Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

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

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27. Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXIX.

15. Juli 1909.

№ 14.

Inhalt: Demoll und Strohl, Temperatur, Entwicklung und Lebensdauer. — Mordwilko, Über den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten (Fortsetzung). — Weismann, Charles Darwin und sein Lebenswerk. — Müller-Pouillet's Lehrbuch der Physik.

Temperatur, Entwicklung und Lebensdauer.

Von Dr. R. Demoll (Gießen) und Dr. J. Strohl (Zürich).

In Pflüger's Archiv veröffentlichte kürzlich Jacques Loeb (1) Versuche über den Temperaturkoeffizienten der Entwicklung und Lebensdauer beim Seeigeelei, an deren Resultate er interessante biologische Schlüsse glaubt knüpfen zu können.

Bekanntlich hat van t'Hoff für chemische Reaktionen die Regel aufgestellt, dass bei einer Temperatursteigerung um 10° die Ablaufgeschwindigkeit chemischer Reaktionen eine Verdoppelung bei Verdreifachung erfährt. Diese Formel hat ihre Bestätigung nicht nur für enzymatische Prozesse im chemischen Laboratorium gefunden, sondern ist auch für die Organismen als gültig erklärt worden¹⁾. Eine erste Bestätigung ergab sich aus den Untersuchungen von Clausen (2), welcher für je 100 g Lupinenkeimlinge, Weizenkeimlinge und Syringablüten die in 1 Stunde unter verschiedenen Temperaturen abgegebenen CO_2 -Mengen ermittelt hatte. Versuche bei 20° ergaben eine $2\frac{1}{2}$ mal größere CO_2 -Abgabe als solche bei 10° , mit anderen Worten, der einem Temperaturintervall von 10° entsprechende Quotient Q_{10} beträgt für gedachte CO_2 -Ab-

1) Vgl. hierzu R. Hoerber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig, W. Engelmann, 2. Aufl., 1906.

gabe im Mittel 2,5. Dieser Quotient gilt allerdings nur für das, augenscheinlich innerhalb der „Behaglichkeitsgrenze“ der Pflanze gelegene Intervall 10—20°. Weiterhin nimmt der Quotient andere Werte an und oberhalb 40° scheint sogar umgekehrt eine Herabsetzung der Reaktionsgeschwindigkeit stattzufinden. Mit diesen Abweichungen beschäftigte sich vor einiger Zeit an dieser Stelle Professor Jost (3) und suchte sie zu erklären auf Grund vortrefflicher Versuche (ebenfalls über CO₂-Produktion und Atmung der Pflanzen) von Miss Gabrielle Matthaei.

Aber auch von zoologischer Seite kamen Bestätigungen. So wurde ein ähnlicher Quotient von Cohen aus Versuchen Oskar Hertwig's (4) über die Entwicklungsgeschwindigkeit der befruchteten Eier von *Rana fusca* und *R. esententa* berechnet. Sogar besonders auf diesen Punkt hingerrichtet sind die auf Anregung Abegg's (5) von Peter (6) angestellten Versuchsreihen an Seeigel-eiern, für welches Material schon früher Driesch (7) in einem Anhang seiner entwickelungsmechanischen Studien die beschleunigende Wirkung der Wärme auf die Entwicklung festgestellt hatte. Die Versuche waren von Hertwig und Peter so angestellt, dass gewisse leicht erkennbare Entwicklungsstadien wie Gastrulation, Anfang der Mesenchymbildung etc. ins Auge gefasst und deren rascheres oder langsamerer Auftreten in verschieden temperierten Kulturen verglichen wurden. Für die Entwicklung von Fischeiern berechnete R. O. Herzog (8) innerhalb bestimmter Grenzen einen ähnlichen Quotienten. Ferner wies Abegg (9) darauf hin, dass bereits Hugo Schulz für die CO₂-Produktion bei *Rana* ebenfalls einen Quotienten von etwa 2 erhielt, und dass desgleichen aus den Untersuchungen Pflüger's über die CO₂-Produktion des Kaninchens bei variierter Körpertemperatur sich ein Quotient $Q_{10} = 1,9$ berechnen lasse. Die meisten dieser Quotienten und eine ganze Reihe anderer (für Herzschlag, Muskeltätigkeit, Reizleitung im Nerven u. s. f.) finden sich übrigens, wie wir eben sehen, von Charles D. Snyder (10) in einer übersichtlichen Tabelle zusammengestellt. Weiterhin hat es seither Kanitz (11) unternommen, die Gültigkeit der Reaktionsgeschwindigkeitstemperatur-(RGT-)Regel auch auf die Dauer der normalen Gravidität auszudehnen, indem er vermutet, ohne einstweilen allerdings Beweise zu bringen, dass das Variieren der Schwangerschaftsdauer auf geringe Temperaturschwankungen der Gravida zurückzuführen sein dürfte.

Neues bringt Jacques Loeb (1) insofern, als er neben dem Temperaturkoeffizienten der Entwicklungsgeschwindigkeit einen weiteren, besonderen für die Lebensdauer ermittelt zu haben glaubt. Auf Grund von Experimenten an *Strongylocentrotus* kam er zu der Ansicht, dass man zwei chemische Prozesse zu unterscheiden habe, die unabhängig voneinander ablaufen sollen und von denen der

eine die Entwicklung, der andere die Lebensdauer bestimmen würde, so zwar, dass „der Tod durch spezifische destruktive Prozesse bedingt wird, die nicht identisch sind mit den Vorgängen, welche den Entwicklungs- und Differenzierungsvorgängen zugrunde liegen“. Zu dieser Auffassung führte ihn die Feststellung zweier verschiedener Temperaturkoeffizienten, von denen der eine (der für die Entwicklung) mit den von Hertwig und Peter hierfür gefundenen Werten übereinstimmt, der zweite (der für die Lebensdauer) dagegen wesentlich höher sein soll. Während nämlich jener für 10^0 sowohl bei Fröschen als auch bei Seeigeleiern etwa den Wert 2,8 hat, erreicht letzterer für ein Grad bereits den Wert 2, mithin für 10^6 den Wert $2^{10} = 1024$; so wäre dieser also fast 400mal größer als jener!

