

- Beispielhafter Auszug aus der digitalisierten Fassung im Format PDF -

Die Entwicklungsgeschichte Der Tiere

Alexander Goette

Die Digitalisierung dieses Werkes erfolgte im Rahmen des Projektes BioLib (www.BioLib.de).

Die Bilddateien wurden im Rahmen des Projektes Virtuelle Fachbibliothek Biologie (ViFaBio) durch die [Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg \(Frankfurt am Main\)](http://Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg (Frankfurt am Main)) in das Format PDF überführt, archiviert und zugänglich gemacht.

DIE
ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DER TIERE
VON
A. GOETTE



VEREINIGUNG WISSENSCHAFTLICHER VERLEGER

1924.5.10

DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER TIERE

KRITISCH UNTERSUCHT

VON

A. GOETTE

EHEMALS PROFESSOR DER ZOOLOGIE
AN DER UNIVERSITÄT STRASSBURG

MIT 102 TEXTFIGUREN



BERLIN UND LEIPZIG 1921
VEREINIGUNG WISSENSCHAFTLICHER VERLEGER
WALTER DE GRUYTER & CO.

VORMALS G. J. GÖSCHEN'SCHE VERLAGSHANDLUNG :: J. GUTTENTAG, VERLAGS-
BUCHHANDLUNG :: GEORG REIMER :: KARL J. TRÜBNER :: VEIT & COMP.

Vorwort.

Wie schon der Titel dieses Buchs es deutlich ausspricht, wollen die hier gebotenen Darstellungen keineswegs gleich einem Lehrbuch einem deskriptiven Zweck dienen, sondern vor allem die allgemeinen kausalen Zusammenhänge der organischen Entwicklungserscheinungen untersuchen und darlegen. Ich verzichtete daher auf eine Vollständigkeit und Ausführlichkeit des Tatsachenmaterials, was den eigentlichen Lehrbüchern vorbehalten bleibt, und hielt es für einen ersten derartigen Versuch einer methodischen Verarbeitung der grundlegenden Vorgänge der organischen Genese für angemessener, nur ihre Hauptmomente hervorzuheben und mich mehr auf eine engere Auswahl prägnanter Paradigmen zu beschränken, als auf eine größere Zahl von solchen zu stützen.

Dabei sollte immer das Hauptziel der ganzen Untersuchung, der einheitliche Bestand der gesamten Entwicklungsgeschichte unverrückt im Auge behalten werden. Sie soll uns über die sichtbaren äußeren Erscheinungen hinaus und stets weiter zurückgreifend bis zu jenen Tiefen führen, wo an die Stelle der empirischen Befunde nur noch theoretische Vorstellungen und Begriffe treten. — Mein Zweck wäre erreicht, wenn die folgenden Ausführungen die Aufmerksamkeit des Lesers auf jenen weiteren Umfang der allgemeinen Entwicklungsgeschichte lenkten, innerhalb dessen ihre Bedeutung sich erst voll entfaltet.

A. Goette.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitendes	1
Die Hauptkategorien der organischen Entwicklung	3
I. Die Ontogenese	12
1. Allgemeines.	12
Präformation und Epigenese	13
Definition von Präformation und Epigenese	19
Untersuchungsmethoden	22
Einteilung der Ontogenie.	25
Die konkreten Grundlagen der Ontogenese	27
2. Die morphologische Sonderung.	29
Die Eiteilungen	29
Die Blastula	39
Der Ursprung der morphologischen Sonderung	44
Die Gastrula	51
Gastrulation durch Einwanderung des Entoderms	52
Gastrulation durch Einstülpung und Umwachsung	61
Der Nahrungsdotter	65
Der Ursprung der Gastrulation	69
Urdarm und Urmund	76
Die Hauptkategorien der speziellen morphologischen Sonderung	81
a) Über Homologie und Homoidie	82
b) Die Grundformen der polyplastiden tierischen Organismen	95
Abänderungen der Grundform	113
c) Die Keimschichten	119
Die Determination	120
Das Blastoderm	122
Das Ectoderm und das Entoderm	123
Das Mesoderm	124
Das Cölom	137
d) Die Gliederung	140
e) Der Einfluß äußerer Momente auf die morphologische Sonderung	143
Die Befestigung	144
Der Parasitismus	156
Die Lokomotion	161
3. Die gewebliche Sonderung	173
Die Histiogenese der Protozoen	181
Die spezielle Histiogenese der Polyplastiden	199

	Seite
II. Die Regeneration	215
1. Isolierte Blastomeren und regenerierende Embryonen	218
2. Regeneration auf höheren Entwicklungsstufen	227
3. Die Morphallaxis	228
4. Die physiologische Regeneration	229
5. Die periodische Regeneration und Verwandtes	233
6. Die regenerative Gewebsbildung	239
7. Die Regeneration der Protozoen	242
III. Die Fortpflanzung	244
1. Die Teilung	245
2. Die Knospung	253
a) Die Cnidarier	254
b) Die Schwämme	265
c) Die Bryozoen	269
d) Die Tunicaten	281
3. Die Keimbildung	290
a) Das Ei	291
b) Die Keimbildung der Polyplastiden	295
c) Die Keimbildung der Protozoen und ihr Übergang zur Keim- bildung der Polyplastiden	306
d) Über den Ursprung der Keimbildung überhaupt	316
e) Die Befruchtung	321
IV. Die phyletischen Leistungen der Ontogenese	326
1. Die Vererbung	327
2. Die erblichen Abänderungen	332
a) Das biogenetische Grundgesetz	336
b) Die Ursachen der erblichen Abänderung	345
3. Formbildung und Artbildung	350
Allgemeine Ergebnisse	354
Literatur	367
Register	373

Einleitendes.

Heutigentags gehört der Begriff „Entwicklung“ zu den gangbarsten Vorstellungen und spielt in der Erörterung des historischen Geschehens im weitesten Sinne des Worts eine Hauptrolle. Daher gilt auch der Inhalt dieses Begriffs allgemein für selbstverständlich und die Methode einer entsprechenden Darstellung von vornherein gegeben. Das letztere trifft aber gerade in dem Wissensgebiet, woher die Vorstellung der Entwicklung stammt, nämlich in der Entwicklungsgeschichte der Lebewesen nicht ohne weiteres zu.

