Die wunderbare Tatsache, dass besondere Trägerzellen (Phorocyten in dieser) Weise im Dienste der Knospen stehen, war bekannt. Woher aber die Phorocyten stammen, wie sie ihr Geschäft vollführen und ihre weiteren Schicksale sind noch unbekannt. Um in diesen Fragen weiter zu kommen, habe ich *Doliolum Ehrenbergii* untersucht. Wie entstehen nun die Phorocyten? Zuerst habe ich geglaubt, dass es eigentümliche Mesodermelemente sind, die in besonderen Zellenhäufungen entstehen, welche letzteren an verschiedenen Stellen der Körperwand vorkommen und am ehesten mit Lymphdrüsen verglichen werden können. Die Zellen solcher Anhäufungen sind aber viel kleiner und kugelförmig. Das Rätsel konnte nur an Längsschnitten eines Stolos gelöst werden. Grobben hatte schon gezeigt, dass das innere Ende des Stolos (rosettenförmiges Organ), vom Hautepithel bedeckt, in eine becherförmige Einstülpung der Haut hineinragt. In dieser Weise steckt das genannte Ende des Stolos in einer aus einer ektodermalen Doppelwandung bestehenden Scheide (Fig. 3). In dieser Scheide entwickeln sich die in Frage stehenden Phorocyten. Sie stammen von ihrem Epithel ab und wandern frei nach außen.

Der Stolo verlässt die Scheide als eine lange Schnur, die sich in einer bestimmten Entfernung in einzelne Knospen zu teilen beginnt, aber schon vorher setzen sich die Phorocyten paarweise an sie an, und zwar derart, dass jedes Paar einer später entstehenden Knospe entspricht. Es kann wohl sein, dass die Abtrennung der Knospen durch die Phorocyten mechanisch beeinflusst wird. Eine sich abtrennende Knospe ist gewöhnlich von einer oder einem Paar Zellen versehen, welche sie mitschleppen und, wie gesagt, an einem bestimmten Orte fixieren. Nach der Fixierung sieht man den Kern des Phorocyten an der Fixationsstelle zwischen dem Epithel der Sohle und dem Boden liegen. Es verlängert sich, färbt sich stark und schwindet endlich ganz.

Alter und Tod.

Eine Theorie der Befruchtung.

Von Dr. A. Bühler,
Privatdozent und Assistent am anatomischen Institut zu Zürich.

Die morphologischen Vorgänge bei der Befruchtung dürfen heute als in ihren Hauptpunkten festgestellt gelten, seit O. Hertwig (20) für den Seeigel als das Wesentliche dabei die Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne zu einem Kernganzen aufgefunden hat und seine Beobachtungen durch van Beneden (3) für Säugetiere, durch Strassburger (42) für Pflanzen und seither von vielen andern weiter bestätigt worden sind. Der Nachweis, dass die Konjugation der einzelligen Lebewesen eine der Befruchtung bei den

Metazoen direkt analoge Erscheinung ist, konnte seit den grundlegenden Studien von Bütschli (12) speziell durch Maupas (37) und R. Hertwig (23) bis in Details hinein erbracht werden[1]) Alle diese Dinge sind in die Lehrbücher der betreffenden Disziplinen übergegangen und haben öfter in neuerer Zeit zusammenfassende Behandlung erfahren. Ich nenne hier von solchen Referaten die mehr allgemein biologisch gehaltenen von Boveri (7, 9) aus den Jahren 1891 und 1902 und von V. Häcker (17) von 1897, und das speziell die Tiere berücksichtigende von R. Hertwig (27) 1903 und von Waldeyer (44) vom gleichen Jahre. Ein ausführliches Eingehen auf diesen Punkt ist meinerseits also überflüssig.

Dagegen ist die Forschung nach der Bedeutung der Befruchtung und der damit eng zusammenhängenden Frage der Vererbung noch nicht über die Aufstellung von Theorien hinausgekommen. Auch hierin geben die aufgezählten Abhandlungen den heutigen Standpunkt des Problems wieder, und was speziell die Vererbung anbetrifft, sei zudem auf Weigerts Referat in den Schmidtschen Jahrbüchern (45) hingewiesen. Da indessen diese Fragen zum eigentlichen Thema meiner vorliegenden Arbeit gehören, muss ich auch die gegenwärtig hierüber bestehenden Anschauungen näher beleuchten.

Eine Befruchtungstheorie konnte natürlich erst von dem Moment an auf einigermaßen sicheren Boden gestellt werden, als die körperlichen Vorgänge bei diesem Phänomen gefunden waren. Ich darf darum mich auf diejenigen Ansichten beschränken, die nach unseren heutigen Kenntnissen noch haltbar sind und ihre Vertreter haben.

Durch die Befruchtung oder durch den verwandten Vorgang der Konjugation bei einzelligen Organismen entsteht in jedem Falle ein neues Individuum mit besonderen Eigenschaften aus der Vereinigung von zwei Organismen oder Teilen von solchen. Ebenfalls steht fest, dass dieses neue Individuum im Vergleich zu seinen Eltern eine gewisse Steigerung seiner Lebensenergie besitzt, sei es, dass es eine größere Widerstandsfähigkeit gegen äußere Schädlichkeiten hat als seine Eltern, sei es, dass es vermag, weiter zu leben, als dies seine Eltern können. Dieser letztere Umstand, der die häufigste Folge der Befruchtung ist, musste zu einem Erklärungsversuche führen, den man als Verjüngungstheorie bezeichnet: Der Organismus altert und stirbt, während in der Befruchtung ein neues, jugendliches Wesen sein individuelles Dasein beginnt. Das Endziel des Prozesses ist also, um mit Bergh (4) zu reden: „die

1) Seit die Befruchtungsvorgänge beim Malariaplasmodium bekannt geworden sind, besteht Grund zur Annahme, dass auch bei den Bakterien ein Analogon hierzu aufgefunden werde (vgl. hierüber MacCallum [34] und Koch [29]).