Betrachten wir zunächst die von Loeb aus seinen Versuchen gezogenen Schlüsse, um nachher die Experimente selbst einer Kritik zu unterziehen.

Dass die Temperaturkoeffizienten für die Entwicklung und Lebensdauer nicht nur nicht identisch sind, sondern in so hohem Maße differieren sollen, ist für den biologisch Denkenden sicherlich ein überraschender Befund. Loeb mag dies vorausgesehen haben, da er im Hinblick auf Weismann's (12) Ansichten schreibt: „Für denjenigen, der gewohnt ist, die Lebenserscheinungen als chemische Vorgänge anzusehen, ist der Gedanke, dass die Organismen deshalb sterben, weil sie mit der Fortpflanzung ihre Pflicht gegen die Art erfüllt haben, nicht förderlich²⁾.“ — Wenn es auch gewiss förderlich ist, ein Problem von verschiedensten Gesichtspunkten auf- und anzufassen, so ist damit nicht gesagt, dass es auch förderlich sei, die von anderen Gesichtspunkten gewonnenen Resultate außer acht zu lassen! Dies scheint aber gerade der vorliegende Fall zu demonstrieren, wo die vom chemischen Standpunkte aus sich ergebende Anschauungsart mit den biologischen Tatsachen nicht zu vereinen ist.

Loeb ist zunächst der Ansicht, dass bei Wechsel des Milieus die Geschwindigkeit der Entwicklungsvorgänge sowie der Lebens-

2) Allerdings hat Rubner (13) kürzlich ermitteln können, dass die von Weismann angeführte Ansicht Leuckart's und Herbert Spencer's, wonach die ernährenden Flächen des Magendarmkanals der Tiere mit steigender Körpergröße nur im Quadrat wachsen, während das Gewicht im Kubus zunähme, nicht richtig ist. Er zeigte vielmehr, dass die zur Verdoppelung des Lebendgewichtes eines Tieres aufgewandte Kräfte Summe dieselbe ist, gleichgültig, ob die Tiere rasch oder langsam wachsen. Bei dem langsam wachsenden Pferde findet keinerlei „Verschwendung“ von Energie statt, sondern der gleiche Verbrauch, wie bei dem schnell wachsenden Kaninchen oder der Maus, obschon diese Tiere zur Zeit ihrer Geburt um das Tausendfache im Körpergewicht verschieden sind. Damit ist gezeigt worden, dass bei gleichem anatomischem Substrat die physiologischen Leistungen verschieden sein können und umgekehrt. Dagegen ist hiermit nichts gegen die von Weismann verteidigte Beziehung zwischen Lebensdauer und Fortpflanzung gesagt.

dauer unabhängig voneinander und unabhängig von dem biologisch hieraus erwachsenden Nachteil sich ändern. Das spricht sich in dem Beispiel aus, das er zur Stütze seiner Ansicht anführt. Wenn nämlich bei tieferen Temperaturen die Entwicklungsgeschwindigkeit nur langsam abnimmt, die Lebensdauer dagegen um fast das 400fache zunimmt, so folgt aus der langen Lebensdauer der Individuen ein Nebeneinandervorkommen viel zahlreicher Generationen, d. h. ein größerer Individuenreichtum der Fauna. Auf diese Weise sucht Loeb die auffallend reiche Planktonfauna der polaren Meere zu erklären³⁾. — An anderer Stelle seiner Arbeit (p. 422) führt Loeb aus, „dass in jedem Ei bestimmte Stoffe vorhanden sind, die für jede Art spezifisch sind und die sich stetig zersetzen“. Weiter unten aber (p. 425) kommt er zu dem Schluss, „dass der von uns gefundene Temperaturkoeffizient für die Lebensdauer kaltblütiger Tiere sehr weit, wenn nicht allgemein gültig ist“.

Unterstreicht man nun den ersten Satz, dass die Substanzen bei verschiedenen Arten verschieden sind, so müsste man wohl annehmen, dass in jeder Art eben die Plasmasubstanzen sich entwickeln, die ihr eine Lebensdauer gewährleisten, wie sie der Art von Vorteil ist, d. h. eine Dauer, die von der Entwicklungsgeschwindigkeit resp. der Geschlechtsreife bestimmt ist. Denn auch ein in dieser Hinsicht zu langes Leben muss negativen Selektionswert haben, indem solche Individuen andern, der Art noch nützlich, das Futter wegnehmen. Damit fällt aber die Unabhängigkeit

3) Schon Abegg⁵⁾ hatte den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit in Beziehung gebracht „zu den bekannten Unterschieden in der Entwicklungsgeschwindigkeit der Rassen in den Polar-, gemäßigten und tropischen Regionen“.

Übrigens ist auch vor Loeb schon der Versuch gemacht worden, den größeren Lebewesenreichtum der kalten Meeresteile zu erklären. K. Brandt: „Über die Bedeutung der Stickstoffverbindungen für die Produktion im Meere“ (Beihefte zum bot. Centralbl., Bd. 16, 1904) macht die Tätigkeit der denitrifizierenden Bakterien dafür verantwortlich. Er schreibt: „Da im allgemeinen die Spaltpilze bei höherer Temperatur eine stärkere Wirksamkeit entfalten als bei niedriger, so ist weiterhin wahrscheinlich, dass in den tropischen Meeren Nitrate und Nitrite durch die denitrifizierenden Bakterien in stärkerem Grade zerstört werden als z. B. in unseren heimischen Meeren. Auf Grund dieser Überlegungen gelangte ich 1899 („Der Stoffwechsel des Meeres“, Rektoratsrede Kiel) zu einer Erklärung der sehr auffallenden Erscheinung, dass im Gegensatz zum Festland der Ozean im tropischen und subtropischen Gebiete verhältnismäßig arm, im kühleren und kalten Gebiete dagegen reich an Organismen ist“. — Derselbe Autor berichtet auch über die Erklärungsversuche von Hensen und von Reinke, welche beide die Armut der wärmeren Meere auf die geringere Zufuhr von Stickstoffverbindungen durch atmosphärische Niederschläge im Vergleich zu den kühleren Meeresgebieten zurückführen. Brandt selbst hält allerdings diese Erklärung für unwahrscheinlich im Hinblick auf die Befunde von Muntz und Marcano (C. R. Acad. Sc. Paris T. 108 und 113), denen zufolge in den Tropen infolge der stärkeren elektrischen Entladungen etwa 10mal so viel Salpetersäure durch die atmosphärischen Niederschläge (dem Lande) zugeführt werden als in den gemäßigten Regionen. [Anmerkung bei der Korrektur.]