Die fragliche Definition lautet so: Die Entwicklung im Bereich der tierischen Organismen besteht überall aus Stufenreihen zusammenhängender Metamorphosen der in Entstehung begriffenen organischen Gebilde. Die Untersuchung und Darstellung dieser Metamorphosen hat naturgemäß von der Beobachtung der einzelnen Erscheinungen und ihrer Aufeinanderfolge auszugehen, so daß die Wiedergabe des Beobachteten zunächst auf eine Beschreibung hinausläuft. Darin erschöpft sich aber eine Entwicklungsgeschichte der Lebewesen nicht, ja es ist in einer solchen Beschreibung der sichtbaren Reihenfolge der Erscheinungen nicht einmal das eigentliche Wesen einer organischen Entwicklung auch nur äußerlich berührt. Denn der Gegenstand der letzteren sind nicht sowohl jene Erscheinungen an sich, überhaupt nicht Zustände, sondern deren Wandlungen in die Folgezustände, also Vorgänge; und dieses Geschehen wird durch die sichtbaren Erscheinungen nur äußerlich angezeigt, besteht aber dem Wesen nach in den Ursachen und Wirkungen der fortschreitenden Wandlungen.

Die Darstellung einer organischen Entwicklung wird daher stets eine Geschichte sein müssen, worin der ursprüngliche Zusammenhang der Erscheinungen den Hauptinhalt bildet. Damit ist aber die Vorfrage nach der Einrichtung einer Entwicklungsgeschichte der Lebewesen keineswegs erledigt.

Es ist kein Zufall, daß die Entwicklungsgeschichte der Tiere, nachdem sie die längste Zeit wesentlich beschreibend verfuhr, in neuerer Zeit sich nicht nur in überwiegendem Maße der Untersuchung der ursächlichen Zusammenhänge der entwicklungsgeschichtlichen Erscheinungen zuneigte, sondern daß dieser Teil der Forschung mehr und mehr sich von der ausschließlich beschreibenden Darstellung trennte. Die naheliegende Erklärung, daß dies infolge des zunehmenden Interesses an der eigentlichen Erklärung der sichtbaren Entwicklungsvorgänge und unter dem Einfluß der neueren Untersuchungsmethoden der experimentellen Entwicklungsgeschichte geschah, ist durch die weniger beachtete Tatsache zu ergänzen, daß eine rein sachliche Notwendigkeit jene Trennung in einen beschreibenden und einen allgemein erklärenden Teil veranlaßt.

Von den verschiedenen und oft zahlreichen Ursachen eines entwicklungsgeschichtlichen Geschehens lassen sich nur wenige aus der sichtbaren Erscheinung unmittelbar entnehmen, wie etwa Bewegungen als Ursachen von Lageveränderungen u. ä.; in der Regel müssen sie durch oft zahlreiche Vergleiche verschiedener, aber verwandter Vorgänge erschlossen werden, indem dabei das Gemeinsame und allgemein Gültige des Zusammenhangs erst in den einfachsten ursprünglichen Erscheinungen deutlich hervortritt.

Der Umfang dieser meist verwickelten Vergleiche schließt es vollständig aus, jeden Verlauf einer einzelnen ontogenetischen Beschreibung, sei es eines ganzen Organismus oder auch nur eines besonderen Körperteils zusammenhängend darzustellen. Denn schon im Eingang einer solchen zusammenfassenden Untersuchung würde die ausreichende Erklärung z. B. der Eiteilungen unter Umständen so viele Vergleiche mit anderen homologen Vorgängen erfordern, daß daraus eine eigene Abhandlung entstände, die die fortlaufende beschreibende Darstellung vollkommen unterbräche. Und dies würde sich bei jedem einzelnen Akt der fraglichen Ontogenese wiederholen.

So ist es zunächst unvermeidlich, die beschreibende Beobachtung, auf der die eigentliche Darstellung der Entwicklung doch notwendigerweise fußt, als einen selbständigen Teil vorzuschicken oder für das Folgende als bekannt vorauszusetzen. Meine Aufgabe ist nun weit entfernt von einem so umfassenden Ziel, wie es das großartige Lehrbuch von Korschelt und Heider verfolgt, das nach dem mehrbändigen beschreibenden Teil einen noch größeren allgemeinen Teil folgen ließ. Ich beschränke mich ausschließlich auf die Untersuchung der Ursachen des ontogenetischen Geschehens, indem ich die beschreibende Darstellung als bekannt voraussetze. Und selbst diese

Grenzen muß ich noch enger ziehen, als ich es eben aussprach, da es mir weniger auf eine einigermaßen vollständige Bearbeitung aller vorliegenden Beobachtungen, als vielmehr darauf ankam, den zu suchenden Kausalzusammenhang der Erscheinungen im Werden der Organismen zunächst in ausgewählten Beispielen auf allgemein und methodisch begründete und daher einheitlich wirkende Schlüsse zu stützen, um daraus ein Verständnis für den geschichtlichen Zusammenhang der verschiedensten Organismen, zuletzt der ganzen Tierwelt zu gewinnen. So stellen sich die folgenden Untersuchungen und Betrachtungen wesentlich als eine Reihe von Proben dar, in welcher Weise die deskriptive Kenntnis der Ontogenesen für den angegebenen Zweck methodisch zu verwerten ist.

Die Hauptkategorien der organischen Entwicklung.

Obschon „Entwicklung“ nach ihrem Wesen (s. o.) stets dasselbe bedeutet, so wechselt doch ihre Erscheinungsform je nach dem Substrat und den Bedingungen, unter denen sie auftritt, so sehr, daß mindestens einige Hauptkategorien der Entwicklung unterschieden werden müssen. Es genügt aber nicht, diese Unterscheidung nun nach einigen äußerlichen Merkmalen auszuführen und anzuerkennen. Denn die Nachteile einer unvollkommenen Definition haben sich bereits bei der bisherigen Fassung jener Kategorien in Verwechslungen und Mißverständnissen gezeigt, die den Aufbau der Entwicklungsgeschichte aufs schwerste zu schädigen geeignet sind. Auf der anderen Seite sollen jene Definitionen wie eine jede derartige Bestimmung vor allem differenzielle sein, unbeschadet der innigen Beziehungen der einzelnen Kategorien zueinander, die sie immerhin zu einer weiteren Einheit zusammenfassen.