Vereinigung zweier Zellen (des Eies und des Spermatozoons) zum Zwecke der gegenseitigen Verjüngung und der Bildung eines neuen Individuums (oder neuer Individuen).“

Diese Anschauung hat viel Bestechendes, und ihr zum Beweise können die Versuche von Maupas (36) angeführt werden, der nachwies, dass Generationen von Protozoen altern und sterben, wenn sie an erfolgreicher Konjugation gehindert werden, und dass anderseits das Leben einer Kolonie auf eine weitere Reihe von Generationen durch Konjugation gesichert wird. Sie erhält auch eine Stütze durch die Tatsache, dass so viele Pflanzen und Tiere (sogar unter den Vertebraten Petromyzon) nur so lange leben, bis sie ihre Keimzellen gebildet und die Entwickelung einer neuen Generation gesichert haben. Der Eintritt in die Geschlechtsreife bedeutet für diese Lebewesen den Vorabend des Todes. Der Komplex der somatischen Zellen also altert und stirbt, und nur die Befruchtung befähigt die Keimzellen zu neuem Leben. Auch die Geschlechtszellen müssen dem Schicksal der Körperzellen verfallen, wenn ihnen nicht durch Vereinigung mit andern sozusagen frische Lebenskraft zugeführt wird, die ihnen ein Weiterleben ermöglicht. Das ist in nuce der Inhalt der Verjüngungstheorie.

Sie vermag indessen nicht alles zu erklären und hat zweifellos auch ihre angreifbaren Punkte. Als ihr Gegner ist Boveri (7, 9) aufgetreten. Er führt dagegen an, dass es Tiere und Pflanzen gibt, die sich, soweit unsere Kenntnisse reichen, unter Ausschluss der Befruchtung fortpflanzen, dass es z. B. Tiere gibt, von welchen männliche Geschlechtszellen unbekannt sind. Absolut stichhaltig ist dieser Einwand nicht, schon deswegen, weil unsere Kenntnisse von all diesen Dingen noch zu lückenhaft sind. Wie leicht können Pflanzen, die sich unter unseren Augen nur durch Knollen oder Ableger etc. forterhalten, unseren Enkeln Degenerationserscheinungen zeigen, und können bei Tierformen, von welchen zur Zeit die Männchen zu fehlen scheinen, später solche aufgefunden werden.

Aber auch wenn dies nicht eintreten sollte, liegt darin kein Grund, die Notwendigkeit einer Auffrischung der alternden Lebenskräfte durch die Befruchtung zu bestreiten. Die Befruchtung ist in der Welt der Organismen ganz allgemein verbreitet. Ich kenne keine Formengruppe von Pflanzen oder Tieren, wo sie fehlt; und bei einer Spezies, die sich rein ungeschlechtlich fortpflanzt, lässt sich häufig der Nachweis erbringen, dass der Verlust der geschlechtlichen Fortpflanzungsfähigkeit ein sekundärer Zustand ist (Kulturpflanzen). Wir dürfen demnach nicht mit Unrecht die Befruchtung und Verwandtes als einen ursprünglichen Vorgang, als Teil der allgemeinen Lebenserscheinungen ansehen, und ihr Fehlen als Ausnahmefall, der eine besondere Erklärung verlangt. Doch sei dem wie ihm wolle, für eine große Zahl von Organismen ist die

Befruchtung eine unumgängliche Notwendigkeit. Für diese gilt es, ihren Zweck festzustellen, und von diesem Standpunkt aus werden die Ausnahmen von der Regel ihre Erklärung finden müssen.

Ein anderer Einwand Boveris gegen die Verjüngungstheorie ist indessen nicht von der Hand zu weisen: die Geschlechtszellen sind keineswegs senile Produkte eines im Sterben liegenden Körpers, sondern die lebenskräftigsten Teile eines auf der höchsten Stufe der Entwickelung stehenden Organismus. Boveri sieht daher den Zweck der Befruchtung in der Qualitätenmischung, zu der auch nach Weismann (50) die Amphimixis führen soll.

Danach hatten ursprünglich die Fortpflanzungszellen für sich allein die Fähigkeit, den neuen Organismus zu produzieren. Um aber die im Kampf ums Dasein sich vorteilhaft erweisende Mischung der Eigenschaften verschiedener Individuen zu sichern, haben sich in ihnen Hemmungen gebildet, „und zwar so, dass diese Zellen zu zweierlei Arten (Eizellen und Samenzellen) spezialisiert werden, in der Weise, dass jede Art mit einer spezifischen Hemmung behaftet ist, so dass die eine genau das Supplement der anderen vorstellt. Diese Hemmung besteht beim Spermatozoon im Mangel an Protoplasma, beim Ei im Fehlen des Centrosoms. Diese Defekte sind nun nicht als Zeichen seniler Degeneration aufzufassen, sondern als freiwilliger Verzicht: die Geschlechtszellen wollen sich nicht allein entwickeln, sie wollen sich gegenseitig ergänzen müssen, um den Zweck der Befruchtung zu erfüllen: die Qualitätenmischung. „Die Vereinigung oder Verschmelzung von Ei- und Spermakern in der ersten Embryonalzelle ist für die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit von keiner Bedeutung . . . Ihre Vereinigung ist nicht die Bedingung, sondern der Zweck der Befruchtung (7).“

In diesen Ideen ist viel Richtiges enthalten, aber die letzte Antwort auf die Frage nach dem Wesen der Befruchtung geben sie nicht. Die angeführten morphologischen Hemmungen, die eine selbständige Entwickelung der Propagationszellen verhindern sollen, existieren bei den wenigsten Protozoen; und doch besteht auch bei ihnen die Notwendigkeit zur Vermischung zweier Zellen oder mindestens zum Austausch wichtiger Zellsubstanzen. Der Zwang hierzu muss also tiefer liegen. Und wenn Boveri sagt, dass dieser Zwang aus Anpassung an einen zur Regel gewordenen Gebrauch, durch Kopulation eine Mischung der Qualitäten verschiedener Individuen herbeizuführen, entstanden sei, so ist damit nur die Tatsache umschrieben, dass dadurch eine Qualitätenmischung erreicht wird und dass sich zur Sicherung der Befruchtung gewisse Einrichtungen herausgebildet haben. Die Frage nach dem Wesen dieser Vorgänge ist damit nicht gelöst. Das Problem, welcher Art

diese Qualitäten sind, wie sie im Elterorganismus sich bilden und im Nachkommen wirksam werden, bleibt unberührt.

