite des Kernes liegen, sich vor der Kerntheilung in zwei sogenannte Polkörperchen theilen und durch contractile Fibrillen, die von ihnen zu den Kernfragmenten ausgehen, die Richtung bestimmen, in der die Kernfragmente nach der Theilung auseinandergehen.

Ausser den bisher in den Vordergrund der Erörterung gestellten Zellbestandtheilen, Kern und Protoplasma, spielt bei der Theilung also noch ein drittes Gebilde, die Centralkörper, eine Rolle. Diese Centralkörper müssen auch zu den charakteristischen Zellbestandtheilen gerechnet werden, weil sie in jeder Zelle wenigstens im Anfang ihrer Existenz vorkommen, und die allgemeine Zellphysiologie hat daher auch die Function der Centralkörper in den Kreis ihrer Erörterungen zu ziehen.

Nach unseren bisher gesammelten Erfahrungen treten die Centralkörper wohl nur in Function bei der Zelltheilung und zwar in der soeben kurz beschriebenen Weise, indem sie die Trennung der Kernfragmente und danach die Theilung des Protoplasmas veranlassen. Von manchen Autoren wird ihnen auch die Rolle zugeschrieben, dass sie den Kern zur Theilung veranlassen, doch schreiben andere

§ 6. Die Kern- und Zelltheilung.

Die soeben erörterte Vertheilung der Kernmasse und des Protoplasmas in grossen Organismen sowohl, als auch die für die Entstehung neuer Organismen nöthige Trennung der Keimzelle vom mütterlichen Organismus geschieht durch die Kern- und Zelltheilung. Weil dieser Vorgang für das Entstehen jeder Zelle demnach grosse Bedeutung hat, werden wir in einer Erörterung, die die physiologischen Eigenschaften der Zelle zum Gegenstand hat, auch darauf eingehen müssen. Dies soll jetzt geschehen.

Es wird hier freilich nicht nöthig sein, die sämmtlichen Details über den Kern- und Zelltheilungsvorgang, welche die morphologische Forschung gesammelt hat, ausführlich zu erörtern — es kann betreffs dessen auf die Darstellungen in den anatomischen, zoologischen und botanischen Lehrbüchern verwiesen werden —, sondern es kommt hier vielmehr nur darauf an, den in Rede stehenden Vorgang als physiologisches Charakteristikum der Zelle darzustellen und ihm dementsprechend seine Stellung in der Cellularphysiologie zuzuweisen. Unsere Erörterungen hierüber können wir daher auch sehr kurz fassen.

Der Vorgang der Kern- und Zelltheilung lässt sich kurz so beschreiben:

Bei der Kern- und Zelltheilung theilt sich erst der Zellkern in zwei Kerne, danach auch das Protoplasma in zwei um die Tochterkerne gruppirte Theile. Die Kerntheilung erfolgt selten direct durch Einschnürung des

Kerns in zwei Hälften, öfter indirect dadurch, dass das Kerngerüst sich zunächst umwandelt in einen dicken knäuelförmig gewundenen Faden, welcher durch Quertheilungen in eine Anzahl von Kernsegmenten zerlegt wird; jedes Segment spaltet sich der Länge nach in zwei Hälften, von denen die eine sich an der Bildung des einen Tochterkernes betheiligt, die andere an der Bildung des anderen Kernes. Von bestimmendem Einfluss bei der indirecten Theilung sind die Centralkörper, Gebilde, die in Form von zwei oder mehr Körnchen im Protoplasma zur Seite des Kernes liegen, sich vor der Kerntheilung in zwei sogenannte Polkörperchen theilen und durch contractile Fibrillen, die von ihnen zu den Kernfragmenten ausgehen, die Richtung bestimmen, in der die Kernfragmente nach der Theilung auseinandergehen.

Ausser den bisher in den Vordergrund der Erörterung gestellten Zellbestandtheilen, Kern und Protoplasma, spielt bei der Theilung also noch ein drittes Gebilde, die Centralkörper, eine Rolle. Diese Centralkörper müssen auch zu den charakteristischen Zellbestandtheilen gerechnet werden, weil sie in jeder Zelle wenigstens im Anfang ihrer Existenz vorkommen, und die allgemeine Zellphysiologie hat daher auch die Function der Centralkörper in den Kreis ihrer Erörterungen zu ziehen.