Diesen Forderungen entspricht die bisherige Übung, jene Hauptarten der Entwicklung zu unterscheiden, recht wenig, weshalb ich eine genauere Definition derselben, nämlich der Ontogenese, der Regeneration und der Phylogenese hier vorausschicke.¹

I. Die Ontogenese oder die Entwicklung ganzer Individuen vollzieht sich an einem ganzen und selbständigen Objekt, grundsätzlich ohne einen dauernden einheitlichen Zusammen-

¹ Es ist nicht zu leugnen, daß die in unserer Wissenschaft nun einmal eingebürgerten Wörter „Ontogenese“ und „Phylogenese“ einem philologischen Ohr weh tun dürften. Es geht aber dabei zu wie mit Münzen von schlechter Prägung: anfangs ärgert man sich über das schlechte Gepräge, allmählich vergißt man es über dem praktischen Wert der Münze.

hang mit einem anderen Organismus, und beginnt mit einem denkbar einfachsten, zellenähnlichen Zustand, dem Keim oder Ei.

Die Ontogenese ist diejenige Erscheinungsform der Entwicklung, die zuerst als solche bekannt und anerkannt wurde, und von der der Begriff der Entwicklung überhaupt ausging. Welche überragende Bedeutung sie in der allgemeinen Entwicklungsgeschichte hat, wird sich erst weiterhin zeigen.

II. Eine zweite Art von Entwicklung ist die Regeneration. Eine befriedigende Definition der regenerativen Entwicklung ist bisher nicht gelungen; Morgan, der Hauptvertreter der modernen Regenerationslehre, hat alle früheren Definitionsversuche bemängelt und sich schließlich darauf beschränkt, das zusammenzustellen, was nach dem Sprachgebrauch als Regeneration gilt (1907, S. 24). „Mit dem Wort ‚Regeneration‘ soll dem Sprachgebrauch folgend, nicht nur die Wiederersetzung eines in Verlust geratenen Teils, sondern auch die direkte Bildung eines ganzen Organismus oder einiger seiner Teile aus Teilungsstücken von erwachsenen Tieren, Embryonen oder Eiern bezeichnet werden. Mit demselben Namen müssen aber auch diejenigen Vorgänge bezeichnet werden, bei denen weniger oder gar etwas anderes, als entfernt worden war, gebildet wird.“

Dieses Verfahren mag genügen, wenn man sich auf die Untersuchung der aufgezählten konkreten Erscheinungen beschränkt, ohne Rücksicht darauf, wie sie sich zu anderen Entwicklungsvorgängen, namentlich zur Ontogenese verhalten und von dieser zu unterscheiden sind. Eine differenzielle Definition der Regeneration ist jene Aufzählung aber nicht; und so ist es auch nicht verwunderlich, daß der Sprachgebrauch recht Heterogenes zusammengebracht hat, das sich einer brauchbaren Definition nicht unterordnen läßt.

Daß die Regeneration stets auf einem Entwicklungsprozeß beruht, braucht nicht weiter auseinander gesetzt zu werden; denn jede Wiederherstellung organischer Gebilde erfolgt nach der gewöhnlichen Erfahrung nur durch ein allmähliches Werden und nicht durch einen unmittelbaren Schöpfungsakt. Ferner lehrt die einfachste Besinnung bei der Beobachtung eines solchen Vorgangs, also eines Ersatzes verlorener oder richtiger gesagt fehlender Körperteile, daß er durch die reproduzierende Tätigkeit des geschädigten Individuums zustande kommt. Und daraus ergibt sich schon der Unterschied der regenerativen Entwicklung und der Ontogenese.

Meine Definition lautet: Die Regeneration ist ein individueller Entwicklungsprozeß, der anders als die Ontogenese nicht ein ganzes Individuum, sondern nur einzelne Teile eines

solchen als Ersatz und an Stelle eines Defekts neu schafft und daher stets im Zusammenhang mit einer bereits vorhandenen Organisation vor sich geht. Die Regeneration beginnt also nicht mit einem Keim, sondern knüpft an andere Teile eines Ganzen an.

Durch das erste Merkmal, den individuellen Entwicklungsprozeß, ist die Verwandtschaft der Regeneration mit der Ontogenese bezeugt; das zweite Merkmal, der Anschluß der Regeneration an eine schon vorhandene Organisation, betont dagegen den Gegensatz zur Ontogenese. Ausdrücklich wurde bei jener Definition vermieden, die Grenze der regenerativen Entwicklung zu eng zu ziehen und sie etwa auf den Ersatz verloren gegangener Teile zu beschränken. Denn oft genug bleibt die Regeneration unvollkommen oder das Regenerat ist ein vollständiger Teil, aber von anderer Art als der ursprüngliche Teil (Heteromorphose), oder endlich die vollständige Neubildung wird nicht durch den Verlust eines entsprechenden Teils, sondern durch eine bloße Verletzung hervorgerufen u. a. m. Das gemeinsame Kennzeichen aller dieser regenerativen Bildungen bleibt immerhin die Wiederherstellung der irgendwie gestörten Individualität; wenn aber die Regeneration häufig mit einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung verbunden ist, so fällt sie doch niemals mit ihr einfach zusammen.

Hält man nun an dem in der Definition bezeichneten Unterschied von Regeneration und Ontogenese fest, so kann man auch den Sprachgebrauch nicht anerkennen, daß die Bildung eines ganzen Organismus aus Teilstücken von erwachsenen Tieren und Embryonen schlechtweg und unter allen Umständen eine Regeneration sei. Schon die Zusammenstellung von erwachsenen Tieren und Embryonen deutet es an, wie man zu dieser mindestens mißverständlichen Auffassung kam.

Wenn ein Seestern sich spontan teilt, und jede Hälfte darauf die fehlenden Teile ersetzt, so liegt zweifellos eine Regeneration vor, die natürlich in jeder Hälfte so lange dauert, bis die Organisation des fertigen Seesterns vollständig wieder hergestellt ist. Nun ist aber die Regenerationsfähigkeit gar nicht auf den Reifezustand der Tiere beschränkt, sondern kann sich auch auf früheren Entwicklungsstufen betätigen, so daß auch Larven und Embryonen derselben Seesterne, wie so vieler anderer Tiere, nach einer künstlichen Teilung die Defekte der Teilungshälften wieder zu ersetzen vermögen. Nach dem Wortlaut der Morganschen Erklärung könnte nun angenommen werden, daß die ganze Entwicklung, die sich an dem künstlich erzeugten Teilungsstück einstellt, bedingungslos, geradeso wie beim fertigen Seestern, bis zur Herstellung der Reifeform als eine Regeneration aufzufassen sei.

... und die nächsten 10 Seiten ...
... and the next 10 pages ...

