

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. Emil Selenka

Prof. in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

777

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XX. Band.

1. Januar 1900.

Nr. 1.

Inhalt: **Ziegler**, Theoretisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie. — **Driesch**, Von der Allgemeingiltigkeit wissenschaftlicher Aussagen. — **Steuer**, Das Zoo-Plankton der „alten Donau“ bei Wien. —
Mitteilung der Redaktion.

Theoretisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie.

Von Prof. Dr. **Heinrich Ernst Ziegler**.

Th. Beer, A. Bethe und J. v. Uexküll haben für die vergleichende Physiologie des Nervensystems Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur gemacht¹⁾, welche eingehender Beachtung wert sind. Denn alle Naturforscher, welche sich mit der vergleichenden Physiologie des Nervensystems oder mit der Tierpsychologie beschäftigen, müssen bestrebt sein solche Begriffe zu gebrauchen, welche von der philosophischen Tradition unabhängig sind, welche ferner auf objektiv beobachtbaren Merkmalen beruhen und den feststehenden Kenntnissen über den Bau des nervösen Apparates Rechnung tragen.

Zunächst ist es sehr erfreulich, dass die genannten Autoren ihre Definitionen vom Begriff des Bewusstseins unabhängig gemacht haben. Denn mit der Unterscheidung zwischen bewussten und unbewussten Vorgängen ist in der vergleichenden Physiologie und Tierpsychologie gar nichts anzufangen, da man bei Tieren darüber nicht durch Beobachtung entscheiden kann. Ich habe dies schon früher einmal recht deutlich betont²⁾. Wie das Bewusstsein ist auch die Empfindung bei

1) Biol. Centralbl., 19. Bd., 1899, Nr. 15, S. 517 (ebenso im Centralblatt für Physiologie, 1899, Nr. 6).

2) „Der Begriff des Bewusstseins erweist sich in der vergleichenden Psychologie als völlig wertlos; wer kann wissen, wann ein Hund, eine Eidechse, ein Fisch, ein Käfer oder ein Regenwurm eine Handlung mit Bewusstsein oder unbewusst begeht?“ (H. E. Ziegler, Ueber den Begriff des Instinkts. Verhandlungen der deutsch. zool. Gesellschaft, 1892, S. 123).

Tieren nicht beobachtbar. Bewusstsein und Empfindung sind nur subjektiv zu erkennen.

Die genannten Autoren wollen das Subjektive klar abtrennen. Sie unterscheiden:

I. Den objektiven Reiz (d. h. den physikalischen Vorgang, welcher ein Sinnesorgan trifft, oder die chemische Substanz, welche mit einem Sinnesorgan in Berührung kommt).

II. Den physiologischen Vorgang (d. h. den Vorgang im nervösen Apparat oder auf sonstigen Leitungswegen im Organismus, von der Aufnahme in das Empfangsorgan bis zur eventuell erfolgten Reaktion).

III. Die (eventuelle) Empfindung (d. h. das subjektive Abbild von II, also den eventuell ins Bewusstsein kommenden Teil des Vorgangs, in der Form, wie er im Bewusstsein erscheint).

Das sub III Genannte ist Gegenstand der inneren Erfahrung; die Empfindung kann von jedem Menschen nur bei sich selbst beobachtet werden und wird bei anderen Menschen nur per analogiam als gleichartig angenommen. Bei Tieren muss man natürlich mit den vom Menschen ausgehenden Analogieschlüssen sehr vorsichtig sein, und sind solche Analogien für umso bedenklicher zu halten, je weiter das betreffende Tier im Typus der nervösen Organisation vom Menschen entfernt steht. — Eine Tierpsychologie, welche (wie die Philosophen es wollen) sich nur mit dem Subjektiven, also mit den Empfindungen und bewussten Vorgängen befassen würde, wäre eine lediglich spekulative Wissenschaft, nur ein geringwertiges Gebäude von mehr oder weniger willkürlichen Annahmen. Es ist ganz unrationell, in der Tierpsychologie die Empfindungen in den Vordergrund zu stellen, man muss von dem Sichtbaren ausgehen, nämlich von den Reaktionen. Wenn die Tierpsychologie eine fruchtbare Wissenschaft sein will, muss sie sich auf die vergleichende Physiologie des Nervensystems stützen¹⁾. Da ich mich mit der Tierpsychologie in diesem Sinne beschäftige, sei es mir gestattet, zu den terminologischen Vorschlägen der genannten Autoren einige Bemerkungen zu machen und daran einige verwandte Erörterungen zu knüpfen.

Während die meisten der herkömmlichen Ausdrücke nicht sicher erkennen lassen, ob der physiologische Vorgang oder sein subjektives Abbild, die Empfindung gemeint ist, schlagen Beer, Bethe und Uexküll für das physiologische Geschehen neue unzweideutige Aus-

1) Man braucht überhaupt auf die Abgrenzung der Psychologie von der Physiologie nicht viel Wert zu legen, da die Psyche ja auch nichts anderes als die physiologische Funktion gewisser Organe ist. Beim Menschen kann man einen methodologischen Unterschied machen, indem man als psychisch bezeichnet, was durch „innere Erfahrung“ erkannt wird, aber bei den Tieren ist dieser Unterschied nicht anwendbar, indem wir da gar keine „innere Erfahrung“ haben (vergl. S. 7).

drücke vor. — Dabei ist es mit Freuden zu begrüßen, dass die genannten Autoren auf die histologischen Verhältnisse Rücksicht nehmen und insbesondere zwischen Organismen mit Nervensystem und Organismen ohne Nervensystem unterscheiden. Obgleich jedem Naturforscher die Bedeutung dieses Unterschieds klar ist, haben doch nicht alle naturwissenschaftlichen Autoren sich in der Terminologie darnach gerichtet. Insbesondere bei den Protozoen sprechen manche Autoren von Reflexen und Instinkten, gebrauchen also Ausdrücke, welche für Tiere mit hochausgebildetem Nervensystem aufgestellt worden sind. Ich habe mich in meiner Schrift über den Instinkt gegen die Verwendung solcher Benennungen bei Protozoen erklärt¹⁾. Bei den Protozoen handelt es sich nur um eine Leitung innerhalb einer einzigen Zelle, bei dem Nervensystem der Metazoen um einen aus vielen Zellen zusammengesetzten Apparat. Wenn so die anatomische Grundlage verschieden ist, so kann die physiologische Funktion nicht homolog gesetzt werden, wenn auch der Erfolg der Thätigkeit ähnlich ist²⁾. — Verworn hat in seinen „Psycho-physiologischen Protisten-Studien“ (Jena 1889) für die Protozoen den Ausdruck Reizbewegungen gebraucht, welcher ja auch bei den Botanikern für die Pflanzen allgemein angewandt wird³⁾.