Nach unseren bisher gesammelten Erfahrungen treten die Centralkörper wohl nur in Function bei der Zelltheilung und zwar in der soeben kurz beschriebenen Weise, indem sie die Trennung der Kernfragmente und danach die Theilung des Protoplasmas veranlassen. Von manchen Autoren wird ihnen auch die Rolle zugeschrieben, dass sie den Kern zur Theilung veranlassen, doch schreiben andere

dem Kern selbst das Vermögen zu, seine Theilung selbstständig einzuleiten. Wie dem auch sei, jedenfalls dürfen wir behaupten, dass die Centralkörper das Organ sind, welches wenigstens an den späteren Phasen der Kerntheilung und der darauf folgenden Zelltheilung wesentlich betheiligt ist.

Eine weitere Function der Centralkörper ist uns nicht sicher bekannt, und daher bedurften die Centralkörper in den früheren Paragraphen, in denen die Functionen der fertigen Zelle abgehandelt wurden, auch nicht der Erwähnung. Mit der auf die Entwicklung der Zelle beschränkten Function der Centralkörper hängt es vielleicht zusammen, dass man sie in vielen ausgewachsenen und nicht mehr theilungsfähigen Zellen überhaupt nicht mehr findet; in solchen Zellen werden sie vielleicht rückgebildet und schwinden, weil sie keine physiologische Bedeutung mehr haben. Was aus den Centralkörpern wird und woher sie stammen, darüber gehen die Ansichten der Autoren noch auseinander. Die einen rechnen sie dem Protoplasma zu, die anderen behaupten, sie stammten aus den Kernen, seien vor der Theilung auch in den Kernen enthalten und gehen nach Ausübung ihrer Function, also nach der Theilung auch wieder in den Kern zurück.

Bei der indirecten Theilung ist der Unterschied zwischen der Kerntheilung und der darauf folgenden Zelltheilung beachtenswerth: die Kerntheilung spielt sich in anscheinend sehr complicirter Weise ab, die Zelltheilung erfolgt einfach durch Durchschnürung. Doch dieser Unterschied hängt wohl gerade zusammen mit der Verschiedenheit der Functionen, die in der Organisationseinheit dem

Kern und dem Protoplasma zufallen. Geben wir STRASBURGER[65]) hierüber das Wort:

„Da jeder Kernfaden sich der Länge nach spaltete und die eine Hälfte desselben dem einen, die andere dem anderen Tochterkerne zufiel, so ist es klar, dass beide Tochterkerne völlig die gleiche Kernsubstanz in gleicher Menge zugetheilt erhalten mussten. — So complicirt auch die Kerntheilungsbilder erscheinen mögen, ein gleiches Ergebniss wäre in einfacherer Weise schwerlich zu erreichen. Angenommen, wir hätten ein Band zu theilen, das aus verschiedenen Stoffabschnitten besteht, mit der Aufforderung, zwei dem Stoff und der Masse nach vollkommen gleiche Hälften zu liefern, so könnten wir es auch nicht quer durchschneiden, müssten es vielmehr der Länge nach halbiren. So verfährt auch die Natur; jedes Kernfadenstück wird der Länge nach getheilt und jeder Tochterkern erhält eine von den beiden Hälften. So bleiben den Tochterkernen alle Eigenschaften gewahrt, welche der Mutterkern besass. . . . Weit weniger sorgfältig als bei der Kerntheilung verfährt die Natur bei der Zelltheilung. Da kommt es augenscheinlich nicht darauf an, völlig identische Hälften zu erzeugen. Complicirtere Differenzirungen im Zellplasma stellen sich nicht ein und wird dasselbe entweder einfach in der Mitte durchgeschnürt, wie meist im Thierreich, oder durch eine feste Wand in die beiden Tochterzellen zerlegt, wie allgemein im Pflanzenreich. . . . Die peinliche Sorgfalt, mit der die Natur verfährt, um bei der Theilung der Zellkerne völlig gleiche Producte zu erlangen, wird uns leicht verständlich, sobald wir von dem Standpunct ausgehen, dass der Zellkern der Träger der specifischen Eigenschaften des Organismus sei.

Denn alsdann gilt es in der That, den Nachkommen eines jeden Zellkerns völlig übereinstimmende Substanz zu sichern, sie mit den sämmtlichen Eigenschaften ihrer Erzeuger auszustatten."

Betreffs der physiologischen Bedeutung von Kern- und Zelltheilung lässt sich nunmehr aussagen, dass dieser Vorgang als Mittel dient zu dem Zwecke, die Kern- und Protoplasmasse in den neuerzeugten und wachsenden Organismen so zu vertheilen, wie es für die Ausübung der Function seitens der erwachsenen Zelle nöthig ist.