übergehend mit einer anderen lokomotorischen Einrichtung zu vertauschen. In diesen Fällen ist der fragliche Anlaß nicht ersichtlich; in anderen Erscheinungen der spontanen Metamorphose läßt er sich aber ziemlich sicher ermitteln, so vor allem bei verschiedenen sessilen oder freien Protozoen, die den Wechsel ihrer Organisation mit einer gründlichen Änderung ihrer normalen Lebensweise verbinden. So lösen sich

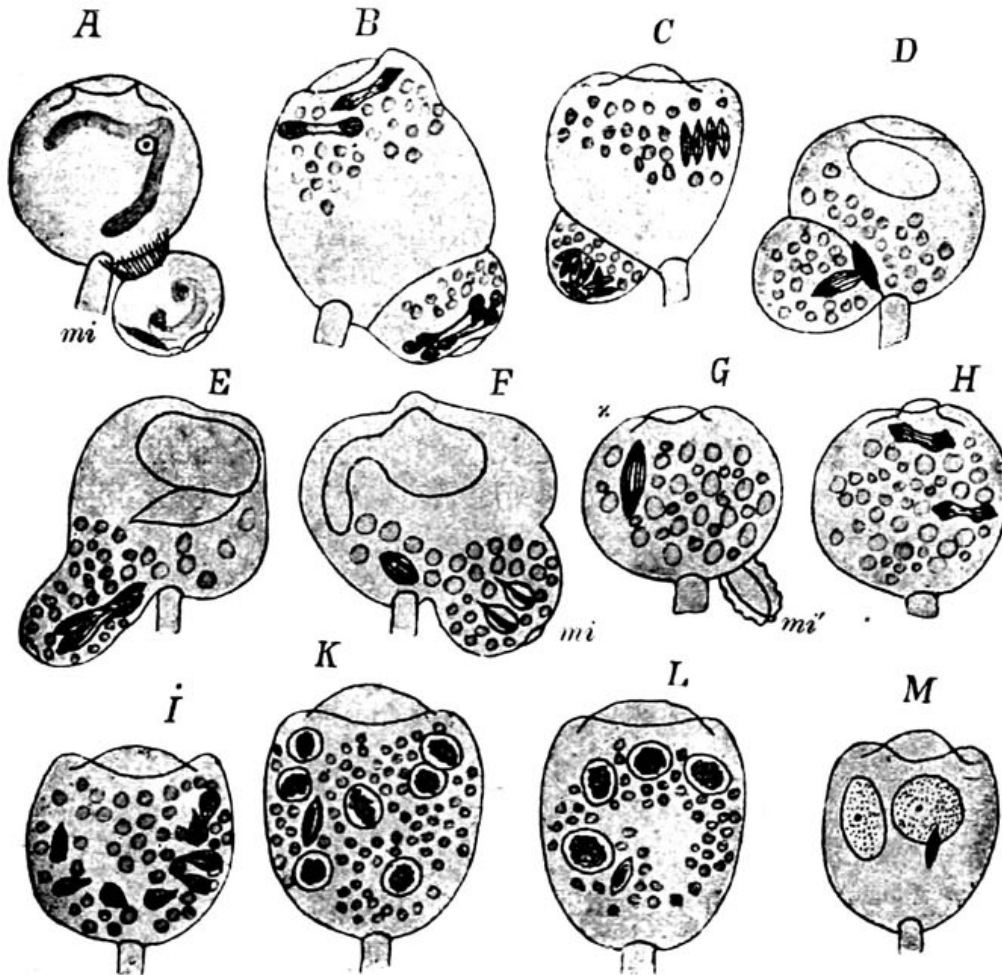


Fig. 65.

Vorticella monilata in Kopulation, nach Lang (1901);
mi Microgonidium, *mi'* sein letzter Rest, *x* Karyogamie.

bekanntlich die einzelnen Individuen der sessilen Peritricha oft von ihren Stielen ab und entwickeln dabei einen lokomotorischen Wimperkranz an ihrem Stielende, der zur freien Schwimmbewegung dient und während der folgenden neuen Befestigung wieder schwindet (Fig. 65A). Auch manche Suctoria (*Podophrya*, *Ephelota*, *Dendrocometes*) können sich vom Stiel oder von der Fußplatte ablösen und unter Einziehung ihrer Saugtentakel sich in ein ciliates Geschöpf verwandeln (Fig. 66), das nach einiger Zeit zum normalen Zustande zurückkehrt (Stein, Hertwig, Bütschli, Goette u. a.).

Ähnliches kommt auch an den Teilungsprüßlingen vieler Protozoen, z. B. *Microgromia* und *Acanthocystis* vor (Hertwig, Schaudinn), indem eine Teilungshälfte unverändert im Gehäuse zurückbleibt, die andere aber sich für einige Zeit in einen frei umherschwimmenden Geißelschwärmer verwandelt. Die aus dem Gehäuse auswandernden Teilungshälften von *Lagenophrys* erhalten ebenfalls einen lokomotorischen Wimperapparat, und die sich ablösenden Teilungshälften von *Podophrya* und *Sphaerophrya* verhalten sich genau so wie die metamorphosierten ganzen Tiere.

Aus den Erscheinungen der spontanen Metamorphose ergeben sich mehrere bemerkenswerte Folgerungen. Vor allem beweist sie auf das Bestimmteste die Unbeständigkeit gewisser geweblicher Bildungen, ohne daß wir diese Vorgänge etwa mit dem Schwund verbrauchter Gewebsteile und ihrer Regeneration vergleichen könnten. Dies heißt also doch, daß die ursprünglichen Gewebs-

bildungen oder Substanzveränderungen von den entsprechenden Funktionen so abhängig sind, daß sie mit ihnen kommen und vergehen, nur Ausdruck und Merkmal für die vergänglichen Funktionen sind. Dies wird noch deutlicher, wenn wir die den Wimpern und Geißeln doch vielfach analogen Pseudopodien zum Vergleich heranziehen.