Ein Prozess von so allgemeiner Verbreitung, so allgemein, dass bei seiner Unterlassung eine Erhaltung des organischen Lebens in seiner jetzigen Gestalt überhaupt unmöglich wird, hängt mit dem Leben selbst aufs Engste zusammen, ja er muss eine der Bedingungen des Lebens sein so gut wie der Stoffwechsel u. a. Es kann also die Befruchtung nur im Zusammenhang mit dem Leben überhaupt studiert werden, und ihr Verstehen ist nur aus dem Verständnis des Lebens möglich.

Diesen Erwägungen hat Bernstein (5) Rechnung getragen in seiner Theorie des Wachstums und der Befruchtung: Eine fundamentale Eigenschaft alles Lebendigen ist — den Stoffwechsel vorausgesetzt — das Wachstum. Es ist die Grundbedingung jeder Formgestaltung und Formveränderung, also auch der Fortpflanzung. Das Wachstum der lebenden Substanz (immer den Stoffwechsel als gegeben angenommen) würde ins Unbegrenzte gehen können, wobei es gleichgültig ist, ob die Substanz sich als einheitliche Masse weiter und weiter ausdehnt oder in Teile, z. B. in Zellen zerlegt wird. Mit dem Wachstum aber, ja durch dasselbe hervorgerufen und mit ihm zunehmend treten Hindernisse des Wachsens auf. Das sind äußere, wie Raumbeschränkung, Mangel an Zufuhr von Energien, von Licht, Wärme, Nährstoffen und innere, deren Natur uns noch unbekannt ist. Die letzteren zeigen sich darin, dass unter gleichbleibenden äußeren Bedingungen ein Organismus sein Wachstum schließlich einstellt, ja die Aufnahmsfähigkeit für äußere Energien überhaupt verliert, d. h. abstirbt. Es lässt sich das so formulieren, dass der lebenden Substanz eine das Wachstum fördernde und eine dasselbe hemmende Kraft innewohnt, von welchen die letztere in dem Maße zunimmt, wie jene ihrem Ziel sich nähert. Soll daher in der lebenden Substanz das Wachstum weiter gehen, so muss die Hemmung paralysiert werden, und das geschieht nach der Bernsteinschen Theorie durch die Befruchtung resp. Konjugation. Die Variabilität der lebenden Materie, die mit ihrem Wachstum auf Grund von Differenzen in den Einwirkungen der Außenwelt Platz greifen musste, bedingt eine Verschiedenheit der treibenden wie der hemmenden Kräfte. Erfolgt ein Zusammentreten von zwei Organismen (oder Teilen davon) derart, dass die treibenden Kräfte sich gegenseitig unterstützen und die Hemmungen sich aufheben, so muss eine Förderung des Wachstums daraus resultieren und umgekehrt. Es wird also diejenige Befruchtung die günstigsten Erfolge haben, bei welcher diese Bedingungen sich am meisten dem Optimum nähern; wo sie nicht erfüllt sind, kann von Weiterentwickelung d. h. von Fortpflanzung keine Rede sein. Solche Organismensysteme mussten im Laufe

der Stammesentwickelung untergehen; im Kampf ums Dasein konnte sich nur erhalten, was diese Forderung einer Verstärkung der wachstumsfördernden Kräfte und einer Verminderung der Hemmungen entsprach. Als Folge, nicht als Zweck der Befruchtung ergibt sich die Variabilität der Generationen.

Bernstein hat für seine Theorie den Stoffwechsel vorausgesetzt, ohne weder die treibenden noch die hemmenden Kräfte dazu in bestimmte Beziehung zu bringen. Welcher Natur die Hemmungen sind, die dem Wachstum und Leben schließlich ein Ende setzen und die durch die Konjugation resp. Befruchtung gehoben werden, darüber spricht er sich nicht aus. Und doch liegt vielleicht gerade im Zusammenhang der vitalen Kräfte mit dem Stoffwechsel und mit dem Austausch der Energien überhaupt der Schlüssel zum Verständnis der Befruchtung.

Einen Schritt vorwärts auf diesem Gebiete hat R. Hertwig (25, 26, 27) in seinen neuesten Arbeiten hierüber gemacht. Er verlangt vor allen Dingen, dass der Zweck der Befruchtung nicht vermengt werde mit einer häufigen aber nicht konstanten Folge derselben, mit der Entwickelungserregung. Diese letztere ist wie gesagt nicht untrennbar an die Befruchtung gebunden; denn wir kennen sowohl Entwickelung ohne vorausgegangene Befruchtung, die sogenannte ungeschlechtliche Fortpflanzung, als auch Befruchtung ohne nachfolgende Entwickelung, z. B. bei *Volvox* und *Actinosphaerion*. Die Notwendigkeit der Befruchtung ist eine Folge des Lebensprozesses. Die lebende Substanz leidet durch Abnützung; der Organismus ist zwar kompensationsfähig, aber nicht unbegrenzt. Er arbeitet mit Unterbilanz und muss sich schließlich erschöpfen; da bringt die Befruchtung wieder Regeneration, die ein neues Leben ermöglicht. Ist sie auch nicht die einzige Auffrischung der Lebensenergie, so ist sie doch von größter Bedeutung.