1) „Wenn man als anatomische Grundlage von Instinkt und Verstand die Verbindung von Sinneszellen und Ganglienzellen ansieht, so geht daraus hervor, dass man die Begriffe Instinkt und Verstand bei Protozoen nicht benutzen darf. Es empfiehlt sich bei Protozoen nicht von Reflex, Instinkt oder Verstand zu reden, sondern den auch für Pflanzen gebräuchlichen Ausdruck „Reizbewegungen“ zu verwenden“ (l. c. S. 131 Anm.).

2) Zum Vergleich führe ich beispielsweise an, dass man das Schwimmen eines Infusors mittels Cilien dem Schwimmen mittels Flossen niemals homolog setzt. — Beiläufig will ich darauf hinweisen, dass die Bewegung eines Pflanzenteils, welche auf Aenderung der Turgescenz gewisser Zellen beruht, niemals einer durch Muskelkontraktion bewirkten Bewegung homolog sein kann; ebensowenig eine Reizleitung pflanzlicher Zellen homolog der Reizleitung der Ganglienzellen. Ich bin also nicht damit einverstanden, dass manche Botaniker das Bestreben haben, die Reizbewegungen der Pflanzen mit den Reflexen der Tiere zu homologisieren. Mit Recht hat Czapek darauf hingewiesen, dass die in der Physiologie der Metazoen verwendbaren Begriffe unbestimmt werden, ja teilweise unpassend sind, sobald man sie auf Protozoen oder Pflanzen anwendet (F. Czapek, Reizbewegungen bei Tieren und Pflanzen. Centralblatt für Physiologie, 1899, Nr. 8, S. 209).

3) Außer den Reizbewegungen spricht Verworn bei den Protozoen noch von spontanen Bewegungen, also solchen, welche nicht in einem äußeren Reiz, sondern in einem inneren Vorgang ihre Ursache haben. „Wir können diese Unterscheidung beibehalten, allein wir müssen uns doch bewusst bleiben, dass die Spontaneität keine unbedingte ist, dass in Wirklichkeit die spontanen Lebenserscheinungen nicht minder auf einer Wechselwirkung der lebendigen Substanz mit der Außenwelt beruhen, als die Reizerscheinungen“ (Verworn, Allgemeine Physiologie, Jena 1895, S. 346).

Beer, Bethe und Uexküll führen für alle Reizbeantwortungen, welche auf protoplasmatischem Wege ohne Vermittlung differenzierter Zellen geschehen, das Wort Antitypien ein; dasselbe ist also sowohl bei den Protozoen und Protophyten zu gebrauchen, als auch bei höheren Pflanzen, als auch ferner bei den niedersten Metazoen, welche noch keine Ganglienzellen besitzen, als auch eventuell bei einzelnen Organen höherer Metazoen, wenn da eine Reizleitung durch die Gewebszellen selbst (nicht durch Neuronen) stattfindet. Ob das Wort Antitypie geschickt gewählt ist, darüber lässt sich vielleicht streiten, aber der Begriff scheint mir ganz klar und brauchbar zu sein. Freilich muss er dann entsprechend den verschiedenen anatomischen Grundlagen in Unterabteilungen zerlegt werden.

Für diejenigen Metazoen, welche ein Nervensystem besitzen¹⁾, schlagen Beer, Bethe und Uexküll folgende Nomenklatur vor. Die aufnehmenden Organe nennen sie Receptoren, die Schaltstätten Centren, die von den Centren abgehenden Nerven effektorische Nerven (je nach dem effektorischen Organ motorische, sekretorische etc.). Mit diesen Bezeichnungen befreundet man sich leicht.

Die genannten Autoren fassen unter dem Namen der Antikinese folgende Vorgänge zusammen: „die physiologischen Vorgänge der Aufnahme des Reizes durch Umsetzung in eine Nervenerregung und Fortleitung der Erregung auf ausführende Organe, wobei eine Schaltung und Verteilung der Erregung auf mehrere Bahnen stattfinden kann (beim Durchgang durch Schalt —, Rangierstätten, Centren, Ganglien)“. Der Begriff der Antikinese umschließt also dreierlei verschiedenartige Vorgänge, erstens die Umsetzung des physikalischen oder chemischen Reizes in den physiologisch-chemischen Vorgang in der receptorischen Zelle, zweitens den physiologisch-chemischen Vorgang der Leitung in den receptorischen Nerven, centralen Neuronen und effektorischen Nerven, und drittens den Effekt, d. h. die resultierende sichtbare Bewegung.

Das Wort Antikinese bedeutet Rückbewegung, hat also einen ähnlichen Sinn wie das sonst oft gebrauchte Wort Antwortbewegung. Während man aber unter Antwortbewegung gewöhnlich

1) Die niederste Stufe des Nervensystems ist bekanntlich ein subepithelialer Plexus von Ganglienzellen, darauf beruhend, dass einzelne Ektodermzellen unter das Epithel sich herabgezogen haben, um die Verbindung zwischen verschiedenen Sinneszellen und zwischen Sinneszellen und Muskelzellen herzustellen. Man findet diese Stufe bei Hydroidpolypen, Quallen und Anthozoen. (C. F. Jikeli, Bau der Hydroidpolypen. Morphol. Jahrbuch, 8. Bd., 1833; O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, Leipzig 1878; R. Hesse, Ueber das Nervensystem und die Sinnesorgane von *Rhizostoma Cuvieri*. Zeitschrift f. wiss. Zool., 60, 1895; O. u. R. Hertwig, Die Aktinien. Jenaische Zeitschr., 13. u. 14. Bd., 1880.)

das Endresultat, also die sichtbare Muskelbewegung versteht, umschließt das Wort Antikinese auch die Aufnahme und Leitung (also die molekulare Bewegung in den Neuronen). Ich möchte die Antikinese zerlegen in zwei Teile, erstens in die Neurokinese, den unsichtbaren Leitungsvorgang in den Neuronen¹⁾, und zweitens in Sarkokinese, den Vorgang in den Muskeln, welcher sichtbar zu Tage tritt. Es giebt ja auch Sinneswahrnehmungen, welche nicht zu Muskelbewegungen führen, sondern nur im Gedächtnis eine Spur zurücklassen. Es giebt also Neurokinesen, mit welchen keine Sarkokinese sich verbindet; hier würde der Ausdruck Antikinese nach seiner Definition nicht passen.