Ein Pseudopodium ist keine dauernde Formbildung des Protoplasma, sondern bloß eine sichtbar gewordene, bestimmte und lokalisierte Funktion, nämlich eine Kontraktion; es existiert daher tatsächlich und bleibt sichtbar nur so lange, als die Funktion dauert. Wegen dieser Unbeständigkeit bezeichnet man das Pseudopodium überhaupt nicht als eine Gewebsbildung. Nun sind aber die Wimpern und Geißeln der Protozoen, die doch ebenso wie die gleichen Erscheinungen der Polyplastiden als Gewebsbildungen gelten, wie wir vorhin sahen, nur relativ beständig und darin nicht durchaus verschieden von den Pseudopodien. Man kann daher diese letzteren nur als im Entstehen begriffene Gewebs-

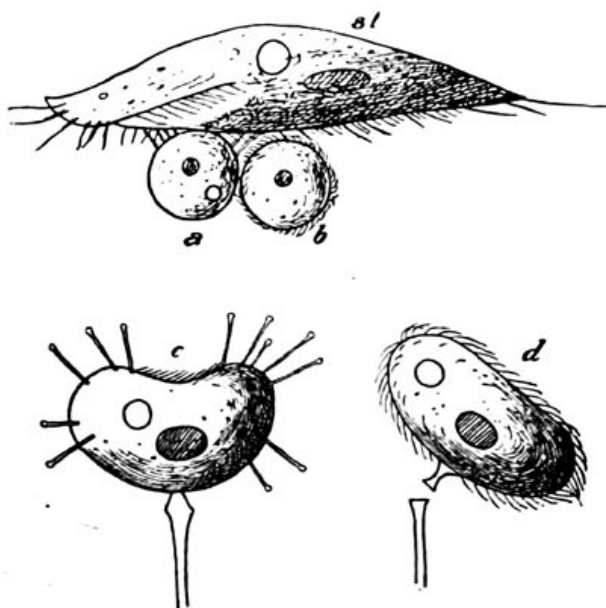


Fig. 66.

Podophrya fixa in Metamorphose, aus Goette (1902); ein Individuum *a* an einer *Stylonychia* (*st*) befestigt und vom Stiel abgerissen, *b* die durch Teilung von *a* abgelöste wimpernde Hälfte, *c*, *d* Umbildung eines sessilen Tiers in den Schwärmzustand.

bildungen auffassen und daraus schließen, daß ein Gewebe überhaupt nur der sichtbare Ausdruck und das Merkmal der zugrunde liegenden Funktion, und nicht umgekehrt die Funktion erst eine autonome Leistung des Gewebes ist.

Diese letztere häufige Auffassung (Funktion = Leistung des Gewebes) rührt daher, daß die vollkommenen Gewebe und Organe schlechtweg dauernde Erscheinungen, die dazu gehörigen Funktionen aber vergängliche Vorgänge sind. Die entscheidende Erklärung ergibt sich dagegen aus der genauen Definition und dem Kausalzusammenhang der wirklichen Grundlagen der fraglichen Erscheinungen und Vorgänge. Es handelt sich dabei um drei verschiedene und nicht unmittelbar miteinander vergleichbare Dinge: Protoplasma, Funktion und Gewebe, die nicht immer genügend auseinandergehalten werden. Das Protoplasma ist der Sitz der Energie, der Funktionsfähigkeit, nicht zu verwechseln mit der Funktion selbst, die erst durch gewisse Reize (s. u.) im Protoplasma ausgelöst wird; und das Gewebe ist die sichtbare lokale Organisation des Protoplasma, die die formalen Bedingungen der Funktion bestimmt und regelt. Solange die unregelmäßigen Urfunktionen herrschten, konnte natürlich keine Organisation des Protoplasma und kein Gewebe bestehen; die Organisation entstand erst durch die Individualisierung des Plastids, d. h. durch den geregelten Zusammenhang der Urfunktionen. Anfangs unbeständig wurde ihre Korrelation allmählich konstant und bestimmt, indem sie sich lokalisierte und festigte; und diese lokale Organisation der Funktionen ist, sobald sie irgendwie sichtbar wird, eben das, was wir Gewebe nennen. In ihm kommt also nicht nur eine Fähigkeit des Protoplasma zur Äußerung, sondern auch seine formale Ursache, die Organisation des fraglichen Körperteils.

Bei den Protozoen ist die Gewebsbildung noch unvollkommen und ihre Mannigfaltigkeit beschränkt, was eine natürliche Folge davon ist, daß die Gesamtorganisation des Plastids so viel einfacher ist als die gesamte morphologische Sonderung eines Polyplastids. Trotzdem bleibt die Ursache der Gewebsbildung, nämlich die sichtbare Organisation, beim einfachsten Protozoon dieselbe wie bei den höchstorganisierten Polyplastiden.

Die Darstellung vom Ursprung der Gewebsbildung ist aber noch nicht erschöpft. Wenn wir sie von den Funktionen ableiten und in der Funktionsfähigkeit des Protoplasma die materielle Unterlage der Funktionen anerkennen, so bedarf es noch des aktiven Anstoßes zur Ausführung der gedachten Vorgänge und Bildungen. Dies sind die Reize, und zwar in erster Linie die Außenreize.

Die übliche Vorstellung, daß die Lebensfunktionen einfach die Wirkungen der auf die Gewebe und Organe gerichteten äußeren Reize seien, ist eine von den traditionellen Phrasen, in denen die Irrtümer schwerer wiegen als die halben Wahrheiten. Es wurde schon hervorgehoben, wie schief die Auffassung ist, daß die Funktionen schlechtweg Wirkungen der Gewebe seien; und genau ebenso unrichtig ist es, die Außenreize als die Ursachen der Lebensfunktionen zu bezeichnen.

Ohne mich in eine eingehende Untersuchung des Begriffs „Leben“ einzulassen, erinnere ich nur an seine einfachste und kürzeste Erklärung, daß es in der Selbsterhaltung des einzelnen Individuums vermittelt der allseitigen Korrelation der verschiedenen Funktionen besteht. Der lebende Organismus ist beständig den Angriffen und Eingriffen der Umwelt ausgesetzt, die, sofern eine Abwehr unterbleibt, den Organismus früher oder später zerstören. Die von ihm ausgehende, der Selbsterhaltung dienende Abwehr oder Reaktion besteht nun wesentlich darin, daß jeder Eingriff oder jede Abänderung des Protoplasma in eine konservierende Funktion oder Arbeitsleistung übergeführt oder umgesetzt wird, sei es eine Bewegung, die dem Angriff irgendwie begegnet, oder eine Stoffwechselfunktion, die Verluste ersetzt. Das individuelle physiologische Leben ist der eigentliche, ununterbrochene Kampf ums Dasein.