beider Faktoren voneinander (wenn auch damit noch nicht gesagt ist, dass auch eine Korrelation zwischen beiden Prozessen besteht!) und das Beispiel der polaren Planktonfauna hat dann insofern nichts mit Loeb's Anschauungen zu tun, als ihr Reichtum nicht durch die Verlängerung der Lebensdauer über die Geschlechtsreife hinaus bedingt sein kann.

Legen wir jedoch den Nachdruck auf den zusammenfassenden Satz, in dem für alle Wirbellosen ein gleicher Temperaturkoeffizient für die Lebensdauer vermutungsweise angenommen wird, so müsste das notwendig zu dem Resultat führen, dass alle Tiere, die in gleich temperiertem Medium sich befinden auch dieselbe Lebensdauer besitzen.

Wir sehen also, dass der Biologe wohl kaum Loeb's Anschauungen annehmen kann. Bevor wir jedoch versuchen, auch vom Standpunkt des Chemikers die Ergebnisse zu werten, sei noch einiges gesagt über den Versuch Loeb's, den Planktonreichtum der Antarktis zu einer ganz besonderen Stütze seiner Ansichten zu machen. Als Beleg für diesen „Reichtum“ führt Loeb einige Stellen von „Aus den Tiefen des Weltmeeres“ an, jenem wundervollen Werke des erfahrenen Leiters der Valdiviaexpedition. Es scheint sich aber um einen Irrtum in der Auslegung jener Zitate zu handeln.

Denn, wie wir einer uns freundlichst gemachten brieflichen Mitteilung Herrn Geheimrat Chun's entnehmen, dürfte es sich bei dem Reichtum des antarktischen Planktons weniger um auffallend große Mengen je einer Art handeln (wie nach Loeb anzunehmen wäre), sondern es scheint vielmehr eine ungeheuere Mannigfaltigkeit durch die schwierigen Lebensverhältnisse hervorgerufener, extremster Anpassungen zu bestehen. In diesem Lichte dürfte der „Reichtum des Polarplanktons“ aber kaum etwas zu tun haben mit Loeb's Ansichten über den Einfluss der Temperatur.

Aber auch von andern Gesichtspunkte aus erscheint die diesbezügliche Loeb'sche Hypothese unhaltbar. Die Individuenzahl einer Art wird bestimmt einmal durch die Geburtsziffer und dann durch die Vernichtungsziffer. In die Geburtsziffer lässt sich, falls man die Tatsache anerkennt, dass der natürliche Tod in allen Tiergruppen in direkter Beziehung zur Fortpflanzungsfähigkeit steht, insofern auch die Lebensdauer einbegreifen, als man außer der eigentlichen Vermehrungszahl auch die Zeit mitberücksichtigt von der Geburt eines Individuums bis zum Erlöschen seiner Fortpflanzungsfähigkeit, also die noch in Fortpflanzung begriffenen Individuen mitrechnet. Nehmen wir aber nun einmal mit Loeb an, diese Beziehung bestünde nicht. Liefße sich dann der Planktonreichtum in der Antarktis auf die angeführte Weise erklären? Wir konstatieren, dass die Normalziffer der Individuenzahl bei weitem

der meisten Arten sich annähernd konstant bleibt. Diese Konstanz, noch mehr aber das Schwanken der Zahl um einen Durchschnittswert, zeigt uns, dass mit zunehmender Geburtsziffer auch die Vernichtungsziffer steigt, so dass sich auf die Dauer eine Änderung des ersten Faktors gar nicht bemerkbar machen wird. Nun wird uns aber Loeb einwerfen, dass eben hier die Vernichtungsziffer nicht mitgestiegen ist; dann müsste freilich die Individuenzahl anwachsen. Nehmen wir aber nur ein minimales anfängliches Überwiegen der Geburtsziffer über die Vernichtungsziffer an, so würde in kurzer Zeit eine so übermäßige Vermehrung hieraus resultieren, dass die ganze Antarktis die Individuen nicht mehr fassen könnte. Darwin's Beispiele in dieser Art sind bekannt genug, als dass wir sie hier wiederzugeben brauchten.

Nun dürfte aber zudem die Individuenzahl in der Antarktis ebenfalls wie anderswo konstant sein und nicht, wie man nach Loeb erwarten müsste, stetig ansteigend⁴⁾, d. h. Geburts- und Vernichtungsziffer haben sich auf ein — von dem in anderen Meeren allerdings verschiedenen — Gleichgewicht eingestellt. Der ausschlaggebende Faktor bei solchen Gleichgewichtsänderungen liegt in der Vernichtungsziffer und diese wiederum wird bedingt vor allem durch die Nahrungsverhältnisse. Ändern sich letztere, so wird sich auch die Vernichtungsziffer ändern, die Individuenzahl wird zunächst steigen oder sinken, in kurzer Zeit sich jedoch auf eine neue Durchschnittskonstante eingestellt haben. Ändern sich jedoch die Nahrungsverhältnisse nicht, so kann eine Änderung der Geburtsziffer oder der Lebensdauer auch keine Erhöhung der Individuenzahl bewirken, da der konstant bleibende Ernährungsfaktor so nur zu einer proportional aufsteigenden Vernichtungsziffer führt⁵⁾. — Somit kann wohl der in Frage stehende Individuenreichtum der Antarktis in Loeb's Hypothese keine Erklärung und Loeb's Hypothese in jenem keine Stütze finden.