Beer, Bethe und Uexküll machen innerhalb der Antikinesen eine sehr wertvolle und wichtige Unterscheidung, welche allerdings nicht neu ist; sie trennen nämlich diejenigen Vorgänge, welche immer in gleicher Weise ablaufen, von denjenigen, welche „auf Grund vorhergegangener Reize modifiziert verschiedenartig ablaufen“; sie nennen die ersteren Reflex, die letzteren Antiklise (Rückbeugung). In die erste Kategorie fallen also alle angeborenen (richtiger gesagt: ererbten) Koordinationen und Assoziationen²⁾, also die Vorgänge auf den ererbten Bahnen, welche bei allen normalen Individuen einer Species dieselben sind. Diese Vorgänge habe ich früher mit genau derselben Definition als Reflexe und Instinkte bezeichnet (l. c. p. 125). Die Grenze zwischen Instinkt und Reflex habe ich als verschwimmend hingestellt, und möchte nur einen relativen Unterschied insofern festhalten, als der Instinkt gemäß dem herkömmlichen Sprachgebrauch das Kompliziertere ist; so haben manche Autoren nicht unpassend gesagt, dass der Reflex gewöhnlich nur auf die Bewegung einzelner Organe, der Instinkt aber auf die Thätigkeit des ganzen Individuums sich erstreckt. Es ist nun lediglich eine terminologische Frage, ob man den Sinn des Wortes Reflex so sehr erweitern will, wie es die genannten Autoren thun, ob man also alles

1) Neurokinese ist ein etwas bestimmterer Ausdruck für Reizleitung oder Erregungsvorgang; er ist gleichbedeutend mit dem von Forel gebrauchten Wort *Neurocym* oder Nervenwelle (Aug. Forel, Gehirn und Seele. Verhandl. der Gesellsch. deutscher Naturforscher, Leipzig 1894). — Vergleicht man die Bahnen des Nervensystems mit einem Eisenbahnnetz, so ist die Neurokinese (das *Neurocym*) dem Zug zu vergleichen, der auf irgend einem Geleise fährt. — Wahrscheinlich ist die Neurokinese ein chemischer Vorgang, welcher rasch fortschreitet (wie die Entzündung einer Zündschnür) und alsbald rückgängig gemacht wird.

2) Assoziationen nenne ich alle Verbindungen im receptorischen und im centralen Gebiet, Koordinationen nenne ich die Verbindungen im effektorischen Gebiet. Es ist natürlich kaum möglich zwischen Assoziationen und Koordinationen eine Grenze zu ziehen.

Ererbte als Reflex bezeichnen will¹⁾. Die Hauptsache ist die Unterscheidung zwischen dem Ererbten und dem im individuellen Leben Modifizierten oder Gelernten. Sie entspricht der Weismann'schen Unterscheidung zwischen somatogenen und blastogenen Eigenschaften, also zwischen denjenigen Eigenschaften, welche bei jedem Individuum der Species durch die Keimesanlage bedingt sind, und denjenigen, welche bei dem einzelnen Individuum in seinem Leben erworben sind. Die Reflexe und Instinkte beruhen auf nervösen Bahnen, welche auf Grund der Keimesanlage in der Ontogenie entstehen, so wie z. B. in der Ontogenie jeder Nerv zu seinem Muskel seinen Weg findet.

Sowohl dem Wort Reflex als auch dem Wort Instinkt hängt das Bedenkliche an, dass man damit häufig das Merkmal des Unbewussten verbindet, was natürlich in der Tierpsychologie ganz undurchführbar und in der menschlichen Psychologie auch sehr misslich ist. Daraus ergeben sich fortwährend Unklarheiten und nutzlose Streiterei. Ich habe zwar schon früher den Begriff des Instinkts von dieser Unklarheit zu befreien gesucht, aber trotzdem haben die Autoren immer wieder den Begriff des Unbewussten in irgend einer Form hineingebracht²⁾.

Um die Unsicherheit zu vermeiden, welche der traditionelle Sinn der Worte Reflex und Instinkt leider mit sich bringt, will ich eine neue Bezeichnung einführen. Es heißt *κληρονομία* die Erbschaft, und man kann alles Ererbte als Kleronomie, die ererbten Eigenschaften als kleronom bezeichnen. Die Reflexe und Instinkte beruhen auf kleronomen Bahnen, sie sind kleronome Assoziationen und Koordinationen. Wenn z. B. die jungen Hühnchen auf den Lockruf der Henne herbeieilen, so ist dieser Effekt kleronom, denn es ist dem Hühnchen von Natur eingepflanzt, auf solchen Ruf so zu reagieren. Wenn aber die Hühner auf den Ruf der Hausfrau zum Futter herbeieilen, so ist dieser Effekt nicht kleronom, denn die Assoziation zwischen diesem Ruf und zwischen dem Futter hat sich erst unter der Wirkung der individuellen Erfahrung gebildet.

1) Bethe hat schon in früheren Publikationen dem Wort Reflex diesen erweiterten Sinn gegeben.

2) Merkwürdigerweise macht mir Bethe den Vorwurf, dass ich „in die Instinkte ein psychisches Moment hineinlege“; es kann dieses Missverständnis nur auf ungenügender Kenntnissnahme meiner Publikation beruhen. — Manche Autoren betonen, dass das Tier bei der Ausübung des Instinkts sich des biologischen Zweckes der Handlung nicht bewusst sei. Ich kann nicht zustimmen, dass man dieses subjektive Kriterium in die Definition des Instinktes hereinnimmt. — Beiläufig will ich erwähnen, dass in dem Buche von Karl Groos, Die Spiele der Tiere (Jena 1896, S. 22–77) eine hübsche und richtige Geschichte des Instinktbegriffes gegeben ist.