In diese Vorstellung würde nun freilich der eben ausgesprochene Gedanke scheinbar gut hineinpassen, daß die Angriffe der Umwelt auf die Organismen oder eben die äußeren Reize sich unmittelbar in die Lebensfunktionen umsetzen und daher ihre wirklichen nächsten Ursachen sind. Dies läßt sich aber unschwer widerlegen. Natürlich bestanden dieselben Reize schon vor der Entstehung der Organismen; dann wirkten sie also auch schon auf die Vorläufer der Urorganismen, die ich als Anorgane im biologischen Sinn oder als biologische Anorgane bezeichnete (s. S. 185). Da diese Anorgane aber gerade durch die Abwesenheit einer individuellen Organisation und folglich der Fähigkeit, echte Lebensfunktionen zu erzeugen, gekennzeichnet waren, so konnten auch die äußeren Reize wohl Urfunktionen, aber keine individuellen Lebensfunktionen hervorrufen und noch weniger sie direkt entstehen lassen; sonst wäre ja die zurückgewiesene kristallisationsähnliche Urzeugung (s. S. 184) zur Tat geworden.

Nach allem vermögen also die äußeren Reize nur Funktionen aus einem vollkommen funktionsfähigen Protoplasma auszulösen und sind folglich nur veranlassende, nicht neu produzierende Ursachen. Aber auch damit ist nicht alles aufgeklärt, und erst gewisse Erscheinungen der schon besprochenen spontanen Metamorphose lassen den Zusammen-

hang zwischen den äußeren Reizen und den von ihnen veranlaßten Funktionen vollends erkennen.

Es liegt ja nahe, eine Erklärung der spontanen Metamorphose darin zu suchen, daß die Veränderung der Lebensweise, der Übergang vom sessilen zum freien Leben und umgekehrt, oder von der kriechenden Lebensweise der Amöben zum Schwimmen der Flagellaten die fragliche Metamorphose begleitet. Unrichtig ist nur die gewöhnliche Annahme, daß die veränderte Lebensweise als ein allgemeiner äußerer Reiz die Metamorphose direkt hervorrufe; denn diese vollzieht sich regelmäßig vor dem Wechsel der Lebensweise. Nach meinen eigenen Beobachtungen der spontanen Metamorphose halte ich vielmehr die folgende Auffassung für zutreffender.

Die Ablösung der *Podophrya fixa* und beliebiger Individuen von Vorticellen von ihren Stielen erfolgt leicht, wenn man sie einige Zeit unter dem Deckgläschen in spärlichem Wasser verweilen läßt. Unter diesen Umständen wird die im Wasser enthaltene Luft bald verbraucht sein und kaum ersetzt werden, so daß die atmungsbedürftigen Geschöpfe einem Sauerstoffmangel ausgesetzt sind und höchst wahrscheinlich dadurch veranlaßt werden, vermittelt der spontanen Verwandlung in frei bewegliche Geschöpfe einen für sie günstigeren Standort in einem luftreichen Wasser aufzusuchen und vor allem sich an den Rand des Deckgläschens zu begeben. Nun kann aber zweifellos das durch den Verbrauch der Luft veränderte Wasser allenfalls als eine äußere Veranlassung, aber nicht als eine wirkliche Ursache der Metamorphose aufgefaßt werden. Die eigentliche und unmittelbare Ursache ist vielmehr der Sauerstoffmangel im Protoplasma, also ein innerer Zustand des Organismus, der aus jener Veränderung des umgebenden Wassers hervorging und durch dessen Durchlüftung leicht beseitigt wird.

Dies muß natürlich *mutatis mutandis* auch für den Fall eines Nahrungsmangels gelten; nur fehlt es an einem ebenso einleuchtenden äußeren Merkmal für den Hunger, wie es uns für den Sauerstoffmangel zu Gebote steht.

Noch deutlicher tritt die Bedeutung der inneren Reizursachen der spontanen Metamorphose in einem anderen Beispiele hervor. Bei den Vorticelliden und anderen Peritrichen erfolgt die Ablösung der Microgonidien wie im vorigen Fall unter der Entwicklung eines lokomotorischen Apparats, nämlich eines aboralen Wimperrades, hat aber mit einem äußeren Reiz überhaupt nichts zu tun, sondern leitet bekanntlich nur eine Verbindung mit einem Macrogonidium ein, die freilich ebenso wie die verwandten Erscheinungen anderer Infusorien als eine „Konjugation“ bezeichnet wird und vielleicht auch aus einer solchen

hervorgegangen ist, aber sich tatsächlich nur mit solchen Kopulationen vergleichen läßt, wie sie zuerst bei *Adelea* bekannt wurde und wie ich sie wenigstens ähnlich bei *Diffugia* beobachtete (Goette 1916).

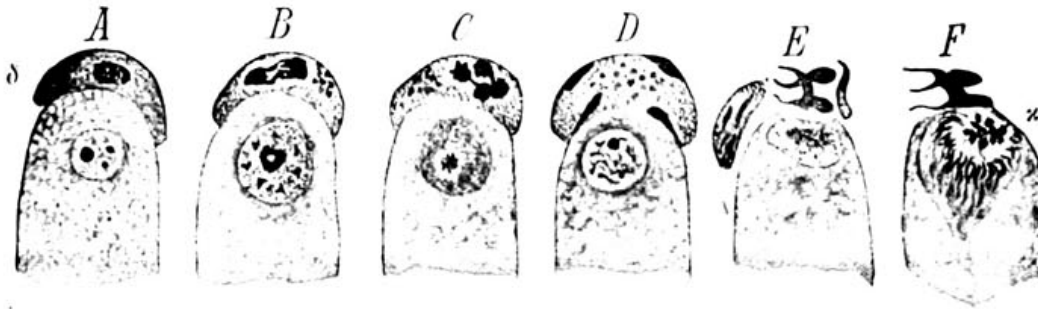


Fig. 67.

Adelea sp., Kopulation, aus Doflein, Lehrbuch der Protistenkunde (1916);
Metamorphose und Auflösung des Microgameten δ , \times Karyogamie.

Während die Microgonidien der Peritricha sich mit je einem Macrogonidium vereinigen, erfolgen zwar in beiden Individuen die typischen Kernteilungen wie bei den echten Konjugationen, aber nicht die gekreuzt doppelte Karyogamie der Wander- und der stationären Kerne beider Individuen. Vielmehr wird nur ein Neukern des Microgonidium in das Macrogonidium aufgenommen und zu einer Karyogamie benutzt, worauf die übrige Masse des Microgonidium zugrunde geht oder wie eine Nahrung vom Macrogonidium aufgesogen wird.