Die Kern- und Zelltheilung gehört also zu den Vorgängen, durch welche die Organisationseinheit sich selbst organisirt, und die Centralkörper sind ein zur Organisationseinheit zu rechnender Apparat, dessen sich die Organisationseinheit als Hülfsapparat bei der Selbstorganisation bedient.

---

§ 7. Zusammenfassung und Schluss.

Ehe ich nun zum Schlusse die Ergebnisse unserer Betrachtungen in einige kurze Sätze zusammenfasse, scheint es mir zweckmässig, nochmals durch einen Vergleich die physiologische Bedeutung des Aufbaus der Organismen aus Zellen zu veranschaulichen. Dieser Vergleich lässt sich zwar nicht bis in alle Details durchführen, dürfte aber doch im Allgemeinen die Bedeutung des zelligen Aufbaus der Lebewesen, besonders der höheren Thiere klar legen.

Ich will den vielzelligen Organismus vergleichen mit einer grossen Armee, die zwar aus Truppen der verschiedenen Waffengattungen zusammengesetzt ist, deren Einheitlichkeit aber doch darin zum Ausdruck kommt, dass die Verwendung der einzelnen Truppentheile im Kampfe nach den Anordnungen des einen Oberbefehlshabers erfolgt. So verschiedenartig nun auch die verschiedenen Truppentheile in ihrer Function — und dementsprechend auch im äusseren Aussehen sind, so haben sie doch alle eins gemeinsam: Jedes Infanteriebataillon, jede Artillerieabtheilung, jedes Kavallerieregiment hat einen Arzt mit dem diesem unterstellten Personal und Material zur Verfügung. Dem Arzte fällt die Aufgabe zu, aus den Recruten die geeigneten Mannschaften auszusuchen und dieselben gesund zu erhalten, sowie für eine rationelle Verpflegung zu sorgen: Kurz der Arzt ist dazu da, die Truppen leistungsfähig zu erhalten, an den Leistungen der Truppen im Kampfe nimmt er aber nicht Theil.

Ganz analog den Beziehungen des Arztes zur Truppe ist die physiologische Beziehung der charakteristischen Zellbestandtheile zu den bei den Verrichtungen des Gesammtorganismus betheiligten Protoplasmatheilen. Wie der Militärarzt die Truppe leistungsfähig zu erhalten hat, so dienen auch der Kern und seine Wirkungssphäre im Protoplasma dazu, die Leistungsfähigkeit der functionellen Protoplasmatheile zu erhalten.

Für ein kleines Truppendetachement wird ein Arzt genügen, auch falls das Detachement aus Truppen verschiedener Waffengattungen zusammengesetzt ist. Dem entspricht in der Physiologie der einzellige Organismus, der manchmal, z. B. bei den Wimperinfusorien auch schon eine morphologisch erkenntliche Differenzirung des Protoplasmas in verschiedene Gebilde (Wimpern, Vacuolen etc.) besitzt.

Für eine grosse Armee aber würde es unzweckmässig sein, wenn sämmtliche Aerzte zu einem geschlossenen Corps vereinigt würden, das immer als Ganzes functioniren wollte. Es ist hier vielmehr zweckmässig, die zur Verfügung stehenden Aerzte auf die einzelnen Truppentheile möglichst zu vertheilen, so dass sie gegebenen Falls möglichst schnell und unmittelbar ihre Wirkung da entfalten können, wo sie nöthig ist. Dementsprechend findet sich die der Organisation dienende Kernmasse in vielzelligen Lebewesen auch möglichst vertheilt.

Doch durch die Thätigkeit der Aerzte allein wird die Truppe noch nicht auf der Höhe ihrer Leistungsfähigkeit erhalten; es ist dazu auch noch eine Ausbildung der Mannschaften erforderlich, die von der Heeresleitung ge-

regelt werden muss, damit die einzelnen Truppentheile in geordneter Weise beim Kampfe der ganzen Armee mitwirken können. Die Wirksamkeit der Aerzte ist dadurch in gewissem Grade beschränkt — und analog reichen die Zellen der höheren Organismen auch nicht allein aus, um die functionellen Protoplasmatheile functionsfähig zu erhalten, sondern sie bedürfen dazu der Mitwirkung des Gesammtorganismus.