Beer, Bethe und Uexküll stellen dem „Reflex“ (Reflex und Instinkt) die Antiklise gegenüber. Dieser Begriff ist ganz gut gedacht aber nicht genügend scharf definiert worden. Die genannten Autoren sagen, dass die Reaktion bei der Antiklise „auf Grund vorhergegangener Reize modifiziert verschiedenartig ablaufe“. Nach diesem Wortlaut würde auch eine durch Ermüdung oder Erschöpfung bewirkte Aenderung der Reaktion unter die Antiklise fallen ¹⁾; dies ist aber offenbar nicht die Absicht der genannten Autoren gewesen, sondern sie meinen das, was man im gewöhnlichen Leben als Erfahrung und Uebung, als Lernen und erworbene Gewohnheit bezeichnet; es sind diejenigen Vorgänge, welche auf im individuellen Leben erworbenen Assoziationen und Koordinationen beruhen, also alle Vorgänge, bei welchen in Folge individueller Erfahrung die ererbten Bahnen abgeändert erscheinen oder neue Bahnen hinzugekommen sind ²⁾. Ob dafür der Ausdruck Antiklise (Rückbeugung) hinlänglich bezeichnend ist, will ich dahingestellt sein lassen. In Anlehnung an den gewöhn-

1) Es kommt ja auch bei Reflexen häufig vor, dass derselbe Reiz, wenn er in kurzer Zeit wiederholt einwirkt, allmählich nur eine schwächere Reaktion oder gar keine Reaktion mehr hervorruft. Z. B. hat J. v. Uexküll bei seinen physiologischen Echinodermenstudien beobachtet, dass ein Seeigel (*Centrostephanus longispinus*) bei Beschattung seine Stacheln nach der beschatteten Seite wandte; nach drei Beschattungen hörte aber der Stachelreflex auf und kehrte nach einigen Minuten wieder (Zeitschr. f. Biologie, 1897, S. 330).

2) In diesem Sinne schrieb Bethe: „Empfindung, Wahrnehmung, Vorstellung, Gedächtnis und Assoziation haben für ein Wesen nur dann einen Zweck, wenn es im Stande ist, auf Grund dieser Qualitäten sein Handeln zu modifizieren“ (Arch. f. d. ges. Phys., Bd. 70, 1898, S. 19). — Bethe bezeichnet die Fähigkeit des Lernens als „psychische Qualitäten“ (Archiv f. mikr. Anat., 50. Bd., 1897, S. 491, und Arch. f. d. ges. Phys., 70. Bd., 1898). Dieses Wort führt zu Missverständnissen, insbesondere hat sich daran der nutzlose Streit geknüpft über die Frage, ob die Tiere (speziell die Insekten) Bewusstsein und Empfindungen besitzen. Erfreulicherweise ist der zweideutige Ausdruck in die Publikation von Beer, Bethe und Uexküll nicht übergegangen. — Es ist nicht rätlich, das Wort psychisch in der Naturwissenschaft als Terminus technicus gebrauchen zu wollen. Die Philosophen bezeichnen als psychisch gewöhnlich nur das, was in das Bewusstsein tritt. Der Naturforscher kann auf die Unterscheidung von Bewusstem und Unbewusstem keinen großen Wert legen, da Bewusstes und Unbewusstes fortwährend ineinanderspielen, da ferner vielfache Abstufungen des Bewusstwerdens vorkommen, und da schließlich das Bewusste auch nur das subjektive Abbild physiologischer Vorgänge ist. — Für die Naturforschung wäre es praktisch, das Wort psychisch nur als allgemeine Vulgärbezeichnung für die relativ höheren Funktionen des Nervensystems anzusehen, und dann zu unterscheiden zwischen dem Objektiv-Psychischen, was man an anderen Menschen und an Tieren beobachten kann und zwischen dem Subjektiv-Psychischen (dem Gebiet der „inneren Erfahrung“), das man strenggenommen nur an sich selbst beobachten kann.

lichen Sprachgebrauch kann man die Fähigkeit Erfahrungen zu machen als Verstand bezeichnen, wie ich dies in meiner Schrift über den Instinkt gethan habe. — Da ich nun oben für die ererbten Bahnen einen Terminus technicus eingeführt habe, so will ich die erworbenen Bahnen in entsprechender Weise bezeichnen und nenne sie enbiontisch, d. h. im individuellen Leben erworben. Es kommen also zu den kleronomischen (d. h. ererbten) Assoziationen und Koordinationen die enbiontischen (d. h. erlernten) hinzu¹⁾. Die Fähigkeit, enbiontisch Verbindungen zu bilden, nennt man Verstand. Z. B. wenn ein Jagdhund auf den Zuruf des Jägers irgend eine Handlung thut oder unterlässt, so ist die Verbindung zwischen dem Wort und der dadurch bezeichneten Handlungsweise erlernt, also eine enbiontische Assoziation.

Wenn enbiontische Bahnen häufig gebraucht werden, so werden sie sehr geläufig und darauf beruht die Übung und die Gewohnheit. Die gut ausgeschliffenen enbiontischen Bahnen funktionieren ganz ähnlich wie die kleronomen Bahnen. Der Trieb zu einer gewohnheitsmäßigen Handlung kann ebenso stark werden, wie der Trieb zu einer kleronomen (reflektorischen oder instinktiven) Handlung. Aber man muss die Gewohnheit stets von der Kleronomie getrennt halten, da sie ihrem Ursprung nach davon verschieden ist. Auch lassen sich die enbiontischen Bahnen von den kleronomen leicht dadurch unterscheiden, dass die ersteren bei den einzelnen Individuen der Species nicht übereinstimmend, sondern nach der bisherigen Lebensweise und Erfahrung der Individuen verschiedenartig ausgebildet sind.

Auf der Bildung und Rückbildung enbiontischer Bahnen beruhen folgende psychologische Vorgänge. Zunächst die Merkfähigkeit, die Fähigkeit im Centralorgan von Sinneseindrücken eine Spur zu bewahren, welche den Ablauf späterer Vorgänge beeinflusst. Mit Recht hat Wernicke vorgeschlagen zwischen Merkfähigkeit und Gedächtnis zu unterscheiden, indem Merkfähigkeit die Fähigkeit der Einprägung, Gedächtnis aber den Besitzstand an eingepprägten Eindrücken bedeutet (C. Wernicke, Grundriss der Psychiatrie, Leipzig 1874 S. 76). Auf der Merkfähigkeit beruht die Ansammlung von Erinnerungsbildern²⁾. Die Summe der von außen

1) Auch Edinger hat in seinen „Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane“ (5. Aufl., Leipzig 1896, S. 32) die ererbten und die erworbenen Bahnen unterschieden; er weist darauf hin, dass in einzelnen Teilen des Centralnervensystems (insbesondere in der Großhirnrinde) die Bestimmung der Neuronen hauptsächlich darin besteht, während des Lebens des Individuums neue Verbindungen zu bilden.