Ganz ähnlich vollzieht sich die Kopulation der beiden Gameten von *Adelea*, indem der Microgamet vier Neukerne erzeugt, von denen nur einer in den Macrogamet übertritt und sich mit dessen neugebildetem Kern vereinigt, während der Rest des Microgameten außerhalb zugrunde geht (Fig. 67).

Vergleichen wir diese Vorgänge mit der Kopulation von *Diffugia lobostoma* (Fig. 68). Sie verläuft stets in der Weise, daß das eine Individuum als das eigentlich tätige, als „aktiver“ Kopulant von dem anderen „passiven“ zu unterscheiden ist. Der aktive Kopulant überfällt den passiven Artgenossen und bohrt unter Umständen dessen Schale an, um ihn nach Vereinigung mit ihm einzusaugen, gerade so, als wenn ihn der Hunger zum Einsaugen und Verzehren einer Beute antriebe (Goette 1916).



Fig. 68.

Diffugia lobostoma, Kopulation, nach Goette (1916);
 a aktiver, p passiver Kopulant.

Doch wird der eingesogene Artgenosse nicht einfach als Nahrung behandelt, weder stets ganz aufgenommen — es werden oft ansehnliche Plasmaportionen zurückgelassen —, noch im ganzen verdaut, da der fremde Kern stets nur zur Karyogamie dient. Daraus habe ich die Ansicht gewonnen, daß ein gewisser Chromatinnmangel, der sich bei einzelnen Individuen, den aktiven Kopulanten, einstellt, sie zur Aufnahme eines Artgenossen mit folgender Karyogamie, also zur Kopulation veranlaßt. Und die Ähnlichkeit zwischen dem Vorgehen des aktiven Kopulanten und dem Einfangen einer Beute ließ mich annehmen, daß die Ursache der Kopulation, nämlich der Chromatinnmangel solcher Tiere einen ähnlichen Zustand wie den Nahrungshunger darstelle und daher als „Chromatinhunger“ bezeichnet werden kann.

Die Kopulation der Diffflugien stammt also hinsichtlich des Ziels, neben einer einfachen, nicht gekreuzt doppelten Karyogamie mit der Konjugation der Peritricha durchaus überein.¹ Und es ist daher nicht einzusehen, warum bei dieser Konjugation nicht ebenfalls ein Chromatinnmangel als die eigentliche Ursache des merkwürdigen Vorgangs anzunehmen wäre. Wie dem aber auch sei, so viel ist sicher, daß solche Kopulationen überhaupt nicht durch irgendwelche äußere Ursachen, sondern ausschließlich durch innere Ursachen hervorgerufen werden, die man unter allen Umständen als Triebe bezeichnen darf, wofür der Nahrungshunger eben das beste Beispiel darbietet. Auf der anderen Seite paßt für diese Triebe im Gegensatz zu den Außenreizen der Name der Innenreize.

Alle voranstehenden Beispiele lehren, wie mir scheint, ganz bestimmt, daß der Zusammenhang zwischen den äußeren Reizen und den durch sie veranlaßten Funktionen kein unmittelbarer ist, sondern durch die inneren Triebe des Organismus vermittelt wird. Scheinbar kann auch ein äußerer Reiz ganz fehlen, wie bei der Kopulation; doch braucht dies keine wirkliche Ausnahme zu sein, und ist vielleicht nur die Folge einer Unkenntlichkeit der beteiligten äußeren Momente, wie etwa vorausgegangener häufiger Teilungen oder dergleichen. Immerhin erschließt uns die Beobachtung die sichere Tatsache, daß auch die in der Kopulation sich vollziehende Funktion nicht durch einen äußeren, sondern durch einen inneren Reiz, einen Trieb unmittelbar ausgelöst wird.

¹ Bei diesem Vergleich habe ich keineswegs übersehen, daß der aufnehmende Kopulant der Peritricha, des Macrogonidium, umgekehrt wie bei den Diffflugien ruhen bleibt, und gerade das aufzusaugende Microgonidium das bewegliche, das erstere aufsuchende Element ist, genau so, wie die Spermie ans Ei herankommt. Doch muß ich eine Erklärung dieses Unterschieds aus äußeren Gründen auf ein folgendes Kapitel verschieben.

Nun gibt es noch eine Anzahl anderer innerer Ursachen von Funktionen, die sich teils den Trieben nähern, teils von ihnen merklich unterscheiden: es sind die Empfindungen. Ich verzichte darauf, sie vollständig zu definieren, und werde nur das für meine Zwecke Notwendige hervorheben.

Über den Begriff der Empfindung vermag uns ausschließlich unser eigenes Bewußtsein Aufschluß zu geben. Danach sind es Zustände und Vorgänge im Innern des polyplastiden Organismus, die sich als Folgen irgendwelcher äußeren Reize erweisen und deren Wirkungen in Lebensakte umsetzen. Die nächste Wirkung solcher Außenreize ist auf bestimmte reizempfindliche Stellen des Organismus beschränkt und besteht in einem dort lokalisierten Erregungszustand oder Empfindungsreiz, der sich in eine Bewegung, die Reizleitung, fortsetzt, deren Tätigkeit gewisse Endfunktionen (Kontraktion, Sekretion u. a.) auslöst.¹ Aus dieser empirisch nachweisbaren Einteilung des Gesamtprozesses der Empfindung in die genannten zwei Akte folgt ohne weiteres, daß die Außenreize nicht die unmittelbaren Ursachen der Endfunktionen sind, sondern daß ihre direkte Wirkung sich in der Erregung des Empfindungsreizes erschöpft. Die „nächsten“ Ursachen der Endfunktionen sind vielmehr unter allen Umständen die vom Empfindungsreiz ausgehenden Reizleitungen, also Innenreize, und die Außenreize spielen dabei nur die Rolle der epigenetischen „letzten“ Ursachen (s. S. 19 ff.). — Infolge derselben Zweiteilung des Empfindungsprozesses zerfällt auch die zugehörige gewebliche Sonderung in die Sinnesorgane für die Erzeugung des Empfindungsreizes und die der Reizleitung dienenden Nervenbahnen.