* * *

Gehen wir nun zu den Experimenten selbst über, die Loeb zur Aufstellung eines besonderen Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer veranlassten. Er brachte frisch befruchtete Seeigeleier in Wasser von 20°, andere in solches von 22° u. s. f.,

4) Wenigstens besteht, wie sowohl Herr Geheimrat Chun als Herr Dr. Racovitz, der Zoologe der Belgicaexpedition, uns brieflich bestätigten, keine Tatsache, die eine solche Annahme zu stützen geeignet wäre.

5) Es sei hier nur eine neue Arbeit Beneck's (14) erwähnt, welcher in Erweiterung Klebs'scher Versuche den Nachweis erbringen konnte, dass der Gehalt des Wassers an Stickstoffverbindungen es ist, welche die Periodizität in der Entwicklung der *Spirogyra* reguliert, und dass die Bildung von Zygoten durch Zusatz von Ammoniumsalsen verhindert werden kann. Es erscheint so wahrscheinlich, dass das Verschwinden der Alge und die Bildung der Zygoten an den natürlichen Standorten der Alge auf Mangel an N-haltiger Nahrung beruht.

schließlich auch welche in Wasser von 32°. Jeweils nach bestimmten Zeitintervallen wurde eine Probe dem Gefäß entnommen, in normal temperiertes Seewasser gebracht und nun beobachtet, ob die Eier sich hier noch weiter entwickelten oder zugrunde gingen. Als Kriterium der normalen Entwicklungsfähigkeit wurde die Tatsache benützt, dass die Larven des Seeigels an die Wasseroberfläche steigen, sobald sie das Blastulastadium erreicht haben und ihre volle Entwicklungsfähigkeit besitzen. Es wurde nun im normalen Seewasser für die Eier aus jeder Temperatur festgestellt, in welchem Gefäß die Larven eben noch imstande waren, an die Oberfläche zu steigen und in welchem Gefäß dies unmöglich wurde. Zwischen beiden Grenzen lag die Zeit, die von Loeb als Maß für die Lebensdauer gewählt wurde.

Bei den Versuchen mit Spermatozoen arbeitete Loeb mit noch höheren Temperaturen. Die Lebensfähigkeit wurde hier durch die Befruchtungsfähigkeit bestimmt. Wir lassen hier Loeb's Tabelle 3 folgen:

Expositions- dauer	Zahl der befruchteten Eier		
	36 °	34 ¹ / ₂ °	30 °
1 Minute	100 %	100 %	100 %
2 Minuten	20 „	100 „	100 „
3 „	0 „	95 „	100 „
4 „	0 „	10 „	100 „
5 „	—	2 „	100 „
7 „	—	0 „	100 „
10 „	—	—	100 „
20 „	—	—	100 „
35 „	—	—	90 „
55 „	—	—	20 „
67 „	—	—	8 „

Hierzu bemerkt Loeb: „Wiederholte man die Zählung 10—12 Stunden später, so fand man Werte, die um ein geringes höher waren, zum Zeichen, dass sich inzwischen einige Spermatozoen von der Wärmewirkung erholt hatten und nunmehr imstande waren, in das Ei einzudringen.“

Diese Erholungsfähigkeit nach Stunden spricht aber gegen Loeb's Ansicht, „dass das Leben auf der Gegenwart eines spezifischen Stoffes im Körper“ beruht, der allmählich aufgebraucht oder zersetzt wird⁶⁾? Denn nimmt man an, dass diese destruktiven Prozesse stetig fortlaufen und keine Regeneration erfahren können — auf dieser Annahme aber ruht die ganze Loeb'sche Auffassung — so ist auch nicht möglich, dass Spermatozoen, die gerade noch vor dem Tode günstigen Bedingungen ausgesetzt werden,

6) Von uns gesperrt! D. u. St.

sich wieder erholen und Eier zu befruchten vermögen. Sind die Prozesse nahezu ganz abgelaufen, so kann nur noch günstigenfalls der letzte Rest etwas verzögert werden, nicht aber eine Erholung ermöglichen. Entweder hat man es hier nicht mit stetig ablaufenden Prozessen zu tun, oder aber der Tod bei Temperaturerhöhung beruht nicht auf dem nur rascher zu Ende gekommenen Ablauf dieser Reaktionen.

Loeb scheint alle Lebensvorgänge auf die Prozesse, wie wir sie im Reagenzglas beobachten, zurückführen zu wollen⁷⁾. Stellen wir uns nun auch auf denselben Standpunkt, so können wir dennoch nicht seine Meinung teilen.

Die Lebensprozesse sind exothermische Prozesse, sie gehen mit Wärmeabgabe einher. Nun zeigen aber solche exothermischen Reaktionen, wenn sie zugleich reziprok⁸⁾ verlaufen, eine Abhängigkeit von der Temperatur, nicht nur insofern, als bei erhöhter Temperatur die Reaktion schneller verläuft, sondern auch insofern, als das Endprodukt oder besser gesagt der Gleichgewichtszustand ein ganz anderer wird, indem er sich nach dem Ausgangsprodukt hin verschiebt. So können exothermische Prozesse zu endothermischen werden. Sinkt die Temperatur wieder, so wird das ursprüngliche Gleichgewicht wieder hergestellt. Diese hochwichtigen Prozesse hat Loeb hier außer acht gelassen. Er nimmt an, dass die Temperatur den Verlauf nur zeitlich beeinflusst.