Die kriegerischen Leistungen der Armee sind nicht unmittelbar abhängig von der Thätigkeit der Aerzte. Analog sind auch diejenigen Lebensvorgänge der Organismen, welche ihre Beziehungen zur Aussenwelt regeln, nicht direct abhängig von dem Aufbau der Organismen aus Zellen. Und wie von den Heeren in ihrer primitivsten Form, von den Horden uncivilisirter Völker Kriege geführt werden können, auch ohne dass diese Horden mit Aerzten versehen sind, so zeigte auch die lebendige Substanz in ihrer primitivsten Form Lebensäusserungen, auch ohne von vorneherein den zelligen Aufbau und die damit verknüpfte Arbeitstheilung zu besitzen.

Dass der Aufbau der Organismen aus Zellen für viele Functionen etwas Nebensächliches ist, dürfte durch diesen Vergleich anschaulich gemacht sein, und ferner dürfte dieser Vergleich es begreiflich machen, dass derjenige, welcher alle allgemeinen Lebenserscheinungen auf das Zellprincip zurückführen will, etwa denselben Fehler macht, wie derjenige, welcher die Thätigkeit einer Armee auf die Functionen der Militärärzte zurückführt.

Um nicht missverstanden zu werden, will ich übrigens nochmals hervorheben, dass der Vergleich nicht bis in alle Details durchzuführen ist. So tritt wohl die Bedeu-

tung der Zelle für die Genese der Organe bei diesem Vergleich zu sehr in den Hintergrund.

Die Ergebnisse unserer Betrachtungen lassen sich nun kurz in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Nicht jede Zelle ist ein physiologisches Individuum, weil es Zellen giebt, welche Theile eines physiologischen Individuums sind.

2. Die physiologische Verbrennung und die darauf beruhenden Lebensäusserungen sind nicht durch das Zusammenwirken der charakteristischen Zellbestandtheile, Kern und Protoplasma bedingt; für sie ist also der Aufbau der Organismen aus Zellen bedeutungslos.

3. Wenn auch die Assimilation in gewissem Grade noch unabhängig vom Bestand der ganzen Zelle ist, so kommen doch die auf Assimilation beruhenden Erscheinungen des Wachsthums, der Regeneration, der Formbildung, kurz der Organisation, nur durch das Zusammenwirken der charakteristischen Zellbestandteile zu stande. Die Zelle, d. i. der Kern mit seiner Wirkungssphäre in Protoplasma, kann daher als „Organisationseinheit“ bezeichnet werden.

4. Indessen ist das Organisationsvermögen der Organisationseinheiten nicht in allen Fällen unbeschränkt, denn bei manchen Zellen der vielzelligen Organismen hängt es auch ab von dem Zusammenhang der Organisationseinheit mit dem Gesammtorganismus.

5. Bei der Organisation scheint dem Kern die den Organisationsvorgang bestimmende Rolle zuzufallen, ohne dass indess das Protoplasma dabei ganz passiv sein dürfte.

6. Der Aufbau der Organismen aus Zellen ist der morphologische Ausdruck einer physiologischen Arbeitstheilung zwischen den vorwiegend mit dem Organisationsvermögen ausgestatteten Kern und das der Reaction auf äussere Einwirkungen dienende Protoplasma.

7. Die Kern- und Zelltheilung, welche durch ein drittes für die werdende Zelle charakteristisches Gebilde, die Centralkörper, vermittelt wird, hat den Zweck bei der Neubildung und dem Wachsthum der Organismen die Kern- und Protoplasmamasse so zu verteilen, wie es für die Ausübung der Zellfunctionen erforderlich ist.

In der Literatur, welche sich an die Sachs'sche Energidenlehre angeschlossen hat, giebt sich das Bestreben der Autoren kund, die in den Zellen enthaltenen, morphologisch unterscheidbaren Gebilde ihrer physiologischen Dignität nach zu gruppiren. Wir wollen dies im Anschluss an unsere Betrachtungen hier auch versuchen und daran einige Bemerkungen knüpfen.

Die Gebilde, die sich in den Zellen finden, scheint man ihrer physiologischen Bedeutung nach wohl leicht in folgender Weise gruppiren zu können:

1. Solche Gebilde, die für alle Zellen charakteristisch sind. Es sind das der Kern, das undifferenzirte Protoplasma und wenigstens in jugendlichen Zellen die Centralkörper; diese Gebilde zusammen bilden in physiologischer Hinsicht die Organisationseinheit. Hieher sind bei den Pflanzenzellen wohl auch die Chromatophoren zu rechnen.