Die Protozoen verhalten sich nur mehr äußerlich, aber nicht grundsätzlich anders als die eben besprochenen Polyplastiden. Die Empfänglichkeit der Protozoen gegen die Außenreize ist nicht lokalisiert, daher fehlen ihnen auch, abgesehen von spurenhafte Andeutungen (Pigmentflecke u. a.) richtige Sinnesorgane. Dies bedeutet aber nicht etwa das Fehlen von Empfindungen überhaupt. Schon in den Trieben der Protozoen begegnen uns Innenreize, die, wie auch immer veranlaßt, die einzigen nächsten Ursachen der spontanen Metamorphose, nämlich einer mit Gewebsbildungen (Geißeln, Wimpern) verbundenen Endfunktion sind. Dann liegt aber kein Grund vor, daran zu zweifeln, daß in den Reaktionen dieser Tiere auf Wärme, Licht, Druck u. ä., die durch-

¹ Auf den höchsten Entwicklungsstufen der Empfindungsfunktion schaltet sich in der Regel als ein besonderer Akt noch die bewußte Empfindung in den Verlauf der Reizleitung vom Sinnesorgan bis zum Endorgan ein, was hier jedoch nicht weiter berücksichtigt zu werden braucht.

aus analog den Wirkungen der Empfindungen bei den Polyplastiden erfolgen, ebenfalls Empfindungsreize die wirksamen Innenreize darstellen und nur wegen der mangelnden Lokalisation eine sie begleitende sichtbare Gewebsbildung entbehren. Sie reihen sich daher den Trieben an und wirken auch in der spontanen Metamorphose vermutlich ebenso. Unter diesen Umständen ist die Bildung der Sinnesorgane der Polyplastiden nicht nur als eine spätere, sekundäre Begleiterscheinung, sondern als eine richtige phyletische Wirkung des Empfindungsreizes aufzufassen.

Ob sich bei den Protozoen besondere Reizleitungen, wenn auch ebenfalls ohne entsprechende Gewebsbildungen den Empfindungsreizen anschließen, läßt sich, wie mir scheint, zurzeit nicht entscheiden, ist aber nicht von grundsätzlicher Bedeutung, da der fragliche Kausalzusammenhang sich ohnehin als ein epigenetischer ergibt.

Fassen wir die Ergebnisse unserer Untersuchung über die allgemeinen Ursachen der Histiogenese, insbesondere bei den Protozoen zusammen, so entrollt sich vor uns in jeder Richtung, bezüglich der Tätigkeit der äußeren und der inneren Reize sowie der Funktionen das Bild einer fortschreitenden Entwicklung.

1. Die letzten Ursachen der Organisation überhaupt, also auch der geweblichen Sonderung, sind schon vor dem Erscheinen der Urorganismen in den einstigen biologischen Anorganen kenntlich. Dort wirkten zuerst das allgemeine funktionsfähige Protoplasma und Außenreize zusammen, woraus die unbeständigen, unregelmäßigen und zusammenhanglosen Urfunktionen hervorgingen, die noch keine Lebensakte waren.

2. Indem sich allmählich eine regelmäßige Korrelation der Urfunktionen entwickelte, wurden in der formlosen und unbestimmt begrenzten Substanz nach außen abgeschlossene Funktionsbezirke voneinander getrennt (Individuen) und einzeln einheitlich organisiert (Gesamtorganisation), wodurch die Urfunktionen in bestimmt geordnete und korrelative Lebensakte verwandelt wurden. Diese nunmehr physiologischen Funktionen sind also nicht im ursprünglichen Protoplasma präformiert, sondern durch die Individualisierung morphologisch bedingte epigenetische Entwicklungsprodukte.

3. Die Gewebsbildungen sind nicht unmittelbare Wirkungen der Außenreize, sondern sekundäre Folgezustände und Wirkungen von Innenreizen (Triebe, Empfindungen), die selbst zu den Funktionen gehören. Sie entstehen zuerst als Ausdruck der Endfunktionen, wie die kontraktile Elemente der Protozoen und folglich auch der Polyplastiden,

fehlen aber anfangs den nicht lokalisierten Trieben und Empfindungen der Protozoen; erst bei den Polyplastiden erzeugt die Lokalisation der Empfindungen die Sinnesorgane und die Nervenbahnen. — Für die ganze übrige Histiogenese muß dann der Analogie gemäß ein gleicher Ursprung gelten.

Die spezielle Histiogenese der Polyplastiden.

Im allgemeinen wiederholen sich die bereits besprochenen korrelativen Vorgänge der Histiogenese auch bei den Polyplastiden. Doch zeigen sich die Kategorien ihrer Gewebsbildungen vermehrt (Drüsen, Sinnesorgane, Nervengewebe) und namentlich durch die Verbindung der spezifischen Gewebsteile mit accessorischen Bildungen (Binde-substanzen u. a.) mannigfaltiger differenziert. Dazu kommt, daß die Innenreize sich ebenfalls vermehren, indem bereits bestehende Funktionen und Gewebe Neubildungen hervorrufen. Alle diese besonderen histiogenetischen Kategorien können nur einzeln untersucht werden.

Die einfachsten Erscheinungen von geweblicher Differenzierung bei den Vielzelligen sind bei verschiedenen früheren Gelegenheiten zur Sprache gekommen. Wenn man von den volvoxähnlichen Polyplastiden ausgeht, so stehen diese „Homoplastiden“ (Goette 1902, S. 57) in geweblicher Beziehung mit den Protozoen insofern noch auf gleicher Stufe, als alle Zellen eines Individuums identisch differenziert sind. Mit dem Übergang solcher Homoplastiden zu den einfachsten „Heteroplastiden“, etwa vom Typus einer Parenchymella (s. Fig. 30), sind einmal die zwei verschiedenen Grundgewebe (Epithel und Binnengewebe) gegeben, und deren Sonderung auf die entsprechenden Vorgänge der morphologischen Entwicklung (Gastrulation) zurückgeführt. Die Divergenz dieser Grundgewebe zeigt sich vor allem in ihren spezifischen Bildungen, den epithelialen Sinnesorganen und Drüsen, sowie andererseits in den mesenchymalen Bindesubstanzen; und daran schließt sich sofort die weitere Differenzierung verschiedener Gewebe an.

Die epitheliale Gewebsbildung beginnt mit einer Verteilung der Funktionen auf verschiedene Zellen. Ursprünglich werden wohl alle Zellen des epithelialen Ectoderms von gleicher Qualität gewesen sein, also sämtlich sezerniert, identische Empfindungsreize und kontraktile Elemente (Cilien, Geißeln) erzeugt haben. Dann trat aber eine Arbeitsteilung unter denselben Zellen ein, so daß in jeder von ihnen neben dem ihnen allen gemeinsamen Stoffwechsel eine Funktion das Übergewicht erhielt und sich einseitig weiter entwickelte. Dies blieb aber nicht einfach dem Zufall überlassen, sondern hängt von ganz bestimmten