2) „Es ist klar, dass wir uns nicht ein Erinnerungsbild etwa in einer Ganglienzelle lokalisiert zu denken haben. Vielmehr ist offenbar das hinterlassene Erinnerungsbild der veränderte (verborgene) Kraftzustand eines ganzen Komplexes von Zellen und Fasern — eine dynamische Assoziation, wie Ribot

aufgenommen und im Centralorgan ruhenden Eindrücke, also die Summe der ruhenden Erinnerungsbilder nennt man Gedächtnis. Die Neurokinese in den betreffenden Neuronen, also das Hervortreten (Erregtwerden) eines Erinnerungsbildes nennt man Erinnerung. Insofern die Erinnerungsbilder auf das weitere Denken und Handeln einen Einfluss haben, nennt man sie Erfahrung. Wieweit dieselben dabei ins Bewusstsein treten, ist gleichgiltig; denn es können auch schwach bewusste oder unbewusste Erregungen der Gedächtniseindrücke einen Einfluss auf das Denken und Handeln haben. — Das allmähliche Verschwinden der Erinnerungsbilder bezeichnet man als Vergessen; für das lange Persistieren der Erinnerungsbilder hat man die Bezeichnung gutes Gedächtnis. — Wenn ohne Hinzutreten neuer Eindrücke auf Grund der vorhandenen Gedächtniseindrücke neue Associationen gebildet werden, so wird diese Thätigkeit je nach ihrer Richtung als Reflexion oder als Spiel der Phantasie bezeichnet; die Fähigkeit zu solcher Thätigkeit kann Kombinationsvermögen genannt werden.

Ich habe schon in meiner Schrift über den Instinkt dargelegt, wie ich mir die Bildung von Bahnen in den Centralorganen vorstelle; ich will dies aber jetzt unter Berücksichtigung der neuesten Forschungen etwas deutlicher machen.

Schon Max Schultze hat gesehen, dass in der Ganglienzelle ein System von Fasern sich befindet, welche von einem Fortsatz zum andern gehen und welche er Primitivfibrillen nannte. Flemming beobachtete, dass in der Ganglienzelle an den Abgangsstellen des Neuriten und der Dendriten Fasern ausstrahlen, welche im Innern der Zelle in ein fadiges Netzwerk übergehen. Durch Nissl, Apáthy und Bethe ist gezeigt worden, dass innerhalb der einzelnen Ganglienzelle Bahnen bestehen, welche von einem Fortsatz zum andern gehen. Bei Würmern, Mollusken und Crustaceen haben Apáthy und Bethe sich ausdrückt. Dieser räumliche Komplex von Hirnelementen, der von einem Erinnerungsbild beansprucht wird, muss sogar oft sehr ausgedehnt sein. Zum Beispiel das Erinnerungsbild eines Feuers enthält zugleich ein Gesichtsbild im Hinterhauptslappen, ein Gehörbild des Feuerknisterns im Schläfenlappen und ein Gefühlbild der Wärme, welche zusammen in einer und derselben dynamischen Verbindung funktionieren“ (A. Forel, Das Gedächtnis und seine Abnormitäten, Rathausvortrag, Zürich 1885). — Die Einprägung eines Erinnerungsbildes ist zwar gewöhnlich ein in das Bewusstsein tretender Vorgang, kann aber auch unbewusst verlaufen. Man erinnert sich oft nachher etwas gesehen zu haben, was man im Moment der Betrachtung gar nicht beachtet hat. Forel (l. c) berichtet von Fällen abnorm erhöhter Merkfähigkeit (Hypermesien), bei welchen die unbewusste Einprägung offenbar eine große Rolle spielt. Selbstverständlich kann auch bei Tieren eine unbewusste Einprägung vorkommen; es ist daher ein unkritisches Verfahren, bei Tieren aus der Merkfähigkeit und dem Gedächtnis auf das Vorhandensein eines Bewusstseins zu schließen.

Fig. 1.

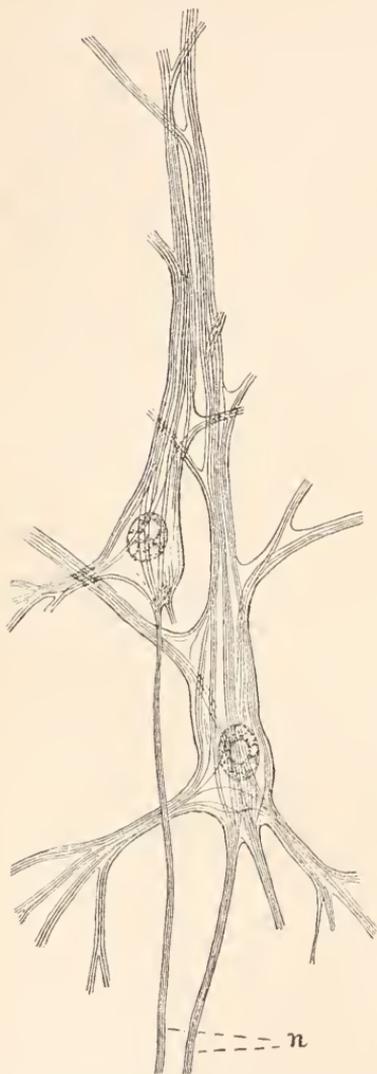


Fig. 1. Zwei mittelgroße Pyramidenzellen vom Menschen aus dem Gyrus centralis.
n = Neuriten.

(Copie einer Figur von Bethe).

in den Ganglienzellen ein System von Fibrillen gefunden, in der Weise, dass aus den Dendriten Fibrillen in die Zelle treten, welche sich verzweigen und untereinander netzförmig oder gitterförmig verbinden, wobei die Fibrillen des Neuriten (Axencylinderfortsatzes) aus diesem Netzwerk ihren Ursprung nehmen¹⁾. Bethe hat bei Wirbeltieren in Ganglienzellen des Gehirns und Rückenmarks die Fibrillen beschrieben (Fig. 1); er sah keine Netzbildung der Fibrillen, sondern die Fasern gehen gewöhnlich von einem Fortsatz zum andern; nur manchmal kommt eine Verzweigung einer Fibrille vor und gehen dann die Teiläste in zwei Zellfortsätze.