Man sieht, dass sich Hertwig darin an die Verjüngungstheorie anlehnt ohne die Fehler derselben zu akzeptieren. Bemerkenswert ist, dass er die Befruchtungsbedürftigkeit als eine notwendige Folge des Lebens selbst darstellt. Aber nun entsteht eine neue Frage: Was ist zu verstehen unter Abnützung der lebenden Substanz? wie kommt sie zu stande? wie ist es möglich, dass eine Vereinigung von lebender Substanz zweier Individuen eine solche Abnützung wett machen kann und günstigere Bedingungen zur Fortführung des Lebens schafft? Die Beantwortung dieser Fragen kann zugleich eine Bestätigung des postulierten Zusammenhanges der Befruchtung mit den übrigen Erscheinungen des Lebens geben.

Im folgenden soll der Versuch gemacht werden, auf Grund der gegenwärtigen Kenntnisse der in Frage kommenden Prozesse mit Unterstützung der auf anderen Wissensgebieten gewonnenen Errungenschaften diesen Problemen näher zu treten. Man wird

es bei dem Anatomen begreiflich finden, wenn ich meine Beispiele aus dem Tierreich wähle und mich vorzugsweise mit der Literatur auf diesem Gebiete befasse. In anderen Disziplinen, in Botanik, Chemie und Physik können meine Ausführungen für die betreffenden Fachmänner nur eine Anregung sein, dieselben auf ihren Wert zu prüfen, zu präzisieren und weiter auszubauen. Die hier niedergelegten Anschauungen sind eine Ausführung dessen, was ich seit vier Jahren in meinem Kolleg vorzutragen pflege.

* * *

Was geht nun ganz allgemein gesprochen bei der Vereinigung zweier Fortpflanzungszellen vor? Ein Gemisch von chemischen Körpern mit bestimmten chemisch-physikalischen Eigenschaften, das einen bestimmten Komplex von Energien darstellt, vereinigt sich mit einem anderen Gemenge chemischer Körper, das ihm zwar sehr ähnlich, doch nicht identisch, nicht absolut gleich ist, dessen Energien also qualitativ und quantitativ von ersterem differieren. Die Erklärung, ob und wie dieser elementare Prozess zur Steigerung der vitalen Energie beiträgt, lässt sich zur Zeit aus den bei der Befruchtung bekannten Vorgängen nicht erschließen. Doch verspricht vielleicht die Frage Erfolg, ob durch die Befruchtung in der lebenden Materie etwas bewirkt wird, dessen Fehlen den Tod zur Folge haben müsste.

Diese Frage ist mehr oder weniger präzis schon öfter erhoben worden. Sie ist im Grunde auch in der Verjüngungstheorie enthalten und ist, wie ich oben gezeigt habe, von R. Hertwig ebenfalls erörtert worden. Sie hat auch Sachs (40) vorgeschwebt, als er über die Fortpflanzungszellen männlichen und weiblichen Charakters schrieb: „Verschiedenheit der Form deutet immer auf Verschiedenheit der materiellen Substanz . . . Die Befruchtung besteht darin, dass ihrer Substanz (der Eizelle oder der Gameten) etwas zugeführt wird, was ihr bisher fehlte, dessen sie aber zur Weiterentwickelung bedarf.“ Die Frage ist nicht neu, die Antwort aber steht noch aus. Wollen wir auf dem bezeichneten Wege die Antwort suchen, so müssen wir in erster Linie die Frage nach dem Wesen des Todes prüfen.

Es liegt in der Natur der Sache, dass sich seit den ältesten Zeiten der Wissenschaft die größten Geister wie mit dem Anfang des Lebens so auch mit seinem Ende beschäftigt haben und dass trotz alledem eine Lösung dieses Rätsels noch nicht gegeben wurde. Für unser vorliegendes Thema kann natürlich nur die biologische Seite des Problems interessieren, und darum kann ich aus der vielseitigen Literatur über diesen Gegenstand nur das herausgreifen, was auf biologischem Gebiete von Bedeutung ist.

Um mit Goette (16) zu beginnen, so ist die Ansicht dieses Autors in kurzer Fassung folgende: Ausgehend von der Beobach-

tung, dass bei einer großen Zahl von Lebewesen unmittelbar nach der Reifung ihrer Geschlechtsprodukte der Tod eintritt, schließt er, dass die Ausscheidung dieser Zellen den Körper derart in seinen vitalen Funktionen schädigt, dass ein Weiterleben zur Unmöglichkeit wird. Als Anpassung an die Gesamtentwickelung sind diejenigen Fälle zu betrachten, in welchen der Tod nicht die direkte Folge der Eliminierung der Fortpflanzungszellen aus dem Körper ist, wo aber der letztere durch diesen Prozess so angegriffen wird, dass mit diesem Momente Altersveränderungen beginnen, deren Ende der Tod ist. Der Tod ist also die unvermeidliche Folge der Fortpflanzung, und dieser Satz gilt für die einzelligen Organismen wie für die Mehrzelligen.

Dem ist zunächst von Weismann (48) entgegengehalten worden, dass das, was Goette für eine dem Tod der Metazoen analoge Erscheinung ansah, nämlich die Encystierung von Protozoen, nicht als Tod betrachtet werden darf; denn der Tod ist der unwiderbringliche Verlust des Lebens. Man wird Weismann in diesem Punkte recht geben müssen. Aber auch in einer anderen Beziehung kann ich Goette nicht beipflichten: die Altersinvolutionen, die zum Tode führen, sind nicht durch die Ausstoßung der Geschlechtsprodukte hervorgerufen, sondern, wie sich zeigen wird, im Lebensprozess selbst begründet. Der Tod ist auch solchen Individuen gewiss, die gar keine Fortpflanzungszellen bilden, und unter den Wirbeltieren sterben manche Formen (*Protopterus*, einige Amphibien) gerade dann, wenn ihnen die rechtzeitige Eiablage unmöglich wird. Dagegen soll hier konstatiert sein, dass Goette bestimmt für die Naturnotwendigkeit des Todes eintritt.