2. Solche Gebilde, die nicht allen Zellen zukommen. Es sind das die Producte der Thätigkeit der Organisations-

einheit. Man kann diese Gebilde unterscheiden in active und passive Organisationsproducte.

Active sind z. B. die Muskelfibrillen, die Nervenfasern.

Passive sind z. B. die als Stütz- und Schutzorgane dienenden Gebilde: Intercellularsubstanz des Bindegewebes, Cellulosehüllen der Pflanzenzellen.

Die activen und passiven Organisationsproducte finden ihre physiologische Verwendung bei den Verrichtungen des Gesammtorganismus; insbesondere wird die Thätigkeit der activen Producte geregelt vom Gesammtorganismus und geschieht unabhängig von der zugehörigen Organisationseinheit.

Unsere Organisationseinheit entspricht etwa dem, was man Energide genannt hat; die von uns sogenannten Organisationsproducte sind die Energidenproducte oder die paraplastischen Gebilde Kupffer's.

Dieses in Anlehnung an die früheren Autoren aufgestellte und auf den ersten Blick hin sehr einfach erscheinende System hat indess eine schwache Seite.

In morphologischer Hinsicht sind nämlich streng genommen die Organisationseinheit und das active Organisationsproduct nicht getrennte Gebilde. Z. B. ist das undifferenzirte Protoplasma einer Amöbe sowohl integrirender Theil einer Organisationseinheit, als auch actives Organisationsproduct. Die Unterscheidung ist nur in physiologischer Hinsicht zu machen; das Unterscheidungsmerkmal ist folgendes: In seiner Eigenschaft als Theil der Organisationseinheit ist das undifferenzirte Protoplasma physiologisch abhängig von der ganzen Organisationseinheit, nicht aber in anderen physiologischen Functionen, z. B. in der amoeboiden Bewegung.

Anderseits sind auch nicht die morphologisch differenzirten activen Organisationsproducte, z. B. die Nervenfasern, von der Organisationseinheit scharf zu scheiden aus folgendem Grunde. Die Reorganisation der im Stoffwechsel zerstörten lebendigen Substanz an irgend einer Stelle einer Nervenfaser kann nicht erfolgen, ohne dass diese Stelle durch den centralwärts gelegenen Theil der Faser mit dem Zellkörper in physiologischer Verbindung ist. Für jenen Reorganisationsact gehört also der centralwärts gelegene Theil der Nervenfaser mit zur Organisationseinheit.

Demnach dürfte die Organisationseinheit von der Gesammtheit der lebendigen Substanz einer Zelle gebildet werden, ohne Rücksicht darauf, ob das Protoplasma in einzelne morphologisch unterscheidbare Gebilde differenzirt ist oder nicht, und ohne Rücksicht darauf, dass einzelnen Theilen der lebendigen Substanz noch eine andere von den organisatorischen Functionen zu unterscheidende Function zufällt.

Bei dieser Sachlage erscheint es mir fraglich, ob das oben aufgestellte System zweckmässig ist, und ob es überhaupt angeht, die morphologisch unterscheidbaren Gebilde der Zellen nach ihrer physiologischen Dignität so einfach zu gruppiren. Das System stösst eben auf Schwierigkeiten, weil die organisatorischen und dissimilatorischen Functionen nicht auf morphologisch unterscheidbare Gebilde streng vertheilt sind.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, nochmals auf die eingangs berührte Frage zurückzukommen, welche Stellung der Cellularphysiologie in der allgemeinen Physiologie

zukommt. Dass die Zellphysiologie mit der allgemeinen Physiologie identisch sei, dürfte durch unsere Ausführungen widerlegt sein, denn wir haben gesehen, dass ein sehr wesentlicher Theil der allgemeinen Physiologie, die Lehre von der physiologischen Verbrennung entwickelt werden kann ohne Rücksichtnahme auf die Zellenlehre. Wenn also auch durchaus nicht geleugnet werden soll, dass die Physiologie der Zelle ein wesentlicher Theil der allgemeinen Physiologie ist, so kann sie allein doch nicht als grundlegend für diese Wissenschaft angesehen werden.

Doch könnte immer noch der Vorwurf berechtigt sein, dass die Thierphysiologie sich bisher um die Zelle zu wenig bekümmert hat. Diesem Vorwurf gegenüber gebe ich Folgendes zu bedenken.