Nun ist ja freilich nicht bewiesen, dass es sich hier tatsächlich um reziprok verlaufende Prozesse handelt. Doch wird dies sehr

7) An anderer Stelle sagt Loeb (15) über die Vererbungsträger: „Ich glaube vielmehr, dass die Übertragung der erblichen Eigenschaften ein rein chemisches und nicht ein histologisches Problem ist.“ Hierzu sei nur erwähnt, dass rein chemisch und histologisch keine sich ausschließenden Begriffe sind, dass die Histologie im wesentlichen auf chemischen Differenzen beruht, und dass sie der rein chemischen Methode gegenüber, so weit sie anwendbar ist, den Vorteil bietet, uns zu der Kenntnis chemischer Differenzen auch die der Form der chemischen Körper zu vermitteln. Lassen wir die nicht zu verkennenden Fortschritte der Zytologie auch ganz außer acht, so ist es doch eine logische Forderung, dass die Vererbungsträger chemische Körper sind, da sie sich von dem übrigen Plasma unterscheiden und folglich eine Form besitzen. Will man aber das Vorhandensein von korpuskulären Elementen punkto Vererbungsträger in Zweifel ziehen und auch in der Entwicklung nicht einfache Kristallisationsprozesse sehen, dann bildet diese Frage nicht ein chemisches, sondern ein vitalistisches Problem. Aber selbst dann, vom vitalistischen Standpunkt aus, wird man von Formen ausgehen müssen, um andere Formen entstehen zu lassen.

8) Als reziproke Vorgänge werden Gleichgewichtsreaktionen bezeichnet, „im Gegensatz zu solchen Reaktionen, welche nur in einer einzigen Richtung verlaufen. Denn wenn es auch denkbar ist, dass jede Reaktion unter gewissen Bedingungen reziprok sein kann, so sind doch diese Bedingungen nicht immer verwirklicht.“

Für solche reziproke Prozesse gilt: „Wenn der Übergang der Form A in die Form B unter Wärmeentwicklung stattfindet, wird eine Erhöhung der Temperatur Zunahme des Stoffes von der Form A verursachen“ (van Deventer [16]).

wahrscheinlich, wenn man bedenkt, dass überall, wo man näher in die Chemie der lebenden Substanz und in die physiologischen Vorgänge eingedrungen ist, das Bestehen reziproker (reversibler) Reaktionen wahrscheinlich wurde. Es sei hier in erster Linie an die neuesten Ergebnisse auf dem Gebiet der Pflanzenphysiologie erinnert. Das klassische Beispiel ist die Wirkung der Hefemaltase, welche sowohl Maltose in Dextrose zu spalten vermag, als auch aus Dextrose ein Disaccharid (vielleicht nicht Maltose, wohl aber Isomaltose) synthetisch entstehen lässt. Ebenso hat soeben wieder ein Autor, Hamsik (17), die reversible Wirkung der Darmlipase bestätigt, welche sowohl das Fett zu spalten, als synthetisch aus den Spaltprodukten wieder aufzubauen imstande ist. Auch für die Zerstörung und den Wiederaufbau der Harnsäure haben kürzlich Ascoli und Lzar (18) einen reversiblen Prozess annehmen zu können geglaubt, ohne allerdings auch Bedenken dagegen zu verschweigen. Jedenfalls ist die weite Verbreitung der reversiblen oder reziproken Prozesse in der organischen Welt sehr wahrscheinlich und ein Analogieschluss auf die Lebensprozesse unter den bestehenden Umständen wenn nicht zwingend, so doch erlaubt.

Sind die exothermischen Prozesse aber reziprok, so besteht auch eine Abhängigkeit von der Temperatur und — was zwar hier wohl weniger in Betracht kommen mag — vom Druck. Es wäre mithin die erste Aufgabe Loeb's gewesen, sich eine Basis für seine Anschauung zu schaffen durch Erbringen des Beweises der Wahrscheinlichkeit, dass es sich hier nicht um reziproke Prozesse handelt. Solange ihm das nicht gelingt, wird der entgegengesetzten Ansicht der Vorzug gebühren und das um so mehr, als sie die Lebensprozesse, die Erkrankung, die Erholungsmöglichkeit und nicht zuletzt speziell auch die Ergebnisse der Loeb'schen Versuche viel ungezwungener zu erklären vermag. Der Tod bei erhöhter Temperatur würde dann nicht dadurch eintreten, dass die Lebensprozesse rapid zu Ende laufen, sondern dadurch, dass eine veränderte Reaktion stattfindet, indem das Ausgangsprodukt dem Endprodukt gegenüber an Masse zunimmt und so die Reaktionsgeschwindigkeit wohl eine höhere wird, das Verhältnis von Ausgangsprodukt zu Endprodukt dagegen ungünstiger sich gestaltet. Indem so die Bildung des Endproduktes immer mehr verhindert wird, werden die Lebensprozesse immer mehr unterdrückt, bis sie schließlich ganz zum Stillstand kommen müssen. Sinkt jedoch die Temperatur wieder, bevor die hierdurch bedingten Schädigungen den Tod herbeigeführt haben, so wird das normale Gleichgewicht wieder hergestellt werden können, d. h. der Organismus wird sich wieder erholen können.

Eine solche Auffassung der Lebensvorgänge ist auch mit den Ausführungen von Rubner (19) viel eher in Übereinstimmung zu

bringen. Dieser kommt zu dem Resultat, dass die lebendige Substanz befähigt sei, nur eine ganz bestimmte Menge einer Energieform (potentielle Energie) in eine andere Energieform (kinetische Energie) überzuführen, und dass das Maß dieser Befähigung, das bei allen bisher beobachteten Tieren annähernd gleich zu sein scheint, die Lebensdauer bestimmt. Dabei nimmt er konsequenterweise an, dass ein Wachsen und Regenerieren der lebenden Substanz zu einer Lebensverlängerung führt. Ferner sieht er zwischen Lebensdauer und Fortpflanzungsfähigkeit eine direkte Beziehung, indem er vermutet, dass die Wachstumspotenzen allmählich an die Fortpflanzungsprodukte gebunden werden und so ein weiteres Verlängern der Lebensdauer ausschließen. Rubner respektiert somit die biologischen Tatsachen als Tatsachen und kommt so zu viel „diskutableren“ Anschauungen.