Einen anderen Standpunkt nimmt Weismann (46, 48) ein. Nach ihm ist der Tod nichts Ursprüngliches, mit dem Leben untrennbar Verknüpftes, sondern Anpassungserscheinung. Denn ein natürlicher Tod fehlt den einzelligen Organismen, seinen Homoplastiden. Diese Anschauung wurde auch von Bütschli (13) und Cholodkowsky (14) vertreten. Der letztere Autor erklärt sich dies so, dass in einem mehrzelligen Organismus der „Kampf der Teile im Organismus“ schließlich zur Vernichtung des Individuums führen müsse, während bei einzelligen Lebewesen dieser Faktor wegfällt. Bütschli meint eine Art „Lebensferment“ annehmen zu müssen, das sich allmählich abnutzt, in den Fortpflanzungszellen und den Protozoen aber stets neu hervorgebracht wird. Es wird sich weiter unten zeigen, dass in diesen beiden Anschauungen ein richtiger Kern enthalten ist.

Weismann stellt die Ansicht auf, dass die einzelligen Wesen die ursprüngliche potentielle Unsterblichkeit beibehalten haben, während bei den vielzelligen mit der Differenzierung der Körperzellen nach verschiedenen Richtungen diese Eigenschaft aufgegeben

wurde. Bei letzteren lebt das Individuum so lange, als für die Sicherung der Nachkommenschaft notwendig ist, und stirbt hernach, auch wieder im Interesse der Erhaltung der Art; denn ein unbegrenztes Weiterleben der alten, durch das Leben geschädigten Organismen müsste dem Gedeihen einer jungen Generation hinderlich sein. Darum ist dem Ersatz verbrauchten Baumaterials von vornherein ein Ziel gesetzt, indem die Vermehrungsfähigkeit der Körperzellen auf ein bestimmtes, in weiten Grenzen schwankendes Maß beschränkt ist. Nur die Fortpflanzungszellen haben die ursprüngliche potentielle Unsterblichkeit bewahrt, denn sie enthalten wie die einzelligen Organismen das intakte Keimplasma. Welche Rolle Weismann dem Keimplasma in der Vererbung zuschreibt, darf als in den Hauptpunkten bekannt vorausgesetzt werden. Da diese Frage nicht zum eigentlichen Thema meines Aufsatzes gehört und darum nur kurz gestreift wird, müsste ein Eingehen auf diese Theorien Weismanns (47, 49, 51) zu weit führen.

Weismanns Ideen über die Bedeutung des Todes für die Welt der Organismen gebe ich als wohlbegründet zu, wie es auch meinen Anschauungen entspricht, dass die beschränkte Vermehrungsfähigkeit der Körperzellen mit Schuld trägt an dem Untergang des Individuums. Ein anderer Punkt aber bedarf der Korrektur: Der Satz von der potentiellen Unsterblichkeit der Protozoen kann seit den Untersuchungen von Maupas (36) nicht mehr aufrecht gehalten werden. Dieser Autor hat an einer großen Reihe von ciliaten Infusorien nachgewiesen, dass Kolonien solcher Tiere, wenn keine Konjugation eintritt, trotz der günstigsten äußeren Bedingungen der Degeneration und dem Untergang verfallen, vor welchem sie nur rechtzeitige, erfolgreiche Konjugation[1]) zu retten vermag. Es kennen also auch diese Lebewesen ein Altern und einen Tod, der nicht durch äußere Bedingungen herbeigeführt wurde, sondern der natürliche Ablauf der Lebensvorgänge ist. Es wird dadurch also allen Theorien, welche wie die von Weismann auf der Annahme von der Unsterblichkeit einzelliger Wesen fußen, der Boden entzogen. Auch für die einzelne Fortpflanzungszelle besteht die Notwendigkeit des Todes wie für jede andere Zellart. Sie kann als solche nicht lange existieren, und nur aus ihrer Vereinigung mit einer Fortpflanzungszelle von anderem Charakter entsteht ein lebensfähiges Produkt, ein neues Individuum. An der prinzipiellen Gültigkeit dieses Satzes können die seltenen Ausnahmen der Parthenogenesis nichts ändern; ich werde auf diesen Punkt noch zurückkommen. Das Individuum, das aus zwei Fortpflanzungszellen

1) Die Bedingungen für eine erfolgreiche Konjugation sind nach Maupas: 1. Mangel an geeigneter Nahrung; 2. Reife der Individuen, d. h. Entfernung derselben durch eine bedeutende Zahl von Generationen von der letzten Konjugation; 3. Möglichkeit der Kreuzung zwischen nicht zu nahe verwandten Individuen.

hervorgegangen ist, kann nicht identifiziert werden mit einer einzelnen von denselben, es ist ein neuer Körper, der nur die Substanzen der beiden enthält. So sind weder Natrium noch Chlor als solche luftbeständig, wohl aber ist es ihre Verbindung, das Natriumchlorid. Es wird nun niemand behaupten wollen, dass durch den Zusatz von Chlor das Natriummetall luftbeständig geworden sei; denn das Produkt ist weder Natrium noch Chlor, sondern ein neues chemisches Individuum, und ebenso verhält es sich mit den beiden Keimzellen. Doch darin hat Weismann (46) Recht: „Es besteht eine vollkommene Kontinuität des Lebens.“ So gut wie in der anorganischen Welt ein chemischer Prozess den anderen ablöst und nur auf dem Boden vorausgegangener chemischer Prozesse stehen kann, so auch in der Welt des Lebendigen.

Ist also der Tod eine allen Formen der Lebewesen zukommende Erscheinung, so muss er als notwendige Folge des Lebensprozesses selbst aufgefasst werden. Dies tut auch Bernstein (5), dessen Theorie ich bereits erwähnte. Die gleiche Ansicht teilt R. Hertwig (26), der das Ende des Lebensprozesses ebenfalls für eine notwendige, direkte Folge desselben ansieht.