Wir haben die Zelle als das Element für die Wachsthums- und Gestaltungsprocesse erkannt. Dementsprechend kann und muss die Zellenlehre bei denjenigen biologischen Disciplinen im Vordergrund der Betrachtungen stehen, welche die Lehre von den Wachsthums- und Gestaltungsvorgängen vorwiegend oder ausschliesslich zum Gegenstand ihrer Erörterungen haben, d. s. die Botanik, als die Lehre von den „Gewächsen", und die Morphologie der Thiere. In der Thierphysiologie dagegen, d. i. in der Lehre von den Leistungen der Thiere wird die Zellenlehre keine so grosse Rolle spielen können, weil es ja viele Leistungen giebt, die gar nicht direct von dem Aufbau der Organismen aus Zellen abhängig sind.

Auch in der Pathologie erfreut sich die Zellenlehre nur da der unbedingten Herrschaft, wo es sich um Krankheiten handelt, die ihre primäre Ursache in Störungen der Organisation haben. Die „Cellularpathologie" hat aber

wenig beigetragen zur Erklärung derjenigen Krankheitserscheinungen, die auf einer Störung oder Veränderung der Grösse der physiologischen Verbrennungen ohne vorausgegangene nachweisbare Organisationsstörung beruhen. Beispielsweise die Lehre vom Fieber, vom Diabetes hat durch die Cellularpathologie kaum gewonnen, und wie man eine Krankheitserscheinung von der Art der Neurasthenie mit der Zellenlehre in Verbindung bringen will, ist mir nicht erklärlich.

Man sieht, dass für die verschiedenen biologischen Disciplinen die Zellenlehre verschiedene Bedeutung hat und dass diese Disciplinen sich in solcher Hinsicht daher gar nicht vergleichen lassen. Daher ist es ganz ungerechtfertigt, zu behaupten, in der Thierphysiologie müsse der Zellenlehre auch mehr Geltung verschafft werden, weil sie in den anderen biologischen Disciplinen so grosse Erfolge gezeitigt hat.

Wer an dem der Thierphysiologie gemachten Vorwurf trotzdem festhalten will, könnte aber noch vorbringen, dass auch der Physiologie ein wesentlicher Theil der Lehre von der Gestaltung zukäme, weil die Gestaltungsvorgänge ihre letzte Ursache in der chemischen Constitution der lebendigen Substanz haben müssen und weil die Erforschung dieser Constitution doch dem Physiologen zufällt. Folglich werde auch der Physiologe auf die Beschäftigung mit der Zelle gedrängt.

Dass das Gestaltungsproblem in letzter Instanz ein chemisches ist, ist richtig; dass wir aber in der Erforschung dieses chemischen Problems bisher einen falschen Weg gegangen sind, halte ich nicht für richtig aus folgendem Grunde.

Wenn man einem Chemiker die Aufgabe stellt, die Synthese einer ihm zunächst noch unbekannten Substanz zu ergründen, so wird er diese Aufgabe nicht anders lösen können, als dass er erst durch Analyse der Substanz zu erforschen sucht, was für eine Constitution die betreffende Substanz hat. Die Bestimmung der Verbrennungsproducte bei der Elementaranalyse der Substanz, das Studium der Zersetzungsproducte bei der Spaltung mittels der in der Chemie verfügbaren Hilfsmittel führt ihn zur Erkenntniss der Constitution. Erst wenn er die Constitution erkannt hat, wird er die Synthese unternehmen, und der Weg für die Synthese wird oft schon gewiesen durch die speciellen Ergebnisse der Analyse.

Den gleichen Gang der Untersuchung werden wir einzuschlagen haben, wenn wir das uns gestellte physiologisch-chemische Problem lösen wollen. Erst das Studium der Analyse der lebendigen Substanz — welche uns von der Natur selbst in der physiologischen Verbrennung geboten wird — führt uns zu den Kenntnissen, die uns nun dem Problem der eigenartigen, in der Gestaltung zum Ausdruck kommenden Synthese näher bringen werden.

Und dieser Weg ist auch schon mit Erfolg beschritten worden. Pflueger ist auf Grund der Untersuchungen über die physiologische Verbrennung des Eiweiss zu einer Vorstellung von der Constitution der lebendigen Materie gelangt, die auch Licht wirft auf die chemische Ursache der Wachsthumsprocesse und die wenigstens schon im Principe das Wachsthum auf die chemische Constitution der lebendigen Substanz zurückführt. Dass bisher nicht schon mehr erreicht ist, wird jeder einsichtsvolle Biologe nicht einer fehlerhaften physiologischen Methodik, sondern

vielmehr der Schwierigkeit des Problems zuschreiben. Die Physiologie wird desshalb den von PFLUEGER mit genialem Blicke eröffneten und vorgezeichneten Weg nicht verlassen und unbeirrt weiter gehen, mag ein Protistenphysiologe auch tausendmal und abertausendmal ihr warnend zurufen, dass sie sich dabei auf falschem Wege befindet.