So wie Loeb annimmt, dass die chemischen Prozesse in Seeigelspermatozoen bei 36° nur eine zeitliche Veränderung erfahren, so überträgt er seine Anschauungen vom schnelleren Ablauf der Lebensprozesse auch auf die event. tödliche Wirkung des Fiebers. Dies erscheint aber unmöglich deshalb, weil der Fiebertod nicht durch die Dauer, sondern durch die Höhe des Fiebers bestimmt ist. Auch ist nicht bekannt, dass sehr hohes Fieber, welches den Patienten bereits in Todesgefahr gebracht hat, bei Erholung desselben eine Verkürzung des Lebens bedingt hätte.

Dehnen wir aber weiter die Vorstellungen Loeb's auch auf die Lebewesen aus, die bei sehr hoher Temperatur leben, wie z. B. die Algen an den Felsen der Fumarolen bei Casamicciola auf Ischia, die einer Temperatur von $64,7^{\circ}$ C. ausgesetzt sind, so gelangen wir zu ganz abenteuerlichen Resultaten. Gehen wir von der Temperatur 15° C. als Normaltemperatur für die übrigen Algen aus, so finden wir, dass die Entwicklung in den Fumarolen 145mal so schnell, die Lebensdauer aber 1000 000 000 000 000mal so schnell abläuft. Mithin wird das Leben um ca. 7000 000 000 000mal mehr verkürzt als die Entwicklung!

Oder was soll man dazu sagen, dass *Papilio machaon*-Puppen, die vom 20. Februar bis zum 7. März, also 15 Tage lang einer Temperatur von 37° ausgesetzt wurden, erst etwa 4 Wochen darauf Schmetterlinge lieferten? Müssten doch, nach Loeb, die Lebensprozesse um das 1000000 000fache schneller ablaufen als normal, also die Puppe fast momentan absterben.

Auch auf das unbefruchtete Echinodermenei dehnt Loeb (20) seine Auffassungen der nur in einer Richtung ablaufenden Lebensprozesse aus und glaubt annehmen zu müssen, dass dieses deshalb schnell absterbe, weil die destruktiven Prozesse in ihm zu Ende gelaufen sind. Diese Auffassung wird jedoch durch die Experimente von Lillie (21) unwahrscheinlich gemacht. Der bekannte

amerikanische Forscher konnte unbefruchtete *Asterias*-Eier durch momentane Temperaturerhöhung auf 35—38° zur Entwicklung bringen. Nach Loeb (1) dagegen müsste dadurch der Tod nur noch mehr beschleunigt werden.

Stehen so der Annahme Loeb's durch seine eigenen Ergebnisse sowie durch die anderweitiger Autoren unüberwindbare Schwierigkeiten entgegen, so lassen sich andererseits manche Beobachtungen anführen, die zugunsten der Hypothese sprechen, dass es sich hier um reziproke Prozesse handelt. Nicht unwichtige Daten finden sich wieder bei Loeb (22 a u. 22 b) selbst. Er hat die Versuche von Strassburger (23) und die Beobachtungen Massart's (24) weiter ausgedehnt und nachgewiesen, dass Copepoden, Larven von *Polygordius*, *Limulus* und *Loligo*, die bei bestimmter Temperatur + heliotaktisch sind, bei bestimmter Temperatur negativ heliotaktisch werden. Was dürfte nun wohl für jemanden, der wie Loeb einer Reaktion den Ablauf eines chemischen Prozesses zugrunde zu legen geneigt ist, naheliegender sein, als in diesem Wechsel der Reaktion von + zu — einen gleichmäßigen (ebenfalls von + zu — verlaufenden) Wechsel chemischer Prozesse zu sehen, einen Umschlag, wie wir ihn eben gerade bei reziproken exo- und endothermen Prozessen durch Temperaturänderung hervorrufen können? Spricht es nicht sehr für diese Annahme, dass, wie Loeb beobachtet hat, jene Organismen hinsichtlich ihres heliotaktischen Verhaltens auch durch Veränderung der Konzentration des Wassers, in dem sie leben, umgestimmt werden können? Diese Tatsachen scheinen eine Identität dieser Prozesse mit denen, wie wir sie bei den Pflanzen finden, wahrscheinlich zu machen. Dass aber dort die wesentlichen Reaktionen reziproke Prozesse sind, wurde oben schon erwähnt.

Eine ganz besonders erfreuliche Bestätigung unserer Annahme ergibt sich auch bei näherer Prüfung aus den Peter'schen Versuchsreihen. Dieser Autor fand nämlich, dass die Beschleunigung der Entwicklung durch Temperaturzunahme größer ist, so lange man mit relativ niederen Temperaturen experimentiert (bei Temperaturen von 1—24°). Weiterhin wird die Beschleunigung immer geringer. Es ergibt sich daraus für uns, dass zwar mit Erhöhung der Temperatur die Geschwindigkeit der Reaktion steigt, dass aber durch die sich immer ungünstiger gestaltenden Bedingungen für die Bildung des Endproduktes ein immer langsames Zunehmen bedingt wird. Mit anderen Worten: Wir dürften es also bei diesen Vorgängen mit reziproken, exothermischen Prozessen zu tun haben und der bei hohen Temperaturen erfolgende schnellere Tod (falls nicht durch Gerinnung der Eiweißkörper herbeigeführt) beruht nicht darauf, dass gewisse Prozesse einfach schneller zu Ende gelaufen sind, sondern vielmehr hinsichtlich der Bildung des Endproduktes langsamer, dass sie event. ganz aufgehört oder sich sogar in ent-

gegengesetzter Richtung verschoben haben. Hier ließen sich auch die eingangs erwähnten Resultate von Clausen anführen, über den Umschlag, den die zunächst durch Temperaturerhöhung gesteigerten Atemprozesse bei anormal hoher Temperatur erfahren.

So scheinen uns denn die beiden wesentlichen Punkte in Loeb's Anschauung **unhaltbar**:

1. Die vollständige Isolierung der die Lebensdauer bestimmenden Prozesse von denen, die der Entwicklung zugrunde liegen. Die Gegenbeweise finden wir in biologischen Tatsachen.