Das ist auch mein Standpunkt. Die Existenz eines physiologischen Todes, also das Aufhören der vitalen Funktionen für den Einzelorganismus wird mit Bezug auf die Metazoen niemand im Ernste bestreiten können. Zwar gibt es unter den Pflanzen Individuen — ich erinnere an den Weinstock —, die ein relativ sehr langes Leben haben, das durch die Kunstgriffe der Kultur auch ohne Dazwischentreten der Befruchtung anscheinend ins Unendliche ausgedehnt werden kann. Trotzdem kann es nicht zweifelhaft sein, dass auch dem Weinstock kein ewiges Leben beschieden ist, sondern ihm wie allen seinen Verwandten ein natürlicher Tod gesetzt ist. Nachdem Maupas gezeigt hat, dass auch eine Generation von Protozoen, die nach ihm einem Metazoenindividuum gleichzusetzen ist, ihr natürliches Ende finden muss, sind wir nicht mehr berechtigt, irgend eine Form von Lebewesen für unsterblich zu halten. Das wird des Bestimmtesten bewiesen durch die Erscheinungen des Alters, die nirgends fehlen, auch beim Weinstock und den Infusorien nicht. Sie sind nichts anderes als ein langsames Schwächerwerden der Lebenserscheinungen, ein Prozess, der beim Fortschreiten schließlich auf dem Nullpunkt des Lebens, beim Tode anlangen muss.

Von den Erscheinungen des Alterns ausgehend, werden wir also einer Erklärung des Todes näher kommen. Ist das Altern eine allgemeine Eigenschaft des lebendigen Organismus, ist es eine direkte Folge, eine unabänderliche Konsequenz des Lebensprozesses, so gilt das Gleiche auch vom Tod.

Welches sind nun die Erscheinungen des Alters?

Es ist bekannt, dass je jünger ein Individuum ist, um so intensiver bei sonst gleichen Verhältnissen auch seine Lebensäußerungen sind. Am offenkundigsten ist dies für die Zellvermehrung, die allgemein genommen um so lebhafter ist, je jünger der Organismus ist. Dieselbe ist in den ersten Jugendstadien weit größer, als zur Erhaltung des Körpers auf einer bestimmten Entwickelungsstufe notwendig ist: der Organismus wächst. Aber das Wachsen wird langsamer und langsamer und hört schließlich ganz auf. Dieses Stadium wird von den verschiedenen Lebewesen in sehr verschiedenen Zeiträumen erreicht; doch wenn auch speziell bei manchen Pflanzen das Wachstum schier unbegrenzt erscheint, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dasselbe in jedem Falle sein Ende findet. Damit ist gesagt, dass die Zellvermehrung derart abgenommen hat, dass eine Überproduktion nicht mehr stattfindet; dieselbe reicht eben noch aus zur Erhaltung des erlangten Entwickelungszustandes. Und das geschieht gerade zu einer Zeit der günstigsten äußeren Lebensbedingungen; denn mit wenigen sekundären Ausnahmen steht zweifellos das ausgewachsene jugendliche Individuum auf der höchsten seiner Art erreichbaren Stufe der Entwickelung. Es ist am besten im stande, sich die ihm von der Außenwelt gebotenen Vorteile zu Nutze zu machen und schädigende Einflüsse zu bekämpfen. Wenn trotzdem die frühere Überproduktion von Zellen sistiert, so kann es dafür nur innere Gründe geben.

Nach Beendigung des Wachstums — ich erinnere nur an den Menschen — ist die Zellvermehrung vorläufig noch genügend, um den Abgang an Zellen zu decken, die in ihren Funktionen als Oberflächenepithelien, als Drüsenelemente, als Blutkörperchen etc. untergegangen sind; sie kann auch Verluste, die wir als pathologische Schädigungen bezeichnen, paralysieren. Hat indessen die Reichlichkeit der Zellproduktion bis zur Gewinnung der Maximalgröße eines Individuums stetig abgenommen, so lässt sich schon theoretisch ihre Verminderung auch weiterhin voraussetzen. Dass dies tatsächlich zutrifft, wird vor allem bewiesen durch die Pathologie, welche zeigt, dass die Regenerationsfähigkeit der Gewebe mit steigendem Alter mehr und mehr schwindet. Zwar ist es wünschenswert, dass exakte Tierexperimente, die speziell die Erforschung dieser Erscheinung zum Ziele haben, weiter ausgedehnt werden; doch können wir diese unsere Behauptung immerhin auf einige sichere Beobachtungen stützen. Vollständig ausgebildete Amphibien, besonders die Urodelen, besitzen bekanntlich in vergleichsweise hohem Grade die Fähigkeit, verloren gegangene Körperteile zu ersetzen, doch geht die Regenerationsmöglichkeit nicht über den Ersatz relativ kleiner Organteile hinaus. Im Gegensatz dazu vermögen die gleichen Tiere, wenn der Untergang entsprechen-

der Körperabschnitte in den frühesten Entwickelungsstadien erfolgte, große Partien des Leibes, ja eine volle Hälfte desselben vom intakt gebliebenen Material aus zu erzeugen, wie die Versuche von Roux (39), von Enders (15), von Herlitzka (19) u. a. lehren. Man mag hier entgegenhalten, dass es sich in diesen Fällen um das noch nicht differenzierte Material der ersten Embryonalzellen handle: Tatsache ist, dass dabei von einer ersten Furchungskugel das gebildet wird, was im regulären Entwickelungsgang aus beiden zusammen entsteht.