Literaturnachweise.

1. **Verworn, M.**, Allgemeine Physiologie. 2. Aufl. Jena 1897. S. 50 u. 51.
2. Vergl. **Hertwig, O.**, Die Zelle und die Gewebe. Bd. I. Jena 1893. S. 9.
3. **Brücke, E.**, Die Elementarorganismen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 44. Abth. II. 1861. S. 381.
4. **Verworn, M.**, Allgemeine Physiologie. 2. Aufl. Jena 1897. S. 61.
5. **Haeckel, E.**, Generelle Morphologie. Berlin 1866. S. 265 ff.
6. **Hertwig, O.**, Die Zelle und die Gewebe. Bd. II. Jena 1898. S. 5.
7. Die Literatur hierüber findet man zusammengestellt bei **Hertwig, O.**, Die Zelle und die Gewebe. Bd. II. S. 43 u. 44.
8. **Pfeffer, W.**, Ueber den Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Ber. üb. d. Verhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. Math. physik. Kl. Bd. 48. 1896. S. 505.
9. **Sachs, J.**, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig 1887. S. 81.
10. **de Bary**, Botanische Zeitung 1879. S. 222.
11. **Whitman, C. O.**, The inadequacy of the cell theory of development. Journ. of morpholog. Vol. VIII. Nr. 3.
12. **Rauber, A.**, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morpholog. Jahrb. Bd. VIII. 1883.
13. **Pflüger, E.**, Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiolog. Bd. 10. 1875. S. 251.
14. **Pflüger, E.**, Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Rectoratsrede Bonn 1889. S. 9.
15. **Virchow, R.**, Cellularpathologie. 4. Aufl. 1871. S. 328 ff.
16. **Hertwig, O.**, Die Zelle und die Gewebe. Bd. II. Jena 1898. S. 89.
17. **Engelmann, Th. W.**, Zur Physiologie des Ureters. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 2. 1869. S. 243.
18. **Fick, A.**, Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg. 13. Juni 1874.

19. **Engelmann, Th. W.**, Beobachtungen und Versuche am suspendirten Herzen. 2. Abhandl. Ueber die Leitung der Bewegungsreize im Herzen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiolog. Bd. 56. 1894. S. 149.
20. **Engelmann, Th. W.**, Die Protoplasma- und Flimmerbewegung. Handbuch d. Physiologie, herausgegeben von Hermann. Bd. I. 1879. S. 394.
21. **Verworn, M.**, Allgemeine Physiologie. 2. Aufl. Jena 1897. S. 53.
22. **Verworn, M.**, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892. S. 3.
23. **Ankermann**, De motu et evolutione fibr. sperm. ranae. Inaug.-Diss. Königsberg 1854. Und: Einiges über die Bewegung und Entwicklung der Samenfäden des Frosches. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. VIII. 1856. S. 132.
24. **Kölliker, A.**, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. VII. 1856. S. 243.
25. **Schmidt, Curt.**, Ueber eigentümliche aus dem Flimmerepithel hervorgegangene Gebilde. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XX. 1882. S. 123.
26. **Nussbaum, M.**, Ueber spontane und künstliche Theilung von Infusorien. Verh. d. naturhistor. Ver. d. preuss. Rheinl. Bonn 1884. und: Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie I. Die spontane und künstliche Theilung der Infusorien. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXVI. 1886. S. 485.
27. **Gruber, A.**, Ueber künstliche Theilung der Infusorien. Biolog. Centralbl. Bd. IV. 1884. Nr. 23. S. 717 und Bd. V. 1885. Nr. 5 S. 137.
28. **Balbiani**, Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Contribution à l'étude du role physiologique du noyau cellulaire. Recueil. zoolog. Suisse. Tome V. 1888 (citirt nach Verworn; das Original war mir nicht zugängig.)
29. **Verworn, M.**, Allgemeine Physiologie. 2. Aufl. Jena 1898. S. 515. Dort finden sich auch die älteren Abhandlungen Verworns citirt.
30. **Hofer, B.**, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kernes auf das Protoplasma. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1889.
31. **Demoor, J.**, Contribution à l'étude de la cellule. Archives de Biologie. Tome XIII. 1895. S. 163.
32. **Verworn, M.**, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Jena 1892.
33. **Schenck, F.**, Kritische und experimentelle Beiträge zur Lehre von der Protoplasmabewegung und Contraction. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiolog. Bd. 66. 1897. S. 241.
34. **Hermann, L.**, Eine Wirkung galvanischer Ströme auf Organismen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiolog. Bd. 37. 1885. S. 457.
35. **Tigerstedt, R.**, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2 Bde. Leipzig 1897 und 1898.