Die physiologische Bedeutung dieser histologischen Beobachtungen ist leicht zu erkennen. Der Verlauf des Erregungsvorgangs (der Neurokinese) ist abhängig von der Bahn; die Bahn ist gebildet durch die Neurone mit ihren Neuriten und Dendriten, genauer gesagt, durch Neurofibrillen, welche in den Neuriten und Dendriten und innerhalb der Ganglienzellen verlaufen. Es kommt also hauptsächlich darauf an, wie die Zellen des nervösen Apparats

1) Apáthy, Das leitende Element des Nervensystems. Mitt. der zool. Station zu Neapel, 12. Bd., 1897; A. Bethe, Ueber die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen vom Menschen und anderen Wirbeltieren. Morph. Arbeiten, herausg. v. Schwalbe, 8. Bd., 1898.

Es scheint mir, dass die Beobachtungen von Bethe der Neuronenlehre nicht widersprechen, sondern zur Vervollständigung derselben dienen. Ich gehe daher nicht darauf ein, dass Bethe sich in einen gewissen Gegensatz zur Neuronenlehre gestellt hat (A. Bethe, Die anatomischen Elemente des Nervensystems und ihre physiologische Bedeutung. Biol. Centralbl., 18. Bd., 1898, S. 843 fg.). Ich verweise auf die Schrift von Hoche (Die Neuronenlehre und ihre Gegner, Berlin 1899), insbesondere auf die dort citierten Aeußerungen von Lenhossék und Efinger.

durch die Endbäumchen der Fortsätze im Neuropil verbunden sind und wie die Fibrillen verlaufen, welche in den Ganglienzellen von einem Endbäumchen einer Zelle zu einem andern Endbäumchen der Zelle gehen¹⁾. — Ueber die Entstehung der klonomen (ererbten) und enbiontischen (erworbenen) Bahnen lässt sich nun Folgendes sagen.

Es ist leicht begreiflich, dass sowohl die Verbindungen der Zellen durch die Fortsätze und Endbäumchen, als auch der Verlauf der Fibrillen in den Zellen schon in der Ontogenie sich ausbilden können, also schon durch die Vererbung bestimmt sein können. Die klonomen (ererbten) Bahnen und die daraus folgenden klonomen Thätigkeiten (Reflexe und Instinkte) sind also relativ leicht zu erklären. Es ist lediglich das gewöhnliche Geheimnis der ontogenetischen Entwicklung, an das wir uns schon so gewöhnt haben, dass es uns ganz vertraut erscheint. Wenn man sich nicht darüber wundert, dass ein bestimmter Nerv zu einem bestimmten Muskel geht, so erscheint es ebensowenig merkwürdig, dass ererbte Bahnen bestehen, durch welche es bewirkt wird, dass z. B. bei einem Kitzel in der Nase das Niesen erfolgt oder die Schmeißfliege durch den Geruch des Fleisches zur Ablage ihrer Eier veranlasst wird.

Die enbiontischen Bahnen sind nicht so einfach zu erklären wie die klonomen Bahnen. Es fragt sich, wie können im Leben des Individuums unter dem Einfluss neuer Eindrücke neue Bahnen sich ausbilden. Um die Erklärung einzuleiten mache ich zunächst darauf aufmerksam, dass manche klonome Thätigkeiten durch öftere Ausübung geläufiger werden, während andere von Anfang an mit vollendeter Geschicklichkeit ausgeführt werden. Wenn das Erstere zutrifft, also eine gewisse Einübung stattfindet, so ist die Erklärung darin zu suchen, dass die Bahn durch den Gebrauch verstärkt wird²⁾, also

1) Ich sehe hier davon ab, dass für den Verlauf des Vorgangs nicht allein die histologische Beschaffenheit der Bahn, sondern auch der physiologische Zustand der Bahn in Betracht kommt, also die physiologische Disposition. Z. B. wirkt der Anblick einer guten Speise auf einen Hungrigen anders als auf einen Satten. Selbstverständlich ist als Aenderung der Disposition auch die Ermüdung der Bahn zu nennen, welche die Leitungsfähigkeit herabsetzt. Sehr wichtig ist ferner die Erhöhung oder Herabsetzung der Disposition einer Bahn durch Neurokinesen auf anderen Bahnen, also, wie Goldscheider sagt, die „gegenseitige Beeinflussung der im Nervensystem ablaufenden Erregungen durch Bahnung (Exner's Bahnung) und Hemmung“. Krankhafte Abänderungen der Disposition ergeben die „Ueberempfindlichkeit und Unterempfindlichkeit der Neurone“ (siehe: A. Goldscheider, Die Bedeutung der Reize für Pathologie und Therapie im Lichte der Neuronlehre, Leipzig 1898).

2) Man kann sowohl für die Verstärkung der Neurofibrillen als auch für die Verdickung der Endbäumchen analoge Vorgänge anführen. Wie es von

die in Betracht kommenden Teile der Endbäumchen, sowie auch die durch die Zelle gehenden Verbindungsfibrillen der Endbäumchen unter dem Einfluss des funktionellen Reizes an Dicke zunehmen (Funktionelle Anpassung). Diese sehr naheliegende Hypothese¹⁾ ist nun der Ausgangspunkt für die folgende Hypothese, welche zur Erklärung der embiontischen Bahnen dienen soll.

Denken wir uns einen Komplex von Zellen, welche in mannigfacher Weise durch die Endbäumchen ihrer Fortsätze verbunden sind, und durch deren Zellkörper eine große Menge von Neurofibrillen hindurchgeht; diese Fibrillen mögen noch schwach ausgebildet und sehr fein sein, und in vielen Richtungen gehend sozusagen alle möglichen Kombinationen der Verbindung der Fortsätze erschöpfen; wenn ein Netzwerk feiner Fibrillen vorhanden ist, thut es dasselbe²⁾. Da nun mit dem Centralorgan zahlreiche Sinnesorgane in Verbindung stehen, welche verschiedenartige Reize aufnehmen, so werden fortwährend entsprechend den Reizen der Außenwelt einzelne Bahnen in Erregung versetzt. Diese Erregung zieht als funktioneller Reiz eine Verstärkung der betreffenden Bahn nach sich; es werden also einige der vielen feinen Neurofibrillen sich verdicken und auch einzelne Teile der Endbäumchen besonders kräftig werden³⁾. Insbesondere wird dies dann den Neurofibrillen in der Ganglienzelle angenommen wird, so verstärken sich die Muskelfibrillen in der Muskelzelle unter dem Einfluss des funktionellen Reizes. Die Endbäumchen können mit den Pseudopodien eines Rhizopoden verglichen werden; bei den Pseudopodien mancher Rhizopoden ist beobachtet, dass sie bei Berührung mit einem Nahrungskörper oder auf anderen passenden Reiz hin an Dicke zunehmen.