Im gleichen Sinne müssen Versuche von Zahn (53) gedeutet werden. Bringt man Knorpelstücke von Embryonen (Kaninchen) in die Blutbahn eines Tieres derselben Art, so sind sie im stande, zu Chondromen von beträchtlichem Umfange auszuwachsen; versucht man das Gleiche mit postembryonalem Knorpel, so folgt auf kümmerliche, vorübergehende Ansätze zu Wucherungen der baldige Untergang dieser Fremdkörper. Es besitzen also die Knorpelzellen der jüngeren Entwickelungsstadien eine bedeutend größere Energie des Wachstums und der Vermehrung als später: vermögen sie erst auch im fremden Körper zu gedeihen und zu wuchern, so können sie dies im ausgetragenen Tiere nur noch in dessen eigenem Leibe und verlieren schließlich im erwachsenen Individuum die Fähigkeit, sich weiter zu vermehren.

Ganz allgemein bekannt ist die Abnahme der Regenerationsfähigkeit älterer Gewebe beim Menschen, wo sie von großem praktischem Interesse ist. Wunden alter Leute heilen bei ganz gleichen äußeren Verhältnissen langsamer und unvollkommener als solche bei jungen Menschen. Das erkennt man am leichtesten an denjenigen Geweben, welchen auch physiologisch eine große Fähigkeit zu regenerieren innewohnt: am Epithel und am Knochen. Epitheldefekte überhäuten bei Greisen schwer, bei Knochenbrüchen bleibt die Heilung oft ganz aus. Gerade beim Knochen zeigt sich das physiologische Alter auch deutlich in dem relativ höheren Gehalt anorganischer Stoffe. Seine alternden Zellen sind wohl noch im stande, ihre sozusagen sekretorische Funktion der Aufnahme und Einlagerung von Kalksalzen zu erfüllen; ihre mehr Lebensenergie erfordernde Aufgabe, neues Zellmaterial zu produzieren und organische Zwischensubstanz hervorzubringen, hat relativ stärker gelitten. Daher rührt die Verschiebung des Verhältnisses im Gehalt organischer und unorganischer Stoffe zu Ungunsten der ersteren.

Ganz ähnlich ist es mit der Haut. Das Welken der Greisenhaut bietet ein bekanntes Beispiel hierfür, wenn es auch nicht ausschließlich auf Veränderungen der Epidermis beruht. Während des ganzen Lebens sterben Zellen der Oberhaupt ab durch Verhornung und stoßen sich mit der Zeit vom Körper los. Zellproduktion in den tieferen Schichten des Epithels sorgt für Ersatz.

Der Nachschub neuer Zellen vermindert sich indessen im Alter im Vergleich zu den ersten Lebensjahren, und es ist theoretisch der Zeitpunkt vorauszusehen, in welchem eine Zellvermehrung im Stratum germinativum der äußeren Haut aufhört. Geht dabei die Verhornung und Abschuppung an der Oberfläche unverändert weiter — es ist kein Grund, anzunehmen, dass auch sie aufhören sollte —, so muss der Prozess schließlich zum Absterben der ganzen Epidermis führen. Wir sehen also an der Haut dasselbe, was Maupas an seinen Infusorienkolonien fand: nach einer Reihe von Zellgenerationen lässt die Vermehrung und die Lebensenergie überhaupt nach und müsste endlich ganz erlöschen. Wir konstatieren also an einem Organsystem des Körpers ein physiologisches Alter, dessen Ende der Tod sein muss.

Führt nun auch physiologischerweise das Altern der Oberhaut kaum bis zum natürlichen Tod derselben — denkbar ist eine primäre idiopathische Gangrän der Epidermis recht wohl — so kennen wir von anderen Körperorganen das Aufhören der Funktion während des Lebens, also ihren physiologischen Tod genau. Es sind das die Geschlechtsdrüsen.

Die männliche Keimdrüse erhält bei ihrer Entstehung eine gewisse Summe von Ursamenzellen. In der Periode der Geschlechtsfunktion bilden sich aus diesen primären Keimzellen einerseits Milliarden von fertigen Geschlechtszellen, die Spermatosomen, anderseits weitere Reihen von Spermatogonien. Die Produktivität der männlichen Geschlechtsdrüse dauert bei manchen Tieren, so auch beim Menschen, viele Jahre lang fort. Sie findet ihr Ende, wenn nach einer großen Zahl von Generationen die Teilungsfähigkeit der Samenmutterzellen erlischt. Es scheint, dass, abgesehen von Krankheit oder Inaktivitätsatrophie des Hodens, dieser Zustand um so eher eintritt, je exzessiver in relativ kurzer Zeit die Tätigkeit der Keimdrüse gesteigert wird. In jedem Falle kommt es schließlich zum Untergang der spezifischen Substanz des Hodens, i. e. zum funktionellen Tod des Organs.

Ganz ebenso verhalten sich die weiblichen Geschlechtsdrüsen (11). Bei niedriger stehenden Wirbeltieren produziert das Ovarium periodisch eine große Anzahl von Eiern, die, sei es durch Ausstoßung aus dem Eierstock, sei es durch den interessanten Prozess der physiologischen Atresie dem Organe verloren gehen. Diejenigen Partien der Drüse, welche Bildner und Träger einer Eigeneration waren, verfallen der Rückbildung und andere Abschnitte des Eierstockparenchyms wachsen an ihrer Stelle und lassen neue Geschlechtszellen hervorgehen. Aber „mit der Degeneration vermag die Regeneration nicht Schritt zu halten, und über kurz oder lang behauptet schließlich erstere allein das Feld“ (11, I). Das Organ hat aufgehört zu funktionieren.

Dies gilt vor allem auch für das Ovarium des Menschen. Sein Eierstock erhält bei der Bildung eine beschränkte Zahl von Ureizellen, die sich nach und nach zu reifen Eiern entwickeln. Der weitaus größte Teil aber des primär angelegten Eimaterials geht unreif im Ovarium zu Grunde. Die notwendige Folge ist, dass beim Mangel jeglichen Nachschubes von Ureiern in absehbarer Zeit, d. i. beim Eintritt der Menopause, der Vorrat an Eimaterial aufgebraucht ist; das Organ ist unfähig, weiter zu funktionieren, es ist seiner eigentlichen Bedeutung abgestorben.