2. Die Annahme, dass die Lebensdauer durch den **stetigen Ablauf** chemischer Prozesse bedingt ist, die weder regeneriert werden können — Loeb spricht dies nicht direkt aus, doch wäre ohne diese Annahme seine ganze Anschauung hinfällig — noch die Eigenschaften der reziproken Reaktionen besitzen. Auch hier sind es einmal biologische Tatsachen, dann aber auch der Vergleich mit andern uns bekannten chemischen Reaktionen in lebenden Organismen, die zur Ablehnung dieser Annahme zwingen.

Schließlich sei noch, um Missverständnissen vorzubeugen, darauf hingewiesen, dass mit dem Vorhandensein bestimmter Beziehungen zwischen den Entwicklungsprozessen und denen, welche die Lebensdauer bestimmen, noch nicht gesagt ist, dass diese Beziehungen in einer Korrelation beider bestehen müssen, falls es sich hier überhaupt um zwei getrennte Vorgänge und nicht um ein und denselben handeln sollte. — Es bleibt immerhin noch die Möglichkeit, dass diese beiden Prozesse nur insofern miteinander in Beziehung treten als der Ablauf des einen einen ganz bestimmten Ablauf des andern für das Tier vorteilhaft werden und so durch Selektion entstehen lässt.

Gegen die Annahme einer Korrelation scheint der Befund Godlewski's (25) zu sprechen, nach welchem bei $\frac{\textit{Antedon} \text{♂}}{\textit{Echiniden} \text{♀}}$ Bastarden „die Entwicklung, nicht aber die Lebensfähigkeit der ganzen Bastardorganismen von einem gewissen Entwicklungsstadium an dauernd sistiert oder nur zeitweise beeinträchtigt wird.“ Allerdings sind diese Experimente ganz und gar nicht dazu geeignet, diese Frage zu entscheiden, wie sie denn auch in ganz anderer Absicht angestellt wurden und die zitierte Stelle nur eine beiläufig gemachte Beobachtung in der Untersuchung Godlewski's darstellt.

Aber auch wenn man eigens im Hinblick auf diese Frage Experimente anstellen und genau die Lebensdauer der in ihrer Entwicklung stehengebliebenen Formen feststellen würde, so dürfte man dennoch nicht auf einen sicheren Entscheid hierin hoffen,

da, falls die Prozesse nicht identisch sind, die gegenseitigen Beziehungen beider (teils chemischer, teils physikalischer Natur)⁹⁾ voraussichtlich viel zu kompliziert sein werden, um schon durch bloße Elimination des einen Faktors einen richtigen Einblick in den normalen Verlauf des anderen zu ermöglichen.

Nun ist hier noch eine Arbeit von Kanitz (26 a) zu erwähnen, die bereits an die Anschauungen von Loeb anknüpft und im wesentlichen eine Wiederholung einer schon früher (26 b) bei Gelegenheit eines Referates aufgestellten Hypothese ist. Indem er nämlich die bestimmenden Faktoren für den Anfang des Lebens aufzudecken sucht, die, wie er meint, von Loeb so „überzeugend“ für das Ende des Lebens festgelegt wurden, glaubt er in der Loeb'schen Untersuchung eine wichtige Stütze für seine Anschauung zu finden.

Es ließe sich ihm zwar zunächst ganz leicht nachweisen, dass beide Arbeiten eigentlich nichts oder nur ganz äußerlich etwas miteinander zu tun haben, indem Kanitz weder die für Loeb so wichtige Trennung durchführt zwischen Prozessen, welche die Lebensdauer, und solchen, welche die Entwicklung bestimmen, noch auch den zweiten Teil der Loeb'schen Hypothese berücksichtigt.

Dagegen führt Aristides Kanitz zwei Momente an, die wenig geeignet sind, Loeb's Arbeit zu stützen. Er sagt: „In manchen Fällen wäre vielleicht an Verschiebung der Gleichgewichte mit der Temperatur zu denken.“ Also eine Auffassung, der auch nach unserem Ermessen viel Wahrscheinlichkeit zukommt. Ferner erwähnt er die „Erscheinungen des ‚Optimums‘ als von Superposition verschiedensinniger Vorgänge herrührend.“ — Diese Erscheinungen aber sind ein Hinweis darauf, dass die Lebensprozesse, welcher Art sie auch seien, nicht als ein isoliert von allen anderen ablaufender chemischer Prozess gedacht werden dürfen, sondern dass stets ein mannigfaltiges, gegenseitig bestimmendes Ineinandergreifen der einzelnen Prozesse stattfindet.

Literaturverzeichnis.

1. Loeb, Jacques. Über den Temperaturkoeffizienten für die Lebensdauer kaltblütiger Tiere und über die Ursache des natürlichen Todes. Pflüger's Arch. ges. Physiol., Bd. 124, 1908.
2. Clausen, H. Beiträge zur Kenntnis der Atmung der Gewächse und des pflanzlichen Stoffwechsels. Landwirtschaftl. Jahrb., Bd. 19, 1890.
3. Jost, L. Über die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biol. Centralbl., Bd. 26, 1906.

9) Diese Beziehungen, die man früher ebenfalls als Korrelationen bezeichnete und die nur in einem chemischen oder physikalischen Aufeinanderangewiesensein bestehen, sind streng zu trennen von dem kausal gefassten heute geltenden Begriff der Korrelationen.