2) Bei Fig. 2 ist im Zellkörper ein Netzwerk feiner Fibrillen eingezeichnet. Wenn man dem Protoplasma der Zelle einen gewissen Grad von Leitungsfähigkeit zuschreibt, so kann man sich an Stelle dieses Systems schwacher Bahnen das Protoplasma selbst denken.

3) Ich habe diese Theorie im Wesentlichen schon in meiner früheren Publikation (1892) ausgesprochen: „Es ist wohl denkbar, dass die Fortsätze, welche die Ganglienzellen unter einander in Beziehung setzen, in Folge des durch die Erregung der Sinneszellen oder anderer Ganglienzellen erzeugten Reizes (also in direkter oder indirekter Folge von Sinneseindrücken) neue Verbindungen eingehen oder vorhandene Verbindungen verstärken (erworbene Bahnen)“. — Ich kann nun auf einen Ausspruch eines der berühmtesten Meister der Histologie verweisen: „Wenn man erwägt, dass die Neurodendren mit ihren Dendriten und Axonen während der Entwicklung des Nervensystems auch in nachembryonaler Zeit leicht nachweisbar in langsam fortschreitender Entwicklung begriffen sind, und ferner bedenkt, dass es in hohem Grade wahrscheinlich ist, dass je nach dem Grade der geistigen Entwicklung des Einzelindividuum auch die Ausbildung seiner Nerven-elemente anatomisch eine höhere oder niedere Stufe erreicht, so liegt der Schluss sicherlich nahe, dass auch beim Erwachsenen Weiterbildungen der angedeuteten Art (Entstehung neuer Verbindungen, Verlängerungen und Weiterausbreitung der Endigungen der Neurodendren) möglich sind; das wäre ein

der Fall sein, wenn dieselbe Reizkombination sich häufig wiederholt, also wenn dasselbe Objekt oder dasselbe Ereignis häufig zur Beobachtung kommt.

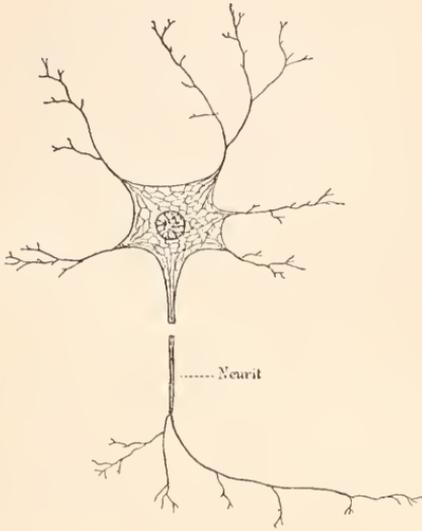
Eine derartige Theorie ist von manchen Autoren angedeutet, aber (soviel ich weiß) niemals anschaulich gemacht worden. Z. B. schreibt Wernicke in seinem Grundriss der Psychiatrie (Leipzig 1894, S. 21): „Wie soll man sich das Zustandekommen eines Besitzes an Erinnerungsbildern denken? Offenbar handelt es sich um die ganz besondere Eigenschaft des Nervensystems, dass es durch vorübergehende Reize dauernde Veränderungen erleidet; dieselbe äußert sich auch darin, dass die faradische Erregbarkeit eines Nerven durch häufige Faradisation gesteigert werden kann (Mann, Deutsches Archiv f. klin. Med. 1893). Derselbe Reiz wirkt später leichter, wenn er vorher öfter stattgefunden hat. Alles Lernen, alle Uebung beruht auf diesem Prinzip; Bahnen, die zuerst nur schwer gangbar sind, werden mit jeder neuen Uebung leichter gangbar, werden ausgeschliffen, wie man sich ausdrücken kann.“ — In demselben Sinne sagt Biedermann (Elektrophysiologie, 1895, 2. Bd., S. 503): Es sei bemerkt, dass Grund zu der Annahme vorliegt, dass jede im Centralnervensystem auf irgend einer Bahn ablaufende Erregung auf derselben Spuren hinterlässt, indem sie gewisse, immer schärfer hervortretende, molekulare Veränderungen dasselbst hervorruft, welche den abermaligen Ablauf von Erregungen längs derselben Entladungslinien mehr und mehr erleichtern, je öfter sich die betreffende Erregung wiederholt. — Auch Bethe hat sich in ähnlichem Sinne ausgesprochen. „Jede Erregung, welche dem Nerven-

Wandel, ein Amöbismus, der sich hören ließe und bei dem selbst eine negative Phase der Rückbildung nicht als unmöglich erschiene, wie eine solche wohl unzweifelhaft nicht nur im hohen Alter oft sich vorfindet, sondern mit großer Wahrscheinlichkeit bei Geisteskranken auftritt“ (v. Kölliker, Kritik der Hypothesen von Rabl-Rückhard und Duval, Ueber amöboide Bewegungen der Neurodendren. Sitzungsber. der phys. med. Ges. zu Würzburg, 1895, S. 42).

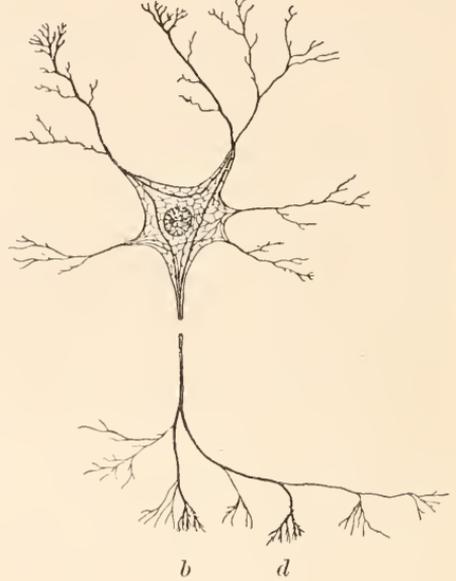
Es haben verschiedene Autoren die Endbäumchen der Neurone mit den Pseudopodien von Rhizopoden verglichen und auf die Möglichkeit der amöboiden Bewegung der Endbäumchen hingewiesen (Rabl-Rückhard 1890, Tanzi 1893, Lépine 1894, Duval 1895 u. a.), Manche dieser Autoren scheinen aber den Neuronen etwas zu viel Beweglichkeit zuzuschreiben. Insbesondere meint Duval, dass der Schlaf darauf beruhe, dass durch allgemeine Retraktion der Endbäumchen die Verbindungen zwischen den Neuronen aufgehoben würden. Er stützt sich auf die Beobachtungen von Demoor und Stefanowska, welche nach der Einwirkung von Morphium oder Aether oder nach starker elektrischer Reizung eine Retraktion der feinsten Seitenästchen der Endbäumchen und ein perlschnurartiges Aussehen der Zweige konstatiert haben; ferner auf unter seiner Leitung gemachte Versuche von Manouélian, welche bei Mäusen nach starker Ermüdung ähnliches ergaben (Mathias Duval, L'amoeboisme du système nerveux et la théorie du sommeil. Revue scientifique, 1898, Nr. 11, p. 321—331).