Den gleichen Prozess konnte ich am Nervensystem beobachten (10). In früher Entwickelungsperiode wird für dasselbe eine bestimmte Summe von Bildungsmaterial ausgeschieden, aus welchem die Nervenzellen entstehen. Eine Vermehrung oder Neubildung solchen Materiales findet im funktionierenden Organe während des postembryonalen Lebens — für Amphibien und höhere Wirbeltiere wenigstens ist dies sichergestellt — nicht mehr statt. Doch gelang es mir, gerade bei diesen Tieren, speziell bei Kröte und Kaninchen, einen physiologischen Untergang wohldifferenzierter Ganglienzellen nachzuweisen. So gering auch verhältnismäßig die Zahl solcher degenerierender Nervenzellen ist, so muss es doch beim Fehlen eines ausreichenden Ersatzes zu einer Schwächung und — genügend langes Leben vorausgesetzt — endlich zum Untergang des ganzen Nervensystems kommen.

Ein individuelles Leben eines Organismus, dem ein unentbehrliches Körpersystem, wie das Nervensystem bei den genannten Tieren, fehlt, ist ausgeschlossen. Es wird also das Altern und Absterben dieses Systemes mit eine Ursache dafür abgeben, dass der ganze Organismus untergeht. So würde eine funktionelle Degeneration der Sympathikuszellen in der Weise, wie dies für die Spinalganglien nachgewiesen ist, zum Verständnis somatischer Alterserscheinungen vieles beitragen. Die geschwächte Funktion des Greisengehirnes ist demnach eine Folge von Altersdegeneration dieses Organes und zugleich ein Beweis für ihr Vorkommen.

Von anderen Organsystemen sind die physiologischen Altersveränderungen noch weniger genau studiert worden; ihre Erforschung ist auch z. T. deswegen mühevoll, weil es schwer ist, den natürlichen Ablauf der Lebenserscheinungen von krankhaften Prozessen zu unterscheiden, und weil eine große Zahl von Parallelvorgängen dabei ineinander spielen. Indessen ist zweifellos die Abnahme der Muskelkräfte eine physiologische Erscheinung, und das Gleiche gilt vom Altersausfall gesunder Zähne. Es bietet ja doch der Zahnwechsel in der Jugend ein Analogon, dem man bestimmt nichts Pathologisches nachsagen kann; der Unterschied besteht nur darin, dass der Greis nicht mehr die Möglichkeit hat, neue Zähne zu bilden. Und wo uns auch bei manchen Organen

eine Altersdegeneration nicht direkt auffällig erscheint, eine Form des Alterns zeigen doch alle: sie haben eine Grenze des Wachstums.

Man könnte mir als Widerspruch auf meine Deduktionen die Erscheinungen der Regeneration entgegenhalten. Es kann unbeschadet der oben auseinandergesetzten Ansichten zugegeben werden, dass eine große Formenzahl von Lebewesen im stande ist, einzelne Teile in einem fast unbegrenzt scheinenden Maße wieder und wieder neu zu produzieren. Das hängt zusammen mit anscheinend unendlicher Lebensdauer einiger Organismen, wofür ich schon oben als Beispiel den Weinstock genannt habe. Aber gerade bei Betrachtung der Bedingungen der Regeneration zeigt sich eine Einschränkung dieser scheinbar unbegrenzten Produktivität. Wo eine Regeneration von Körperteilen eintreten soll, muss ein störender Eingriff vorausgegangen sein. Reproduktion eines Organes tritt nur nach Verlust desselben ein. Durch ein solches Ereignis wird der normale Entwickelungsgang gestört, es werden neue Reize gesetzt, die bildungsfördernd wirken. Ein derartiger neuer Antrieb ist auch notwendig; denn vor dem gewaltsamen Eingriff war die Ausbildung des betreffenden Organes vollendet, oder wäre, wenn es sich um ein unausgewachsenes Individuum handelt, innerhalb der natürlichen Wachstumsgrenzen beendet worden. Auch die Regeneration geht in ihrem definitiven Resultat nicht über die Größe hinaus, die das primäre Organ erreichen konnte, ja sie bleibt gewöhnlich dahinter zurück. Jedenfalls lässt sich trotz weitgehendster Regenerationsfähigkeit doch stets eine natürliche Beendigung des Wachstums konstatieren, und wo überall nach dem physiologischen Stillstand der Entwickelung eine Neubildung auftritt, ist wie bei der Regeneration ein besonderer Anreiz vorausgegangen.

Wenden wir das Gesagte auf den Weinstock an, so kommen wir zu denselben Schlüssen. Das einzelne Individuum altert, wie sich wenigstens in unserem Klima an der Verminderung der Ertragsfähigkeit und Widerstandsfähigkeit gegen Witterungseinflüsse zeigt. Um dem zu begegnen, setzt bekanntlich der Weinbauer durch Schaffung von Ablegern, Pfropfreisern etc. neue Entwickelungsreize, die ein Weiterbestehen des Individuums als Ganzes oder in einzelnen Teilen ermöglichen. Dass auch ohnedies die Lebensdauer der Rebe besonders in ihren Teilindividuen eine sehr ausgedehnte ist, spricht keineswegs gegen die Tatsache, dass das Altern eine allgemeine Eigenschaft des Lebendigen ist; und da die Regenerationsfähigkeit überall, wo sie speziell darauf geprüft wurde, nicht ins Ungemessene ging, sondern eine Abnahme und ein Erlöschen erkennen lässt, haben wir das Recht, zu behaupten, dass sie auch da eine Grenze hat, wo sich dieselbe bis jetzt noch nicht gezeigt hat.

(Schluss folgt.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Bühler A.

Artikel/Article: Alter und Tod. Eine Theorie der Befruchtung. 65-79