4. Hertwig, Oskar. Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *Rana esculenta*. Arch. mikr. Anat., Bd. 51, 1898.
5. Abegg, R. Der Temperatureinfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit animalischen Lebens. Zeitschr. Elektrochem., Bd. 11, 1905 (p. 529).
6. Peter, Karl. Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temperatur. Arch. Entw.-Mech. Org., Bd. 20, 1906.
7. Driesch, Hans. Entwicklungsmechanische Studien. IV. Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 55, 1893.
8. Herzog, R. O. Über den Temperatureinfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Organismen. Zeitschr. Elektrochem., Bd. 11, 1905 (p. 820).
9. Abegg, R. Noch ein Beitrag zum Temperatureinfluss auf Lebensprozesse. Zeitschr. Elektrochem., Bd. 11, 1905 (p. 823).
10. Snyder, Charles D. A comparative study of the temperature coefficients of the velocities of various physiological actions. Amer. Journ. Physiol., vol. 22, 1908 (p. 309).
11. Kanitz, Aristides. Bezüglich der Dauer der „normalen“ Schwangerschaft. Zeitschr. Biol., Bd. 52, 1908.
12. Weismann, August. Über die Dauer des Lebens. Jena, G. Fischer, 1882.
13. Rubner, Max. Das Wachstumsproblem und die Lebensdauer des Menschen und einiger Säugetiere vom energetischen Standpunkte aus betrachtet. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Berlin 1908, Heft 2/3.
14. Benecke, W. Über die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen, auf Grund von Versuchen über die Bedingungen der Zygotenbildung bei *Spirogyra communis*. Intern. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. Bd. 1, 1908.
15. Loeb, Jacques. Über die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (*Strongylocentrotus franciscanus*) und Molluskensamen (*Chlorostoma funebre*). Arch. Entw.-Mech. Org., Bd. 26, 1908.
16. van Deventer, Ch. M. Physikalische Chemie. Amsterdam-Leipzig 1906.
17. Hamsik, Ant. Reversible Wirkung der Darmlipase. Hoppe-Seyler's Zeitschr. physiol. Chem., Bd. 59, 1909; 1. Heft.
18. Ascoli, M. und G. Izar. Quantitative Rückbildung zugesetzter Harnsäure in Leberextrakten nach vorausgegangener Zerstörung. Hoppe-Seyler's Zeitschr. physiol. Chem., Bd. 58, 1909; 6. Heft.
19. Rubner, M. Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung. München-Berlin, R. Oldenbourg, 1908.
20. Loeb, Jacques. Über Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim Seesternei. Pflüger's Arch. ges. Physiol., Bd. 93, 1902.
21. Lillie, Ralph S. Momentary Elevation of Temperature as a Means of Producing Artificial Parthenogenesis in Starfish Eggs and the Condition of its Action. Journ. exper. Zool., Vol. 5, 1908.
- 22a. Loeb, Jacques. Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt. Pflüger's Arch. ges. Physiol., Bd. 54, 1893.
- 22b. — Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. Biol. Centrabl., Bd. 28, 1908.
23. Strasburger, E. Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878.
24. Massart, J. Recherches sur les organismes inférieurs. Bull. Acad. Belge. Vol. 22, 1891.
25. Godlewski, E. jun. Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Arch. Entw.-Mech. Org., Bd. 26, 1908.

- 26 a. Kanitz, Aristides. Bezüglich der gleichgrundlegenden Bedeutung extrem großer Temperaturkoeffizienten für das Entstehen und für die Dauer des Lebens. Zeitschr. Biol., Bd. 52, 1908.
- 26 b — Arbeiten über die RGT-Regel bei Lebensvorgängen. Zeitschr. Elektrochem., Bd. 13, 1907.
- Chambers, R. Einfluss der Eigröße und der Temperatur auf das Wachstum und die Größe des Frosches und dessen Zellen. Arch. mikr. Anat., Bd. 72, 1908. (Diese Arbeit nur der Vollständigkeit wegen ins Literaturverzeichnis aufgenommen!)

Über den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten.

Von A. Mordwilko, Privatdozent a. d. Universität St. Petersburg.

(Fortsetzung.)

Allein die im Darne der Fische und zum Teil auch der Amphibien parasitierenden Trematoden gingen infolge der besonderen Art der Ernährung dieser Wirtstiere, mit der Zeit zu einer weiteren Komplikation ihrer Lebensgeschichte über. Die primitiveren Verhältnisse dagegen konnten sich nur in denjenigen Fällen erhalten, wo die Nahrung der definitiven Wirte fast gar keine Mollusken enthält. Derartige mehr oder weniger ursprüngliche Verhältnisse zeigen uns gegenwärtig noch die *Holostomidae*, welche in ihrer Organisation und ihrer Entwicklung noch ziemlich viele ursprüngliche Züge aufweisen, die aus den Zeiten des Ektoparasitismus auf dieselben übergegangen sind. So besitzen die *Holostomidae* außer zwei Saugnäpfen am vorderen Körperende auch noch ein besonderes stark wirksames Befestigungsorgan, eine Vorrichtung, welche den Ektoparasiten mehr zukommt wie den Entoparasiten. Außerdem legen die *Holostomidae* große (und daher auch weniger zahlreiche) Eier ab, aus denen dank ihrer Größe in der Entwicklung bereits beträchtlich vorgeschrittene (mit Anlagen der Geschlechtsorgane und des Bauchsaugnappes versehene), wenn auch immerhin noch mit einem Wimperbelag bekleidete Larven hervorgehen. Diese Larven bohren sich in Mollusken, Egel, Fische, Amphibien, Reptilien, seltener in Säugetiere ein⁴⁷⁾, enzystieren sich daselbst

47) Von großem Interesse sind die Beobachtungen v. Linstow's an *Tetracotyle typica* (Larven von Holostomiden). Dieser Autor fand enzystierte Tetracotylen zu Hunderten in der Leber von *Limnaea stagnalis*, sparsam in *Limnaea orata* und in vereinzelt Exemplaren an der Körperoberfläche der Egel *Nephele vulgaris*, *Clepsine* und *Aulostomum*. Diese letzteren Tetracotylen waren noch freibeweglich, obgleich schon ohne Wimperkleid, und besaßen noch nicht den Tetracotylen-Typus (0,35 mm Länge, 0,26 mm Breite). Bei fernem Wachstum verwandelten sie sich zu *Tetracotyle* (0,42 mm Länge, 0,37 mm Breite) und umgaben sich mit einer Zyste (Helmintholog. Studien. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 28. Bd., 1894, pp. 328—332).

Obleich v. Linstow keine jungen Tetracotylen im Körper der Egel antraf, so weist doch Braun darauf hin, dass er in einigen Jahren Dutzende eingekapselter

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [29](#)

Autor(en)/Author(s): Demoll Reinhard

Artikel/Article: [Temperatur, Entwicklung und Lebensdauer. 427-441](#)