system zufließt, ist in Stande eine geringe Veränderung auf dem ganzen Wege zu hinterlassen, im peripheren wie im centralen Verlauf der Primitivfibrillen; kehrt derselbe Reiz ausgehend von demselben Objekt immer wieder, so hinterlässt er auf seinem Wege im Nervensystem eine merkliche Aenderung der Art, dass beim Wiederkehren desselben Reizes die Wahrnehmung sehr viel leichter anspricht als zuerst¹⁾.

Fig. 2.

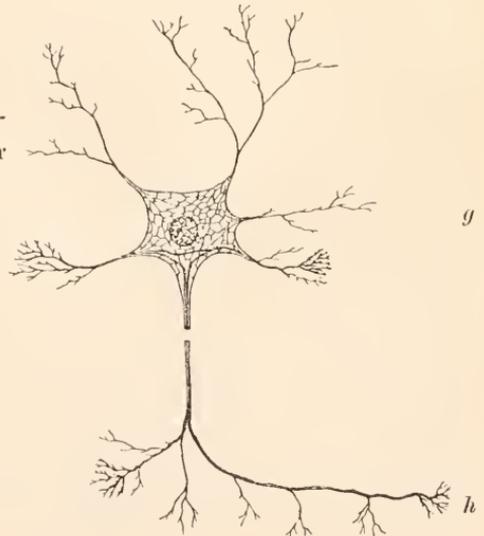


a c Fig. 3.



b d Fig. 4.

Fig. 2, 3 und 4. Schematische Darstellung der Bildung enbiontischer Bahnen im Centralnervensystem.



1) A. Bethe, Die anatom. Elemente des Nervensystems. Biol. Centralblatt, 18. Bd., 1898, S. 871.

Ich will nun meine Hypothese über die Entstehung embiontischer Bahnen an einem speziellen Beispiel klar und anschaulich machen. Fig. 2 sei eine Zelle im Spracheentrum eines jungen Papageis, welcher noch kein Wort sprechen kann. Die Endbäumchen an den Dendriten und am Neuriten sind dünn und schwach und in der Zelle ist ein Netzwerk feiner Fibrillen vorhanden (vergl. S. 12). Das Tier werde nun in ein Zimmer gebracht, in welchem gewöhnlich auf Anklopfen „Herein“ gerufen wird; der Papagei wird nun bald dieses Wort sprechen lernen und das Wort wird bei ihm mit dem Anklopfen assoziiert sein, so dass er gewöhnlich auf ein derartiges Klopfen mit diesem Worte antwortet. Der Lautkombination des Wortes muss eine Bahn entsprechen, ebenso dem oft gehörten Gehöreindruck des Anklopfens, und diese beiden Bahnen müssen verbunden sein, so dass der Gehöreindruck das Aussprechen des Wortes veranlasst. Denken wir die obenerwähnte Zelle gehöre einer dieser Bahnen an, sie enthalte z. B. einen Teil der Lautkombination des Wortes „Herein“. In Fig. 3 sind einige Neurofibrillen und einige Teile der Endbäumchen verstärkt gezeichnet¹⁾; bezeichnet man denjenigen Teil einer Bahn, welcher innerhalb eines einzigen Neurons geht, als Neuronstrecke, so erkennt man in der Figur die Neuronstrecken $a-b$, $c-d$ und $a-c$. Die Bahn des genannten Wortes mag also durch eine dieser Strecken repräsentiert sein, z. B. von der verstärkten Endverästelung a eines Dendriten zur verstärkten Endverästelung b des Neuriten gehen. — Denken wir dann, das Tier werde in seinen heimatlichen Tropenwald zurückversetzt, so wird es das gelernte Wort vergessen, aber vielleicht die Rufe dortiger Vögel erlernen. Daher sind in Fig. 4 die früheren Bahnen wieder schwach gezeichnet und sind neue Bahnen eingetragen; zwei andere Dendriten und zwei andere Aeste des Neuriten sind verstärkt gezeichnet und ebenso entsprechende Neurofibrillen im Innern der Zelle dargestellt (die Bahnen $e-f$, $g-h$ und $e-g$).

Selbstverständlich kann eine Zelle viel mehr Bahnen enthalten als in den obigen Figuren eingezeichnet sind; es zeigen ja eben die Figuren von Bethe, wie viele Neurofibrillen durch eine Zelle hindurchgehen (Fig. 1). Ferner bedenke man, in wie vielfachen Kombinationen die Zellen durch die Endbäumchen verbunden sein können. Daraus ergibt sich, dass schon in einer mäßigen Zahl von Zellen die Bahnen einer Menge verschiedenartiger Eindrücke vorhanden sein können. Bei Säugetieren entspricht der Grad des Verstandes der Größe der Großhirnrinde, also der Zahl der verfügbaren Zellen; ist das Großhirn gefurcht, so ist die Rinde sehr ausgedehnt und enthält

1) Der Deutlichkeit wegen habe ich die verstärkten Neurofibrillen ziemlich dick gezeichnet; das Bild wird genauer, wenn man sich an Stelle der dicken Neurofibrille ein Bündel feiner Neurofibrillen denkt, welche sich in die Dendriten und in das Neurit fortsetzen und in den Endbäumchen ausstrahlen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: [20](#)

Autor(en)/Author(s): Ziegler Heinrich Ernst

Artikel/Article: [Theoretisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie. 1-16](#)