36. **Loeb, J.**, Einige Bemerkungen über den Begriff, die Geschichte und Literatur der allgemeinen Physiologie. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiolog. Bd. 69. 1897. S. 249.

37. **Loew, O.**, Die chemische Energie der lebenden Zellen. München 1899.

38. **Klebs, G.**, Ueber den Einfluss des Kernes in der Zelle. Biolog. Centralbl. Bd. VII. 1887. S. 161.

39. **Gerasimoff.** Einige Bemerkungen über die Function des Zellkerns. Bullet. d. l. soc. impér. des Naturalistes de Moscou 1890 S. 548 und: Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Ebenda 1892. S. 109.

40. **Engelmann, Th. W.**, Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thierischer Organismen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiolog. Bd 25. 1881. S. 285.

41. **Palla**, Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten. Flora 73. Jahrg. 1890.

42. **Schmitz**, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschrift d. naturf. Ges. Halle 1879.

43. **Haberlandt, G.**, Ueber Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Function des Zellkerns. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1889. Bd. 98. Abth. I. S. 190.

44. **Brandt, K.**, Ueber Actinosphaerium Eichhornii. Dissert. Halle 1877.

45. **Verworn, M.**, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiolog. Bd. 51. 1892. S. 1.

46. **Virchow, R.**, Cellularpathologie. 4. Aufl. 1871. S. 102.

47. **Sachs, J.**, Beiträge zur Zellentheorie, a) Energiden und Zellen. Flora 1892. S. 56 und 1895. S. 405.

48. **v. Kupffer**, Ueber Energiden und paraplastische Bildungen. Rectoratsrede. München 1896.

49. **v. Kölliker, A.**, Die Energiden von v. Sachs im Lichte der Gewebelehre der Thiere. Verhandl. der physik.-med. Ges. Würzburg 1897. Bd. XXXI. Nr. 5.

50. **Heidenhain, R.**, Physiologie der Absonderungsvorgänge in: Handbuch der Physiologie, herausgegeben v. Hermann, Bd. V. Abth. 1. 1883.

51. **Korschelt, E.**, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zoolog. Jahrbücher herausgeg. von Spengel. Abth. f. Anat. etc. Bd IV. S. 1.

52. **Hebold, O.**, Ein Beitrag zur Lehre von der Secretion und Regeneration der Schleimzellen. Dissertat. Bonn 1879.

53. **Rawitz, B.**, Die Fussdrüse der Opisthobranchier. Abhandl. d. K. Akad. d. Wiss. Berl. 1887.

54. **Haeckel, E.**, Generelle Morphologie 1866. S. 287.

55. **Virchow, R.**, Cellularpathologie. 4. Aufl. 1871. S. 11 u. 12.

56. **Bernard, Claude,** Leçons sur les phénomènes de la vie etc. Paris 1878. Bd. I. S. 198.
57. **Strasburger, E.,** Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.
58. **Hertwig, O.,** Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.
59. **Boveri, Th.,** Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier und über die Möglichkeit ihrer Bastardirung. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. II. S. 394. 1895.
60. **Haberlandt, G.,** Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.
61. **Tangl,** Zur Lehre von der Continuität des Protoplasma im Pflanzengewebe. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1884. Bd. 90. Math.-nat. Kl. Abth. I.
62. **Pflüger, E.,** Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. 2. Abhandlung. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiolog. Bd. 32. 1883. S. 63 ff.
63. **Sachs, J.,** Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1887. S. 484.
64. **Loeb, J.,** Untersuchungen zur physiologischen Morphologie. 2 Bände. Würzburg 1891 u. 1892.
65. **Strasburger, E.,** Das Protoplasma und die Reizbarkeit. Rectoratsrede. Bonn 1892.
66. **Pflüger, E.,** Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiolog. Bd. 10. S. 312.
67. **Hertwig, O.,** Die Zelle und die Gewebe. Bd. II. Jena 1887. S. 17.